

# BIBLIOTHECA BOTANICA

---

ORIGINAL-ABHANDLUNGEN  
AUS DEM GESAMTGEBIETE DER BOTANIK

HERAUSGEGEBEN  
VON

PROF. DR. H. MELCHIOR  
BERLIN-DAHLEM

---

HEFT 127/128:

S. JOST CASPER

MONOGRAPHIE DER GATTUNG *PINGUICULA* L.

MIT TAFEL 1—16 SOWIE 46 ABBILDUNGEN UND 6 TABELLEN IM TEXT UND AUF 2 BEILAGEN

---

STUTT GART 1966  
E. SCHWEIZERBART'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG  
(NÄGELE u. OBERMILLER)

## Inhaltsverzeichnis

	Seite
Vorwort . . . . .	1
<b>I. Allgemeiner Teil</b> . . . . .	4
Einleitung . . . . .	4
Zur Geschichte der Systematik in der Gattung <i>Pinguicula</i> . . . . .	5
Morphologie . . . . .	10
1. Habitus und Wuchsform . . . . .	10
2. Keimling und Wurzel . . . . .	13
3. Das Blatt . . . . .	13
4. Winterknospen, Brutzwiebeln und Ausläufer . . . . .	14
5. Die Behaarungsverhältnisse . . . . .	15
6. Die Blütenverhältnisse . . . . .	22
7. Frucht und Same . . . . .	26
Embryologie . . . . .	27
Zytologie . . . . .	31
Ökologie . . . . .	37
Chorologie . . . . .	41
1. Areal und Sippe . . . . .	41
2. Areal und Merkmal . . . . .	46
3. Areal und Umwelt . . . . .	48
4. Areal und Zeit . . . . .	51
Inhaltsstoffe, Nutzen . . . . .	58
Das natürliche System und die Entwicklungsgeschichte der Gattung <i>Pinguicula</i> . . . . .	58
<b>II. Spezieller Teil</b> . . . . .	69
Kritisch-systematische Monographie der Sippen . . . . .	69
Subgenus <i>Isoloba</i> . . . . .	69
1. <i>P. lusitanica</i> . . . . .	71
2. <i>P. pumila</i> . . . . .	75
3. <i>P. lilacina</i> . . . . .	78
4. <i>P. ionantha</i> . . . . .	81
5. <i>P. primuliflora</i> . . . . .	82
6. <i>P. planifolia</i> . . . . .	84
7. <i>P. caerulea</i> . . . . .	85
8. <i>P. lutea</i> . . . . .	88
9. <i>P. agnata</i> . . . . .	92
10. <i>P. albida</i> . . . . .	93
11. <i>P. filifolia</i> . . . . .	94
12. <i>P. benedicta</i> . . . . .	96
13. <i>P. lignicola</i> . . . . .	97
14. <i>P. cladophila</i> . . . . .	98
15. <i>P. heterophylla</i> . . . . .	99
16. <i>P. acuminata</i> . . . . .	101
17. <i>P. parvifolia</i> . . . . .	101
18. <i>P. imitatrix</i> . . . . .	103
19. <i>P. hirtiflora</i> . . . . .	104
20. <i>P. crystallina</i> . . . . .	108
Subgenus <i>Temnoceras</i> . . . . .	109
21. <i>P. crenatiloba</i> . . . . .	110
22. <i>P. elongata</i> . . . . .	113
23. <i>P. calyptrata</i> . . . . .	114
24. <i>P. involuta</i> . . . . .	116
25. <i>P. chilensis</i> . . . . .	117
26. <i>P. antarctica</i> . . . . .	119
27. <i>P. alpina</i> . . . . .	121
28. <i>P. variegata</i> . . . . .	127
29. <i>P. ramosa</i> . . . . .	129

	Seite
Subgenus <i>Pinguicula</i> . . . . .	130
30. <i>P. jackii</i> . . . . .	130
31. <i>P. gypsicola</i> . . . . .	134
32. <i>P. cyclosecta</i> . . . . .	136
33. <i>P. colimensis</i> . . . . .	137
34. <i>P. moranensis</i> . . . . .	139
35. <i>P. macrophylla</i> . . . . .	144
36. <i>P. oblongiloba</i> . . . . .	147
37. <i>P. vallisnerifolia</i> . . . . .	150
38. <i>P. longifolia</i> . . . . .	152
39. <i>P. nevadensis</i> . . . . .	156
40. <i>P. corsica</i> . . . . .	157
41. <i>P. leptoceras</i> . . . . .	160
42. <i>P. grandiflora</i> . . . . .	163
43. <i>P. balcanica</i> . . . . .	168
44. <i>P. vulgaris</i> . . . . .	171
45. <i>P. macroceras</i> . . . . .	176
46. <i>P. villosa</i> . . . . .	180
Bastarde . . . . .	182
47 a. <i>P. x hybrida</i> . . . . .	182
47 b. <i>P. x scullyi</i> . . . . .	183
47 c. <i>P. „caudata“ x gypsicola</i> . . . . .	183
Nomina dubia vel rejicienda . . . . .	183
48 a. <i>P. spathulata</i> . . . . .	183
48 b. <i>P. sibirica</i> . . . . .	183
48 c. <i>P. occyptera</i> . . . . .	183
48 d. <i>P. clivorum</i> . . . . .	183
Bestimmungsschlüssel . . . . .	184
<b>Index litterarum</b> . . . . .	189
<b>Index auctorum</b> . . . . .	199
<b>Index nominum et synonymorum <i>Pinguiculae</i></b> . . . . .	203
<b>Index nominum generalium</b> . . . . .	207

## I. Allgemeiner Teil

### Einleitung

In seinem anregenden Buche „Chromosomenbotanik“ erhob DARLINGTON (1957) bemerkenswert scharfe Einwände gegen Arbeitsweise und theoretische Grundlage der Systematik, die in dem Vorwurfe gipfelten, daß die Theorie der Systematik noch immer auf den Vorstellungen des 18. Jahrhunderts verharrete, daß sie niemals imstande gewesen wäre, sich den Folgerungen aus den evolutionären Veränderungen anzupassen, daß sie eine „Schöpfungstheorie“ (Sperrung von mir) geblieben wäre.

In diesen Formulierungen finden sich gleichsam alle die Kritiken — auf einen Nenner gebracht — wieder, die im Laufe des letzten Halbjahrhunderts aus berufenem und unberufenem Munde an der Systematik geübt wurden und zur These von ihrer „Krise“ führten. Angriffspunkte boten vor allem der Artbegriff, die meist mißverstandenen „dogmatischen“ Nomenklaturregeln, die „Aufspaltung und Änderung als Selbstzweck“ bedingten, des weiteren die als „willkürlich“ verrufene Ordnung und Gliederung der Organismenwelt — „so viele Systematiker, so viele Systeme“ — und der spekulative Charakter der Stammbaumforschung, die Zusammenhänge postulierte, ohne sich auf exakte „moderne“ Untersuchungen zu stützen.

Auf die Frage, ob das LINNÉ'sche System, die „Ordnungsarbeit der Museumsfachleute“, mit seinem „chromosomalen System“, das auf der „revolutionären genetischen Theorie“ basiere, in Übereinstimmung gebracht werden könnte, antwortete DARLINGTON: „Es gibt keinen Kompromiß zwischen ihnen. Entweder wir können einem scholastischen System folgen, welches sowohl im einzelnen wie im Grundsätzlichen den Anspruch auf Endgültigkeit erhebt, oder wir können einem experimentellen System folgen, welches im einzelnen nur vorläufige Befunde zu erreichen bemüht ist und Behauptungen dogmatischen Inhalts den Grundsatzfragen vorbehält“ (DARLINGTON 1957: 27).

Angesichts der Verneinung von mehr als 200 Jahren systematischer Botanik, der Bemühungen um eine Ordnung und Gliederung der Vielfalt des Lebendigen, kann der Systematiker nicht mit einem Achselzucken über die Einwände, die an den Grundlagen seiner Wissenschaft rütteln, hinweggehen.

In einer beachtenswerten Studie stellte MANSFELD (1962) „alte“ und „neue“ Systematik anläßlich der DARLINGTON'schen Kritik einander gegenüber und wies darauf hin, daß es weder eine „alte“ noch eine „neue“ Systematik gäbe. Es existierte nur eine Systematik, die — traditionsverhaftet und oft etwas altertümelnd — im Grunde genommen doch allem Neuen aufgeschlossen und am allgemeinen Aufschwung der Wissenschaften teilzunehmen bemüht wäre. Der Kreis der der Systematik zur Verfügung stehenden Merkmale wäre beträchtlich erweitert bzw. verfeinert worden, die Systematik dürfte eben nicht unter einseitiger Voranstellung der Ergebnisse bestimmter Teildisziplinen betrieben, sondern die gesamte Forschung müßte berücksichtigt werden.

Systematik ist Beschreibung und Benennung von Sippen, ist Ordnung und Gliederung der Welt der Organismen gemäß den ihnen immanenten, nicht von außen angetragenen Ordnungsprinzipien: Systematik ist der Versuch, eine Gesamtschau unseres Wissens von den Abstammungsgemeinschaften zu geben und das Wissen zu benutzen, um den inneren Zusammenhängen, dem historischen Werden der Sippen nachzuspüren. Systematik ist nicht nur „Chromosomenbotanik“, nicht nur „Experimentelle Systematik“ (HESLOP-HARRISON 1953), nicht nur Chemotaxonomie oder Genetik — sie ist dies auch.

Die systematische Botanik spiegelt den jeweiligen Zustand der Gesamtwissenschaft Botanik wider, sie ist deren Zusammenfassung und Überschau. Zu einer „Endgültigkeit“ kann sie niemals gelangen: einmal deswegen, weil die Sippen als historische Erscheinungen nur schwer faßbar sind, zum anderen, weil die Systematik, da sie die Ergebnisse der übrigen Teildisziplinen verwertet, erst auf diese Ergebnisse „warten“ muß und infolgedessen stets hinter ihnen „herhinken“ wird. Nur asymptotisch nähert sich unser Wissen dem natürlichen System, der

kategorisierenden Widerspiegelung der in Raum und Zeit sich vollziehenden Geschichte der Organismenwelt (SCHWARZ 1936/37, 1963).

Im Sinne dieses Anspruchs der Systematik möchte ich die vorliegende Monographie der Gattung *Pinguicula* verstanden wissen.

Sie stützt sich in erster Linie auf die kritische Durchsicht eines möglichst umfangreichen und vollständigen Herbarmaterials — nur von einer Art vermochte ich keine Belege zu erlangen —, zum anderen auf die Beobachtung und Untersuchung der lebenden Pflanzen an Ort und Stelle sowie im Laboratorium. Es ist mir möglich gewesen, die meisten der europäischen Sippen an ihren natürlichen Standorten zu beobachten und zu sammeln.

Im Botanischen Garten zu Jena befinden bzw. befanden sich folgende Sippen mit wechselndem Erfolg in Kultur: *P. grandiflora*, *P. longifolia* ssp. *reichenbachiana* und ssp. *caussensis*, *P. leptoceras*, *P. balcanica*, *P. vulgaris*, *P. vulgaris* f. *bicolor*, *P. moranensis*, *P. gypsicola*, *P. lusitanica*, *P. hirtiflora* und *P. alpina*.

Es war mir nicht möglich, genetische Experimente durchzuführen. Paläobotanische Daten existieren nicht, die vorhandenen biochemischen sind nicht verwertbar.

Ich habe versucht, neben morphologisch-anatomischen Merkmalen vor allem den chorologischen, ökologischen, zytologischen und embryologischen Charakteren nachzugehen — dabei diese nicht etwa „als Anhängsel an die an sich gründliche Ordnungsarbeit der Museumsfachleute“ (DARLINGTON 1957) betrachtend, sondern als untereinander gleichwertige, integrierende Merkmalskomplexe. In sehr begrenztem Maße wurde auch die Pollenmorphologie berücksichtigt.

Ein möglichst umfassendes Studium der Literatur hielt ich für unerlässlich, da sich immer wieder die Unzuverlässigkeit der Sekundärquellen herausstellte.

Leitgedanke der vorliegenden Bearbeitung ist die Auffassung, daß die Gattung *Pinguicula* phylogenetisch relativ jung, historisch aber relativ alt ist und gegenwärtig in mehrere, gut umschriebene, einander ziemlich nahestehende Formenkreise zerfällt, die — im Tertiär entstanden — in tropisch-subtropischen Regionen beheimatet sind.

### Zur Geschichte der Systematik in der Gattung *Pinguicula*

Als CONRAD GESNER im Jahre 1555 den nahe Luzern gelegenen Gipfel des Pilatus bestieg, fand er unter anderen Alpenpflanzen auch ein kleines Kraut, das ihn wegen seiner blauen Blütenfarbe an ein Märzveilchen, der glatten, nervenlosen Blätter wegen aber an die Natternzunge erinnerte. Es war geruchlos, und seine feuchten Blätter fühlten sich weich an. Er gab ihm den Namen *Pinguicula*,<sup>1</sup> den es noch heute trägt.

In seinen „Horti Germaniae“ (GESNER 1561) erwähnt er das Kraut noch einmal und fügt als zweites Nomen *Liparis* an. Die älteren Kräuterbücher der BRUNFELS (1532), FUCHS (1543) und BOCK (1551) erwähnen das Fettkraut nicht.<sup>2</sup>

So scheint die Kenntnis unserer Gattung tatsächlich auf GESNER zurückzugehen. Um so erstaunlicher ist es, was CLUSIUS (1583) von den in den Alpen der Steiermark und Niederösterreichs wachsenden Pinguikeln weiß, da er bereits zwei Formen unterscheidet: eine *Pinguicula flore albo* (= *P. alpina* L.) vom Wiener Schneeberg und anderen Örtlichkeiten in den Hochalpen und eine *Pinguicula flore purpureo* (= *P. vulgaris* L.), die auf feuchten Wiesen zusammen mit *Primula rubro flore* (= *Pr. farinosa*) wachsen sollte. Er bildete die blaublütige *Pinguicula* in seiner Figur 361 (Abb. 1, Fig. 2, S. 6) ausgezeichnet ab. Seine Bemerkung, daß weder die Hirten in den Bergen noch die Bauern in der Umgebung Wiens einen Volksnamen für die Pflanze hätten, läßt erneut vermuten, daß die Gattung *Pinguicula* vor GESNER und CLUSIUS unbeachtet geblieben war.

Zur Diskussion stellte CLUSIUS die Nomina *Lingula* bzw. *Lingulaca* des PLINIUS (Lib. XXIV, cap. XIX bzw. Lib. XXV, cap. XI) und das Nomen *Crias* des APULEIUS, die sich auf *Pinguicula* beziehen sollen: eine unglückliche und unhaltbare, von seinen Nachfolgern immer wieder zitierte Verknüpfung.

<sup>1</sup> Von lateinisch *pinguis*, e = fett, dick; „propter pinguia et tenera folia . . .“ (GESNER 1561).

<sup>2</sup> Da von FUCHS' „Historia stirpium“ nur Teil I erschien, die für die Teile II und III bereits fertigen 1000 Holztafeln durch unbegreifliche Interesselosigkeit bis auf spärliche Reste verlorengegangen sind (STÜBLER 1928), ist heute nicht mehr zu entscheiden, ob FUCHS unser Fettkraut vielleicht doch gekannt hat.

Und dennoch: die Gattung *Pinguicula* ist schon länger der Wissenschaft bekannt, als die Kräuterbücher vermuten lassen. In der Handschrift „Macer de herbarium ...“ des VITUS AUSLASSER aus dem Jahre 1479 (FISCHER 1924, 1925), einer Sammlung von Pflanzenaquarellen, ist unter Nr. 177 ein „zitroch chrawt oder smalz chrawt“ abgebildet, ein Kraut, das nichts anderes als unsere *P. vulgaris* L. darstellt.

zitroch chrawt od'  
smalz chrawt

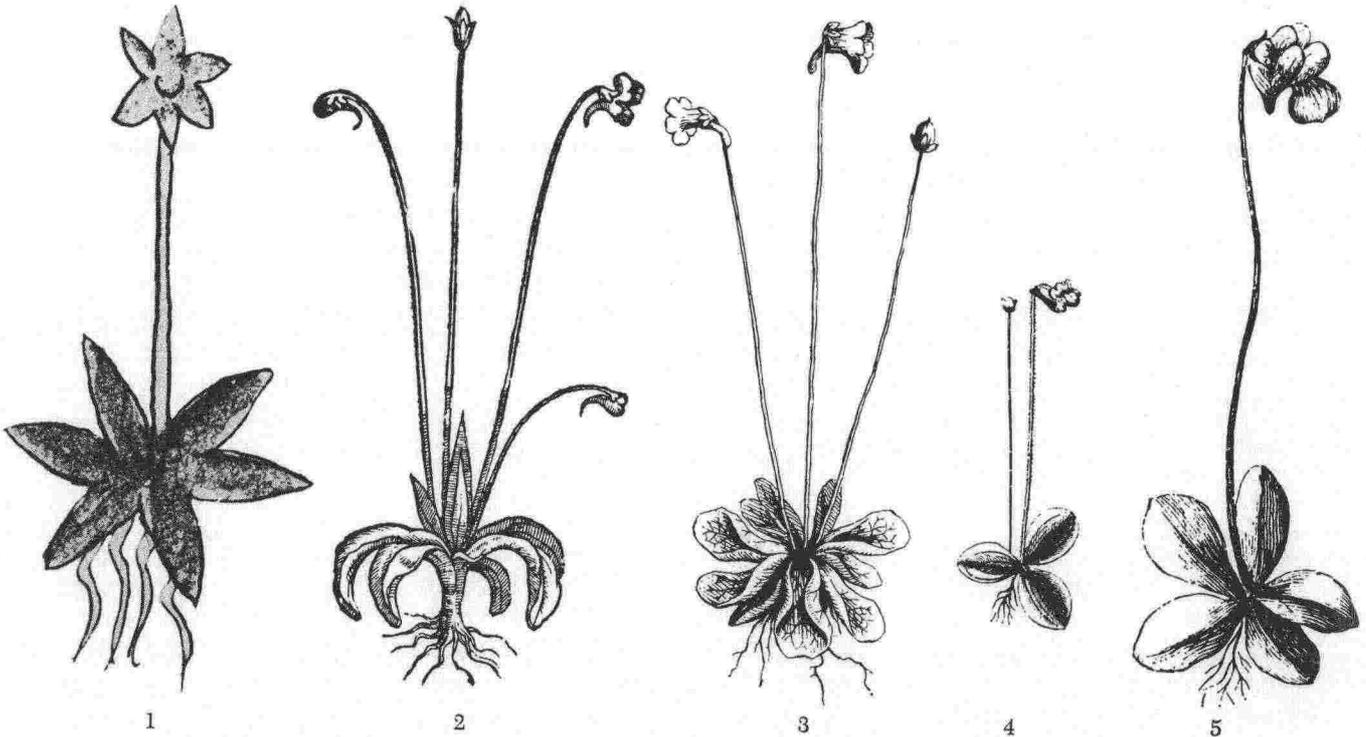


Abb. 1. Alte Abbildungen der Fettkräuter. — Fig. 1: zitroch chrawt (= *P. vulgaris*); V. AUSLASSER „Macer de herbarium“ (1479, nr. 177). — Fig. 2: *Pinguicula flore purpureo*; aus CLUSIUS (1583, fig. 361). — Fig. 3: *P. lusitanica*; aus SOWERBY and SMITH (1794, t. 145). — Fig. 4: *P. scapo villoso*; aus LINNÉ (1737, t. 12, fig. 2). — Fig. 5: *P. nectario conico petalo brevior*; aus LINNÉ (1737, t. 12, fig. 3).

Der Klostergeistliche V. AUSLASSER kannte nur den Volksnamen, der noch heute in Tirol („Zittrachkraut“) für *Pinguicula* gebräuchlich ist und sich auf die Heilwirkung der aus den Blättern gewonnenen Droge bei trockener Hautabschürfung (Zitrocha = Impetigo; FISCHER 1925, CHRISTEN 1961) beziehen soll. Unser Fettkraut muß folglich unter den Tiroler und Schweizer Hirten und Bauern schon allgemein bekannt gewesen sein, da der Volksname natürlich nicht auf AUSLASSER'S Handschrift zurückgehen kann. Offenbar ist dieses Wissen auf ein relativ kleines Gebiet beschränkt gewesen, eben auf denjenigen Teil der Alpen, in dem die Pinguikeln auch heute noch häufig sind.

AUSLASSER'S Aquarell seines „zitroch chrawt“ ist mit der Abbildung des CLUSIUS zwar nicht zu vergleichen, läßt aber keinen Zweifel an der Richtigkeit der FISCHER'Schen Deutung zu (Abb. 1, Fig. 1, S. 6).

Kaum neu ist, was DALECHAMP (1586) über unsere Pflanze berichtete. Er nannte sie unnötigerweise *Cucullata* und bildete sie auch ab, doch viel schlechter als CLUSIUS.

CAMERARIUS (1588) führte die Gattung in seinem „Hortus medicus“ auf und wies auf die Schwierigkeiten hin, die einer gärtnerischen Aufzucht der Sippe entgegenständen. Ihm gelang die Übertragung des Fettkrautes in die Gärten nicht.

C. BAUHIN brachte *Pinguicula* GESN. im „Phytopinax“ (1596) unter „*Sanicula alpina vel Auricula Ursi*“, im „Pinax“ (1623) unter „*Sanicula montana flore calcari donato*“, und J. BAUHIN & CHERLER nannten sie „*Pinguicula Gesneri*“ in den „*Historiae plantarum universalis*“ (1651). Bei PARKINSON (1640) lesen wir „*Pinguicula sive Sanicula Eboracensis*“ und bei MORISON „*Viola humida aut palustris pinguicula*“ (1715).

Abgesehen von einigen neuen Fundortsangaben und Anmerkungen über die „Vires“ gehen diese Darstellungen über CLUSIUS kaum hinaus.

Erst J. RAY (1660, besonders aber 1670, 1686 und 1724) erweiterte unsere Kenntnisse durch die klare Beschreibung von vier Sippen wesentlich. Er unterschied: 1. *P. Gesneri* (= *P. vulgaris* L.), 2. *P. flore albo minore calcari brevissimo* (= *P. alpina* L.), 3. *P. flore amplo purpureo cum calcari longissimo* (= *P. grandiflora* LAM.) und 4. *P. Cornubiensis flore minore carneo* (= *P. lusitanica* L.), wobei er die Sippen (2.) und (3.) als Varietäten zu (1.) zog.

Das etwa war die Situation, die LINNÉ vorfand, als er an die Abfassung der „*Flora Lapponica*“ (1737) ging. Ausführlich setzte er sich mit der Synonymie auseinander und anerkannte schließlich drei Arten, die er noch mit den üblichen Phrasen versah. Es handelte sich um *P. Gesneri* (= *P. vulgaris* L., incl. *P. flore amplo* RAY), *P. nectario conico petalo brevior* (= *P. alpina* L.) und *P. scapo villosa* (= *P. villosa* L., incl. — irrtümlich — RAY's *P. Cornubiensis*). Er erwähnte bereits die später viel umstrittene *P. „bicolor“*, die er als Varietät von *P. Gesneri* behandelte. *P. flore amplo* RAY wollte er als eigene Art nicht gelten lassen, da Größe und Farbe der Krone zu wenig konstante Merkmale wären. Ausführlich erörterte er die Verwendung der *Pinguicula*-Blätter zur Herstellung der „Tätmiölk“ bei den Lappen. Zwei typische Abbildungen seiner späteren *P. alpina* L. und *P. villosa* L. (tab. XII, fig. 3 bzw. 2; meine Abb. 1, Fig. 5 bzw. 4, S. 6) fügte er bei.

HALLER (1742) verstand unter *P. calcare gracili cylindrico violaceo flore P. Gesneri*, zu der er als  $\beta$ ) *major* RAY's *P. flore amplo* zog, und belegte die weißblühende Alpensippe mit der Phrase *P. calcare lato conico flore albo*. Ausführliche Synonymielisten, genaue Beschreibungen und Fundortsangaben zeichnen seine Darstellung aus.

Um 1750 waren folgende Sippen der Gattung *Pinguicula* bekannt:

1. *P. vulgaris* L. (= *P. Gesneri*),
2. *P. alpina* L. (= *P. nectario conico*),
3. *P. villosa* L. (= *P. scapo villosa*),
4. *P. lusitanica* L. (= *P. Cornubiensis*),
5. *P. grandiflora* LAM. (= *P. flore amplo*),

von denen LINNÉ aber nur die ersten vier in die „*Species Plantarum*“ (1753) aufnahm, da er weiterhin der RAY'schen *P. flore amplo* den Artrang absprach.

Um die Wende des 18. zum 19. Jahrhundert nahm die Zahl der bekannten Arten durch immer neue Entdeckungen, vor allem in der Neuen Welt, rasch zu. So gaben VAHL und PERSON (1805) bereits 12 Arten an, davon allein 6 aus der Neuen Welt.

Bei SPRENGEL (1825) findet sich der erste Versuch einer Gattungsgliederung. Er unterschied bei seinen 15 Arten solche „scapo glabro“ und solche „scapo pubescente seu villosa“, eine Einteilung auf sehr unsicherer Grundlage, da die Begriffe Behaarung und Drüsenbehaarung nicht scharf genug auseinandergehalten wurden.

Als DE CANDOLLE (1844) die Gattung für den „*Prodromus*“ bearbeitete, war mittlerweile die Zahl der bekannten Arten auf 32 angewachsen, wovon die Mehrzahl noch heute Artwert besitzt.

DE CANDOLLE teilte die Gattung in die drei Sektionen: *Orcheosanthus*, *Pionophyllum* und *Brandonia* ein, dabei das Augenmerk auf die unterschiedlichen Spornlängen, auf die Symmetrieverhältnisse im Blütenbereich, auf Tubuslänge und Blütenfarbe richtend.

DE CANDOLLE's Monographie unterscheidet sich besonders durch ihre kritische Einstellung vorteilhaft von späteren Bearbeitungsversuchen. Seine Einteilung war lange in Gebrauch und wurde erst durch BARNHART (1916) als unzureichend erkannt.

Lag schon vor DE CANDOLLE das Schwergewicht der *Pinguicula*-Systematik auf den Gebieten der Artbeschreibung und -diagnostizierung — so z. B. SIBTHORP & SMITH (1806), LEDEBOUR (1815), KUNTH in H. B. K. (1817), TENORE (1811—36), REICHENBACH (1823), SCHLECHTENDAL & CHAMISSO (1830), SCHLECHTENDAL (1832),

um nur einige Autoren zu nennen —, so änderte sich auch nach 1844 wenig daran. Floristen, Forschungsreisende und Gärtner wetteiferten in der Entdeckung und Beschreibung neuer Sippen. Wertvolle Funde wurden gemacht: BERNARD & GRENIER (1850) beschrieben die auf Korsika endemische *P. corsica*, BLANCO entdeckte in Südspanien die eigenartige *P. vallisneriifolia* (WEBB 1853), LAMOTTE (1881) verteidigte das Artrecht von *P. longifolia* RAM. ex DC. Ganz allgemein aber litt die systematische Arbeit unter der ungenügenden Kenntnis der Gattung, die zwar das Interesse der Physiologen in steigendem Maße für sich in Anspruch nehmen konnte, die aber taxonomisch, wenigstens was die ost- und südwesteuropäischen Sippen und die der Neuen Welt betrifft — wo zwar durch BENTHAM (1839/40) und WRIGHT (in GRISEBACH 1866) wichtige neue Arten in Mexiko und Westindien entdeckt, in Europa dagegen kaum bekannt wurden —, immer noch einer „tabula rasa“ glich.

HERDER (1871/72) sichtete das in den Herbarien und in der Literatur Rußlands angesammelte Material, was ihm nur zum Teil in befriedigender Weise gelang, da er die Formen des südlichen und westlichen Europa nicht genügend berücksichtigte.

Die erste gründliche und in gewisser Weise auch erfolgreiche Untersuchung geht auf SCHINDLER zurück (1907/08). Denn GENTY's „Contributions ...“ (1891) sind gänzlich ungenügend, da sie eigentlich nur in der Beschreibung von zwei neuen „Arten“ gipfelten und zudem noch unvollständig blieben. SCHINDLER hingegen vermochte für ein Teilgebiet — für einige mittel- und südeuropäische Arten — die strittigen Probleme einer Lösung näherzubringen. Es ging ihm dabei vorwiegend um eine Bearbeitung der mit den Namen *P. grandiflora* LAM. und *P. hirtiflora* TEN. gekennzeichneten Formenkreise. Hier war im Laufe des 19. Jahrhunderts durch die Vermengung dieser Sippen mit *P. vulgaris* L. und *P. leptoceras* RCHB. eine unglaubliche Verwirrung, ein Zustand absoluter Hilflosigkeit eingetreten.

SCHINDLER gebührt das unbestreitbare Verdienst, dem Durcheinander ein Ende gemacht zu haben. Eigentlich sollte nach 1907/08 klar sein, was unter *P. grandiflora* LAM., *P. hirtiflora* TEN. und *P. leptoceras* RCHB. zu verstehen ist.

Sicher kann SCHINDLER vorgeworfen werden, daß seine Auswertung der Literatur mangelhaft war, sicher kann die Kritik an der Überbetonung des von ihm als „alleinseligmachend“ gepriesenen Kelchmerkmals nicht vorbeigehen: ebenso unausweichlich ist aber das Zugeständnis, daß ohne SCHINDLER's „Studien ...“ die Systematik der Fettkräuter auf dem Niveau der GENTY'schen „Contributions ...“ stehengeblieben wäre (CASPER 1962 a).

Ein ernster Mangel der SCHINDLER'schen Arbeit ist die Vernachlässigung von *P. vulgaris* L., der „gemeinsten“ und deshalb nach vorgefaßter Meinung auch am besten bekannten Art in Europa. Von der falschen Grundkonzeption ausgehend, daß *P. vulgaris* die phylogenetische Basisart aller *vulgaris*-ähnlichen europäischen Sippen sei, gelangte SCHINDLER zwangsläufig zu irrigen Schlußfolgerungen hinsichtlich der Bewertung einzelner Merkmale (CASPER 1962 a). Mangelhaft war auch die Auswertung geographischer und ökologischer Gesichtspunkte. Hier gelangte SCHINDLER über Andeutungen nicht hinaus.

Spätere Bearbeitungen einzelner Formenkreise der europäischen Pinguikeln durch BEAUVERD (1903, 1905, 1911), ROUY (1909), FIORI (1905/10, 1925/29), KRAJINA (1926), SENNEN (1936), ZURZYCKI (1954) verwässerten die durch SCHINDLER erarbeiteten Gesichtspunkte und schlugen neue Irrwege ein.

Von größerer Bedeutung dagegen war der Beitrag BARNHART's (1916), dessen Gattungsgliederung „natürliche“ Wege zu gehen versuchte. Er stützte sich wie DE CANDOLLE (1844) auf Merkmalskombinationen aus dem Kronenbereich, wobei er Art und Weise der Ausbildung der Kronlappen, Form und Richtung von Kronröhre und Sporn sowie die Symmetrieverhältnisse besonders betonte. Vier Untergattungen: Pionophyllum, Orcheosanthus, Isoloba und Temnoceras stellte er auf, die er in Analogie zu seinem Vorgehen innerhalb der Gattung *Utricularia* gern als Gattungen gesehen hätte. Die auf Grund der Blütenfarbe aufgestellte Sektion Brandonia (RCHB.) DC. gab er mit Recht auf; allerdings wurden relativ nah verwandte Sippen — so z. B. *P. lusitanica* L. und *P. hirtiflora* TEN. — verschiedenen Untergattungen zugeteilt.

Mit *P. lignicola* und *P. benedicta* (in BRITTON 1920) sowie *P. jackii* (1930) beschrieb er drei für die Sippen-geschichte hochwichtige westindische Arten.

Im Jahre 1928 unternahm SPRAGUE den Versuch, die bis dahin völlig undurchsichtige Situation innerhalb der DE CANDOLLE'schen Sektion Orcheosanthus zu durchleuchten. Obwohl in seiner Studie wertvolle Hinweise auf die taxonomische Bedeutung der Blattform innerhalb der heterophyllen Pinguikeln enthalten sind, blieb sie ohne Widerhall.

WOOD & GODFREY (1957) und GODFREY & STRIPLING (1961) lieferten durch die ausgezeichnete Darstellung der südost-nordamerikanischen Arten der Untergattung *Isoloba* einen wichtigen Beitrag zur Systematik der Gattung *Pinguicula*. Zum ersten Male bezogen sie im größeren Ausmaße zytologische Daten in ihre Untersuchungen ein und beschrieben außerdem zwei neue Arten.

1961 erschien die bereits 1942 im Manuskript abgeschlossene, durch die Wirren des zweiten Weltkrieges in der Drucklegung behinderte „Revision der Gattung *Pinguicula*“ von ERNST, die zum ersten Male seit DE CANDOLLE (1844) alle Arten zu erfassen suchte, eine neue Gliederung der Gattung vorschlug und trotzdem ein Torso geblieben ist.

Die studierten Sippen wurden klar und eindeutig beschrieben, die Bedeutung von Gaumen und Kronbehaarung für die Gattungsgliederung erkannt und die Arten geschickt aufgeschlüsselt.

Mangelhaft sind die summarischen und ungenauen Angaben über die Verbreitung der Sippen. Das fast völlige Fehlen von Belegzitaten stört besonders. Die Auswertung der einschlägigen Literatur ist ungenügend. Bei der Behandlung der eurasiatischen Sippen verließ sich ERNST auf SCHINDLER und übernahm dessen Fehler. Wenn er die Sippen um *P. caudata* einfach mit dem Hinweis, daß ihre Taxonomie noch ungeklärt sei, nicht bearbeitet, so entspricht das nicht dem Stande der Kenntnisse um 1942. Wie schon erwähnt, hatte SPRAGUE (1928) hier die ersten, wenn auch zaghaften Schritte getan, und die Notizen BRANDEGEE's (1911) und PURPUS' (1912) boten genügend Anhaltspunkte für eine Aufhellung des Fragenkomplexes. Auf jeden Fall boten die Typen HUMBOLDT-BONPLAND's ausreichend Material, so daß die Unterordnung der zahlreichen Nomina unter das dubiose *P. caudata* SCHLECHT. nicht geboten schien.

Wie DE CANDOLLE unterschied auch ERNST drei als Sektionen kategorisierte Hauptgruppen. Er behielt DE CANDOLLE's Sektionen Pionophyllum und Orcheosanthus — im wesentlichen auch im alten Umfange — bei, strich die Sektion Brandonia und übernahm BARNHART's Untergattung *Temnoceras* als Sektion. Er suchte die Merkmale schärfer zu fassen und zog bei der Unterteilung der Gattung die Kategorie der Sektion der Untergattung vor, wobei er bemerkte, daß „die Merkmale . . . ein über die Sektion (i. e. Pionophyllum — von mir hinzugefügt) verteiltes Netz von Parallelvariationen“ darstellten (ERNST 1961: 151). Für die Gliederung in größere Gruppen könnte „... immer nur ein Merkmal . . ., nicht eine Summe von Merkmalen . . .“ herangezogen werden.

ERNST gab BARNHART's Untergattung *Isoloba* auf und machte dadurch dessen bedeutsamsten Fortschritt gegenüber DE CANDOLLE rückgängig.

Im Gegensatz zu der trotz der aufgezeigten Mängel zweifellos wertvollen Bearbeitung durch ERNST ist der Abriss über die Gattung *Pinguicula* von JULIETTE CONTANDRIOPOULOS (1962) in ihrer ausführlichen Schrift über die endemische Flora Korsikas recht oberflächlich. Zwar zog die Verfasserin zur Beurteilung der taxonomischen Zusammenhänge eine Vielzahl von Merkmalen heran, untersuchte Chromosomenzahlen, gab soziologische Ausblicke und verwendete „moderne“ statistische Verfahren zur Merkmalskennzeichnung, aber sie ging derart „kursorisch“ vor, daß nur wenige verwertbare Daten herausprangen.

Von den 9 gezeichneten Arealen sind bis auf zwei (*P. corsica* und *P. crystallina*) alle falsch, und zwar nicht nur in Einzelheiten! Diese Fehler sind um so unverständlicher, als ihr ein relativ verlässlicher Kronzeuge für die Verbreitungsangaben zur Seite stand: SCHINDLER mit seinen umfangreichen Beleglisten. Man vergleiche etwa die Angaben SCHINDLER's über die Verbreitung von *P. grandiflora* LAM., *P. vallisneriifolia* WEBB, *P. hirtiflora* TEN. oder *P. longifolia* RAM. ex DC. mit den Zeichnungen J. CONTANDRIOPOULOS', um das Ausmaß ihrer phantasievollen Darstellung ermessen zu können. Ähnlich ist es um ihre Karte der Verbreitung der Gesamtgattung bestellt.

Nicht weniger oberflächlich springt sie mit den taxonomischen Tatbeständen um, wobei allerdings entschuldigend einzuräumen bliebe, daß ERNST gerade für die in Frage stehenden südeuropäischen Sippen bei SCHINDLER stecken blieb.

So bleiben von der ganzen Studie eigentlich nur die neuen Chromosomenzahlen zu *P. corsica* und *P. lusitanica* übrig, die von einer Nachprüfung der Zahlenangaben anderer Autoren begleitet werden.

Die phylogenetischen Spekulationen entsprechen den chorologischen Angaben.

Eine kleinere Untersuchung von McVAUGH & MICKEL (1963) bringt die Beschreibung von zwei neuen Arten aus der Sektion *Orcheosanthus*, von denen allerdings eine bereits in einer eigenen Arbeit vorweggenommen wurde (CASPER 1963 a). Die Autoren studierten nicht das Typusmaterial der Sammlungen MOÇINO-SESSÉ und HUMBOLDT-BONPLAND, so daß sie zu einer falschen Beurteilung des Verhältnisses zwischen *P. moranensis* HBK., *P. macrophylla* HBK. und *P. caudata* SCHLECHT. gelangten.

Heute noch wie 1960, da meine „Revision ...“ im Manuskript abgeschlossen vorlag, gilt das Wort von der „unbefriedigenden Situation“ in der Systematik der Gattung *Pinguicula*, ein Anlaß mehr für mich, eine monographische Darstellung vorzulegen, deren Sinn dann erfüllt wird, wenn sie künftige Arbeiten fördert und anregt.

## Morphologie

### I. Habitus und Wuchsform

#### a) Die Wuchsformtypen

Die Fettkräuter sind Rosettenpflanzen, deren Einzelblüten den Achseln eines unterdrückten Hochblattes entspringen und einzeln auf langen Stielen sitzen. Die kurze, sich nicht über die Rosette erhebende Hauptachse besitzt ein unbegrenztes Wachstum. Die Knospen werden dicht an der Erdoberfläche angelegt (Hemikryptophyten) oder unter sie verlegt (Kryptophyten, Geophyten).

BUCHENAU (1865) zeigte, daß jeder Stock von *P. vulgaris* im Laufe einer Vegetationsperiode zwei aufeinanderfolgende Blattrosetten entwickelt, „... welche bis zur Blühreife einer und derselben Achse (bei Keimpflanzen der primären) angehören und daher nicht scharf voneinander getrennt sind, mit dem Eintritt der Blühreife aber durch den Blütenstand unterbrochen werden und dann verschiedenen Achsen angehören; die Frühjahrsrosette beginnt mit der Entwicklung der Laubblätter und schreitet dann zur Blütenbildung fort, die Herbstrosette beginnt ebenfalls mit Laubblattbildung, sinkt dann aber zur Niederblattbildung herab“ (BUCHENAU 1865: 65).

Da die Blätter, die die beiden Rosetten bilden, sich weder in Form noch Größe unterscheiden, ist diese eigenartige Wuchsform lange Zeit übersehen worden.

Auch auf DUCHARTRE (1887) hinterließ BUCHENAU's Entdeckung keinen großen Eindruck, da er bei seiner Untersuchung des Wuchsformtyps der mexikanischen *P. caudata* (= *P. moranensis* HBK.) keinen Vergleich mit *P. vulgaris*, der doch auf der Hand gelegen hätte, versuchte. Ihm ging es in erster Linie um den Nachweis, daß die unter den Nomen *P. bakeriana* SANDER und *P. caudata* SCHLECHT. in der Systematik geführten Arten lediglich Entwicklungszustände ein und derselben Sippe darstellten. Zwar hatte schon HOOKER (1882) auf diese Zusammenhänge hingewiesen, aber noch geglaubt, daß *P. bakeriana* die Jugendform von *P. caudata* wäre. DUCHARTRE teilte nunmehr mit, daß jede Rosette im Laufe einer Vegetationsperiode in zwei Erscheinungsformen aufträte. Im Winter setzte sie sich aus zahlreichen kleinen, dicht gepackten Blättern zusammen, während sie im Sommer aus nur wenigen großen Blättern gebildet würde. Die Sippe wäre folglich das ganze Jahr über vegetativ aktiv, entwickelte aber — offenbar unter dem Einfluß der Jahreszeiten — zwei unterschiedliche Seinsformen.

HEIDE (1912) erkannte zuerst die Zusammenhänge zwischen den Darstellungen BUCHENAU's und DUCHARTRE's und entwickelte seine Vorstellungen von der Existenz dreier Wuchsformtypen in der Gattung *Pinguicula*. Dem „subtropischen“ Wuchsformtyp *P. caudatas* — gekennzeichnet durch das Fehlen der Winterknospenbildung — stellte er einen „temperierten“ Wuchsformtyp — repräsentiert durch *P. vulgaris* und *P. alpina* — gegenüber, bei dem Winterknospen aus der Herbstrosette gebildet werden, und ergänzte sie durch den für *P. villosa* und für arktische Formen von *P. vulgaris* charakteristischen „arktischen“ Wuchsformtyp, bei dem typische Reduktionserscheinungen — bedingt durch den späten Sommerbeginn — zu beobachten sind: die Entstehung einer Herbstrosette unterbleibt, an ihre Stelle tritt unmittelbar nach der Blüte eine Verjüngungsknospe, die sofort in die Winterknospe übergeht.

Überzeugend folgerte SCHARFETTER (1953: 297) aus diesen Untersuchungen, daß diese Wuchsform „... das Ergebnis eines ungestörten Wachstums, wie es der Tropenzone entspricht“, wäre. „Der jahreszeitliche Wechsel in der gemäßigten Zone, in die die Gattung ... gelangte, hat nur insoweit eingegriffen, als die Hauptachsenfortsetzung in Jahresperioden geregelt wurde.“

In früheren Arbeiten (CASPER 1962 a, 1963 b) habe ich versucht, den Wuchsformtyp für systematische Belange auszuwerten und betont, daß sich mit seiner „Hilfe eine natürlichere Gliederung der Gattung anbahnen“ (CASPER 1962 a: 9) lassen werde.

In der Gattung *Pinguicula* lassen sich zwei Wuchsformtypen unterscheiden, von denen sich jeder wiederum in zwei typische Varianten gliedert:

A. Der tropische Wuchsformtyp:

Die generative Rosette („Frühjahrsrosette“), die am Ende ihrer Entwicklung den Blütenstand hervorbringt, wird postfloral abgelöst durch die vegetative Rosette („Herbstrosette“), die keine Winterknospen entwickelt, aber ebenfalls blühen kann. Die Pflanzen überdauern mit offener, grünender Rosette.

Aa. Der tropisch-homophylle Wuchsformtyp:

Die generative und die vegetative Rosette setzen sich aus Blättern einheitlicher Größe und einheitlicher Form zusammen.

Typischer Vertreter: *P. jackii* BARNH.

Diesem Wuchsformtyp gehören die meisten Glieder der Untergattung *Isoloba* an. Aus dem Subgen. *Pinguicula* repräsentiert *P. jackii* den Typus. *P. crenatiloba* und die Mehrzahl der Arten der Sect. *Ampullipalatum* sind ebenfalls tropisch-homophyllen Wuchses.

Ab. Der tropisch-heterophylle Wuchsformtyp (= „subtropisch“ nach HEIDE 1912):

Die generative und die vegetative Rosette setzen sich aus Blättern verschiedener Größe und Form zusammen.

Typischer Vertreter: *P. moranensis* HBK.

Diesen Wuchsformtyp verkörpern alle Glieder des Subgen. *Pinguicula* Sect. *Orcheosanthus*, die *Heterophyllae* der Untergattung *Isoloba* und *P. elongata* aus der Untergattung *Temnoceras*.

B. Der temperierte Wuchsformtyp:

Die generative Rosette („Frühjahrsrosette“), die am Ende ihrer Entwicklung den Blütenstand hervorbringt, wird postfloral abgelöst durch die vegetative Rosette („Herbstrosette“), die mit der von fleischigen Niederblättern umschlossenen Endknospe (Winterknospe) abschließt.

Ba. Der temperiert-homophylle Wuchsformtyp (= „temperiert“ nach HEIDE 1912):

Die generative und die vegetative Rosette setzen sich aus Blättern einheitlicher Form und Größe zusammen.

Typischer Vertreter: *P. alpina* L.

Diesen Wuchsformtyp besitzen die meisten Arten des Subgen. *Pinguicula* Sect. *Pinguicula*. Auch *P. villosa* und die arktischen Formen von *P. vulgaris* gehören ihrer Wuchsform nach hierher, da auch bei ihnen die Winterknospen an einer Seitenachse entstehen, die Unterdrückung der Herbstrosette hingegen unerheblich für den Gesamtcharakter ist („arktischer“ Wuchsformtyp HEIDE's). Alle Glieder des Subgen. *Temnoceras* Sect. *Micranthus* sind ebenfalls temperiert-homophyllen Wuchses.

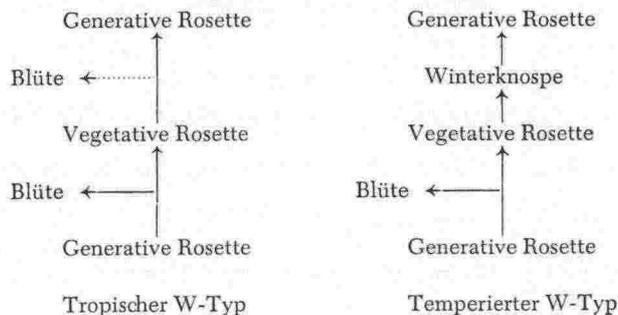
Bb. Der temperiert-heterophylle Wuchsformtyp:

Die generative und die vegetative Rosette setzen sich aus Blättern verschiedener Größe und Form zusammen.

Typischer Vertreter: *P. balcanica* CASPER.

Temperiert-heterophyll sind *P. vallisneriifolia* WEBB (bereits von BUCHENAU 1865 vermutet) und *P. balcanica* CASPER. Die Heterophyllie ist bei diesem Typ ungleich schwächer ausgeprägt als bei den vergleichbaren tropisch-heterophyllen Typen.

Diagramm der Wuchsformtypen



## b) Wuchsform, Klima und Verbreitung

Schon aus der Wahl der Begriffe „tropisch“ bzw. „temperiert“ zur Kennzeichnung der Wuchsformtypen geht deren klimatische Bedingt- und Gebundenheit hervor.

Wollte SCHINDLER (1907/08) noch am Beispiele der besonderen Ausgestaltung der Kronform von *P. lusitanica* Beziehungen zu den klimatischen Verhältnissen des Atlantikraumes erkennen, so konnte ich nachweisen (CASPER 1962 a), daß in der Gattung *Pinguicula* nicht die Blüte, sondern die Wuchsform klimatisch geprägt ist.

Gegenwärtig besiedeln die Sippen in den Teilarealen zwischen den Wendekreisen fast ausnahmslos Berglagen der feuchten Tropen, deren jahreszeitliche Isothermie und deren Tageszeitenklima (TROLL 1959) die klimatischen Bedingungen für ein ununterbrochenes, langsames Wachstum schaffen, das die tropische Wuchsform mit ihrem Wechsel von generativer und vegetativer Rosettenbildung bestimmt.

Ihren „ureigenen“ Entwicklungsraum überschreiten Vertreter des tropischen Wuchsformtyps an mehreren Stellen. Handelt es sich dabei im mexikanischen Teilareal noch um verhältnismäßig tropennahe Gebiete, in denen durch den ausgeprägten Wechsel von Regen- und Trockenzeiten der tropische Wuchsformtyp in seiner tropisch-heterophyllen Variante mit der für ihn charakteristischen Ausbildung einer kleinblättrigen, polsterartigen, vegetativen Rosette in der regenarmen Jahreszeit auftritt (Taf. 8, Fig. 3), so gilt dies von dem westeuropäisch-mediterranen Teilareal nicht mehr. *P. lusitanica* oder *P. hirtiflora* besiedeln hier Räume mit typisch nördlich gemäßigtem Großklima. Aber sie bevorzugen in der ihrem angestammten Wuchsformtyp fremden und „feindlichen“ Klimazone Örtlichkeiten mit klima-ökologisch „tropen“-ähnlichem Charakter, die Atlantikküsten Westeuropas oder feucht-kühle Bergschluchten des Mittelmeergebietes (Abb. 23, S. 73, und Abb. 31, S. 105).

Noch mehr entfernen sich die südamerikanischen Vertreter des Subgenus *Temnoceras* von ihrer tropischen „Heimat“. Ob sie die Hochlagen der tropischen Anden Venezuelas, Kolumbiens oder Ecuadors oder die südlich gemäßigten Anden Chiles, Argentiniens und Feuerlands bis zur Südspitze des Kontinents hinab besiedeln (Abb. 18, S. 49): ihnen eigen ist der tropische Wuchsformtyp, der sich selbst da, wo der südliche Wendekreis um fast 30 Breitengrade überschritten wird, behauptet.

Sowohl die andinen Páramos als auch die subantarktischen Regenwälder Patagoniens und Feuerlands gehören einem einzigen klimaökologischen Bereiche an, der durch jahreszeitliche Isothermie, große Tageszeitenschwankungen, gleichmäßig verteilte reichliche Niederschläge bei ständiger Oligothermie (SCHENCK 1905; TROLL 1959) Bedingungen schafft, die ein ununterbrochenes, langsames Wachstum und damit eine tropische Wuchsform ermöglichen (S. 48—51).

Dort, wo die Sippen mit tropischer Wuchsform die Grenzen des engeren tropischen Verbreitungsgebietes überwinden, können sie den ihnen eigenen Wuchsformtyp bewahren, wenn sie ähnliche ökologische Bedingungen vorfinden. Weder gleichmäßige Temperaturabnahme bis in Gefrierpunktnähe (Subantarktis) noch jahreszeitlich bedingter Feuchtigkeitsmangel (Mexiko) sind begrenzende Faktoren für seine Lebensfähigkeit.

Erst da, wo ein ausgeprägtes Jahreszeitenklima mit scharfem Gegensatz von kaltem Winter und warmem Sommer die Vegetationsperiode einschneidend unterbricht, wird der tropische Wuchsformtyp durch den temperierten ersetzt. Alle unter den Bedingungen des kontinental nördlich gemäßigten Großraumklimas vorkommenden *Pinguicula*-Arten überdauern die ungünstige Jahreszeit mit Winterknospen und repräsentieren den temperierten Wuchsformtyp, der an keiner Stelle des Verbreitungsgebietes in die Räume zwischen die Wendekreise oder die Südhemisphäre einzudringen vermag.

Die Beibehaltung der ursprünglichen tropischen Wuchsform unter den klimatischen Bedingungen der gemäßigten Zonen sowie das ausschließliche Vorkommen des temperierten Wuchsformtyps in der nördlich gemäßigten Zone sprechen eindeutig für die tropische Herkunft der Gattung.

Diese zunächst ohne experimentelle Grundlage erschlossenen Zusammenhänge finden ihre Bestätigung durch eine Untersuchung HESLOP-HARRISON's (1962) über die Winterruhe und die vegetative Vermehrung von *P. grandiflora*. Die unter variablen photoperiodischen Bedingungen und bei unterschiedlichen Temperaturen aufgezogenen Pflanzen bilden Winterknospen nur unter Kurztagbedingungen bei niedrigen Nachttemperaturen aus,

also im „Winterklima“. Das Austreiben der Winterknospen bedarf eines Vernalisationseffektes. Damit erweist sich der temperierte Wuchsformtyp auch im Experiment als „Erbe“ des tropischen Wuchsformtyps.

## 2. Keimling und Wurzel

Der ausgekeimte Sämling besitzt eine Plumula und einen ovalen, an den Rändern leicht eingerollten, drüsigen Kotyledo (BUCHENAU 1865, HEIDE 1912, HACCIIUS & HARTL-BAUDE 1956).

Seine Primärwurzel streckt sich, bleibt unverzweigt und relativ kurz. Die noch angelegten Peribleminalien treten kaum in Tätigkeit.

Auf den Kotyledo folgen in zunächst disticher, dann spirodisticher Anordnung die ersten Laubblätter, die sich nur wenig vom Keimblatt unterscheiden (HACCIIUS & HARTL-BAUDE 1956).

Die Samenkeimung ist abhängig von Licht und Wärme (KINZEL 1913).

Im allgemeinen ist das Wurzelsystem nur schwach entwickelt. Die terminale Hauptwurzel (Primärwurzel) stirbt frühzeitig ab, und ihre Funktionen übernehmen sproßbürtige Wurzeln (Adventivwurzeln), die meist zahlreich und faserförmig sind. Sie entspringen dem kurzen Rhizom, das die Blattrosette trägt (WYDLER 1857, BUCHENAU 1865, DANGEARD & BARBÉ 1887, HACCIIUS & HARTL-BAUDE 1956).

Im Sommer sind auf diese Weise eine Reihe von Zentralsträngen entstanden, die die Rosette im Boden verankern. Die Zentralfäden verfaulen zu Frühlingsanfang, die Winterknospen — bei *P. vulgaris* — liegen dann locker im Erdreich (RUSCHMANN 1914).

Die Adventivwurzeln sind einfach gebaut. Sie zeigen die Fusion zweier Stelen. Der Zentralzylinder ist hept- bis oktarch, besitzt Bast, zwei bis drei Perizykelschichten und wird von einer Endodermis umgeben (DANGEARD & BARBÉ 1887). Markparenchym und Markstrahlen sind getüpfelt und, obwohl stark verdickt, ohne Holzstoffreaktion. Die Rinde fällt teilweise ab und läßt Teile des Zentralzylinders freiliegen. Die Nebenfunktion des mechanischen Haltes ist für die Wurzel von *P. vulgaris* zur Hauptfunktion geworden (RUSCHMANN 1914).

Das Wurzelsystem ist infolgedessen für die Mineralstoffaufnahme nur ungenügend ausgebildet, dagegen sind die Zentralstränge an der kapillaren Wasseraufnahme stark beteiligt.

Die systematische Bedeutung der Wurzel ist im allgemeinen gering. Innerhalb der Lentibulariaceen besitzt nur *Pinguicula* echte Wurzeln.

Bei einigen Arten — *P. alpina*, *P. calyptrata* u. a. — ist der besonders kräftige, strangförmige Bau der Adventivwurzeln, die nicht wie bei *P. vulgaris* absterben, als diagnostisches Merkmal geeignet. Die Strangwurzeln sind meist gelbbraun gefärbt.

Die durch epiphytische Lebensweise ausgezeichneten Arten der Sektion *Discoradix* — *P. lignicola* und *P. cladophila* — besitzen Adventivwürzelchen, die an ihren Enden winzige, etwa 1 mm lange, dicht mit kurzen, zylindrischen Haaren besetzte „Haftscheiben“ tragen. Diese auffällige Sonderbildung wäre einer gründlichen Untersuchung wert, die das nur ganz spärlich vorhandene Material bisher nicht gestattete.

## 3. Das Blatt

Infolge seiner besonderen physiologischen Bestimmung als Insektenfänger- und vertilger ist das Blatt in seiner Gestaltung weitgehend festgelegt.

Alle Sippen besitzen im Prinzip rosettenförmig angeordnete, mit sekretorischen Drüsen besetzte und daher feucht-schleimige, glänzende, hellgrüne, oft bräunlich-rötlich überhauchte, ganzrandige, am Rande oft etwas aufgebogene bzw. eingerollte, sukkulent-wasserreiche, im Verhältnis zur Größe der Pflanze großflächige Blätter von geringer mechanischer Festigkeit und variabler Form und Größe. Sie zeichnen sich durch einen charakteristisch pilzähnlichen Geruch aus (LLOYD 1942).

In der Blattepidermis führen nur die Zellen in der Nähe der Mittelrippe Chlorophyll. Eine Cuticula ist ganz schwach ausgebildet. Die Stomata sind sowohl auf der Blattoberseite als auch auf der Blattunterseite zahlreich (60/mm<sup>2</sup> nach RUSCHMANN 1914 bei *P. vulgaris*) vorhanden. Ihre Schließzellen sollen nach BATALIN (1877) chlorophyllfrei sein und nur ein bleichgelbes Pigment enthalten. KLEIN (1879) spricht dagegen bei *P. alpina* von Chlo-

rophyllkörnern in den Schließzellen. Das Mesophyll besteht aus isodiametrischen Zellen. FENNER (1904) betrachtet die Zellen der ersten vier Epidermiszellreihen des äußersten Blattrandes als Drüsenzellen, was LLOYD (1942) bestritt.

Von einer interessanten Bildungsabweichung berichtete ZEDERBAUER (1905) bei *P. alpina*. Ein Laubblatt besaß einen 15 mm langen Stiel, der im oberen Teile in eine schlauchartige Bildung überging, die eine Länge von 5 mm hatte und etwas ausgebaucht war. Der Schlitz war 3 mm lang und 1 mm breit.

Blattform und Blattgröße sind von beträchtlichem Wert für die Artunterscheidung, obwohl ihre Variabilität selbst innerhalb einer Sippe sehr groß sein kann. „Sonnenblätter“ — kurz, gedrunken — und „Schattenblätter“ — lang, gestielt — finden sich überall (UMRATH 1945). Diese Tatsache hat in der Vergangenheit viele Botaniker (so z. B. DE CANDOLLE 1844, KOCH 1837, BERTOLONI 1833 u. a.) verleitet, Blattform und Blattgröße bei nahe verwandten Sippen als phänotypische Prägungen zu betrachten und ihnen nur geringen systematischen Wert zuzubilligen.

Ausgesprochen großblättrig sind *P. jackii*, *P. albida*, *P. moranensis* und Verwandte, *P. caerulea*, *P. lutea*. Langblätter besitzen heterophylle Arten wie *P. elongata*, *P. heterophylla*, *P. gypsicola*, *P. vallisneriifolia* und *P. longifolia*. Besonders kleinblättrige Arten sind *P. villosa*, *P. lusitanica*, *P. variegata*, *P. crenatiloba*, *P. antarctica* und *P. pumila*. Lang spatelförmig und schmal sind die kleinen Blätter von *P. lignicola* und *P. cladophila*.

Am Vorderrande ausgerandete Blätter kommen bei verschiedenen Arten vor. Am deutlichsten ist das Merkmal bei *P. hirtiflora* ausgeprägt.

Arten mit „Röhrenblättern“ — Blätter, deren Blattrand aufgebogen oder eingerollt erscheint — sind *P. lusitanica*, *P. ramosa*, *P. villosa*, *P. pumila*, *P. filifolia* und *P. elongata*.

Bedeutsam für die Unterscheidung größerer Arten ist die Heterophyllie. Alle Glieder der Sektion Orcheanthus sind heterophyll. Dabei weichen die kleinen Blätter der vegetativen Rosette nicht nur durch ihre Form, sondern auch durch ihre Kleinheit und Drüsenarmut von den Blättern der generativen Rosette in hohem Maße ab.

Heterophyll ist auch *P. elongata* aus der Sektion Ampullipalatum. Im Subgenus Isoloba bilden die gaumenlosen Heterophyllae — *P. heterophylla*, *P. parvifolia* und *P. acuminata* — eine eigene Gruppe. In der Sektion Pinguicula findet sich Heterophyllie z. B. bei *P. vallisneriifolia* und *P. balcanica*.

Am ursprünglichsten scheint der großblättrig tropisch-homophylle Blatttyp zu sein, wie er uns bei den gaumenlosen Agnata-Typen und bei *P. jackii* entgegentritt. Von ihm lassen sich die mannigfachen Klein- und Langblatttypen sowie die heterophyllen Formen ableiten.

Überhaupt scheint sich die Heterophyllie aus der Homophyllie entwickelt zu haben, wie die Analyse der Wuchsformtypen lehrt. Daß diese Progression nicht absolut zu werten ist, beweist das sekundäre Auftreten heterophyller Typen innerhalb der Sektion Pinguicula.

Obwohl die Winterknospe der vegetativen Rosette des temperierten Wuchsformtyps der vegetativen Rosette der heterophyllen Typen der tropischen Wuchsform ontogenetisch nicht gleichgesetzt werden kann, ist sie doch ein morphologisch abweichendes Moment innerhalb der Blattgeneration und insofern eine Heterophyllieerscheinung, die sich zwanglos in die Progression Homophyllie—Heterophyllie einfügt.

#### 4. Winterknospen, Brutzwiebeln und Ausläufer

Der temperierte Wuchsformtyp zeichnet sich durch die Entwicklung von Endknospen („Winterknospen“) aus, die von fleischigen Niederblättern umschlossen und von der vegetativen Rosette („Herbstrosette“) am Ende ihrer Entwicklung gebildet werden. Die Winterknospe erscheint als terminaler Schluß des Erneuerungssprosses. Sie besteht aus einer wechselnden Zahl von grünen, glatten und glänzenden Nährblättern (6—11 bei *P. vulgaris*, 12—15 bei *P. grandiflora*), die als Schutzhülle fungieren und sich nicht weiterentwickeln. In ihrem Zentrum finden sich Laubblattanlagen (bei *P. vulgaris*) oder bereits entwickelte Blätter (bei *P. grandiflora*), die beim Austreiben die Frühjahrsrosette bilden. Bei *P. grandiflora* sind außerdem schon in den Achseln der Zentralblätter die Blütenprimordien angelegt, die den fünfklappigen Kelch und die Antherenlappen erkennen lassen (HESLOP-HARRISON 1962).

Zur Zeit der Winterknospenbildung ist die Rosette noch fest im Boden verankert. Nach dem Absterben der

Blätter und der Wurzelfäden liegen die Winterknospen wurzellos und locker im Erdreich unmittelbar unter der Erdoberfläche. Bei *P. alpina* und *P. variegata* dagegen werden die Winterknospen durch kräftige strangförmige Wurzeln fest im Boden verankert.

Die diagnostische Verwertbarkeit des Merkmals Winterknospe ist bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse gering. Kleinblättrige Arten besitzen in der Regel kleine Winterknospen — *P. villosa*, *P. variegata* —, großblättrige große Winterknospen — *P. grandiflora*, *P. longifolia*. Auffällig sind die breit-eiförmigen, großen, gelblich-grünen Endknospen von *P. balcanica*.

In den Achseln der obersten Laubblätter bilden viele Arten kleine, axilläre, gestielte, etwa 3—5 mm lange Brutzwiebelchen, die offensichtlich der vegetativen Vermehrung dienen. Sie können in großer Zahl — bei *P. grandiflora* zählte HESLOP-HARRISON (1962) bis 50! — während oder nach der Blüte entstehen. Sie bestehen aus nur wenigen, fleischigen, zugespitzten Niederblättern, zwischen denen sich ein kleiner Vegetationspunkt befindet. Sie überwintern zwischen den abgestorbenen Blattresten der Mutterpflanze, mit der sie zu dieser Zeit keinen direkten Kontakt mehr besitzen (BUCHENAU 1865).

Brutzwiebelchen scheinen in Mitteleuropa bei *P. vulgaris*, *P. alpina*, *P. grandiflora* und *P. longifolia* regelmäßig entwickelt zu werden. Lediglich bei schwächlichen Pflanzen vermißte BUCHENAU (1865) ihre Entwicklung. Arktischen Formen von *P. vulgaris* und *P. alpina* sollen sie dagegen fehlen (SÖYRINKI 1938). Dies ließe sich im Falle von *P. vulgaris* leicht erklären, da bei den arktischen Formen die Herbstrosette nicht zur Entwicklung kommt und die Brutzwiebeln bei dieser Art nur von ihr gebildet werden. Auf *P. alpina* trifft diese Erklärung nicht zu. Die Untersuchungen HESLOP-HARRISON's (1962) geben für diese Frage keine neuen Anhaltspunkte.

Ausläuferbildung ist zuerst von HEYWOOD (in CASPER 1962) bei *P. vallisneriifolia* beobachtet worden. Sie ist weiterhin typisch für *P. longifolia* und besonders auffällig ausgeprägt bei *P. calyptrata*. Vielleicht kann die Ausläuferbildung mit der Entwicklung der gestielten Brutzwiebelchen in Zusammenhang gebracht werden.

## 5. Die Behaarungsverhältnisse

Fast alle Teile der Pflanze sind „behaart“. Papillen, mehrzellige Haare ohne Köpfchen, Köpfchenhaare und Trichome mit ausgeprägten Spezialfunktionen wie Drüsenhaare und Hydathoden finden sich bei allen Arten in vielfältiger Form und Anordnung. Ausführlich sind die Trichome behandelt worden von GRESSNER (1877), KLEIN (1879), FENNER (1904), KRUCK & ZIEGENSPECK (1932), LLOYD (1942) und UPHOF, HUMMEL & STAESCHE (1962).

### a) Die Trichomtypen

#### A. Papillen (papillae):

Auf der Oberseite der Laubblätter in der Nähe des Mittelnervs finden sich regelmäßig Papillen. Auch auf den Kronlappen und auf dem Gaumen bestimmter Arten kommen sie vor. Nach ERNST (1961) sollen sie für die Gaumenbehaarung von *P. chilensis* charakteristisch sein. Sie stellen hier aber wohl nur Entwicklungsstadien von typisch uniseriaten zylindrischen Trichomen dar. Die Narbenlappen sind gleichfalls von Papillen besetzt.

#### B. Uniseriate Trichome (pili singulati):

Auf den Kronlappen, im Innern der Kronröhre, auf den Gaumenteilern, im Sporn, an der Basis des Blütenstieles, an den Blattstielen und im Basalteil des Blattes seitlich des Mittelnervs und auf ihm befinden sich häufig einzellreihige, mehrzellige Haare mit  $\pm$  charakteristisch ausgebildeter Endzelle. Sie kann länglich-zugespitzt, keulig oder kugelig angeschwollen sein. Meist ist der Stielteil zylindrisch oder pfriemlich, seltener bauchig aufgetrieben. Sehr lange pili singulati finden sich an der Basis des Blütenstieles von *P. villosa*, *P. caerulea* und am Blattstiel und -rand von *P. elongata* und einigen Orcheosanthus-Arten.

#### C. Köpfchenhaare (pili capitati):

Oft gefärbt und ungemein verschiedengestaltig sind die Köpfchenhaare im Kronröhreninnern, auf dem Gaumen und auf den Kronlappen (Abb. 3—6). Sie bestehen aus einem meist mehrzelligen, einzellreihigen Stielteil und einem mehrzelligen Kopfteil von keuliger, traubiger, morgensternartiger, kugelig, maulbeerartiger oder auch verkehrt-eiförmiger Gestalt. Ihre Anordnung ist in kleineren Artengruppen sehr konstant. Ihre spezifische Formabwandlung in Richtung ihrer Stellung zum Sporn hin zeigt in der gesamten Gattung ein einheitliches Bild.

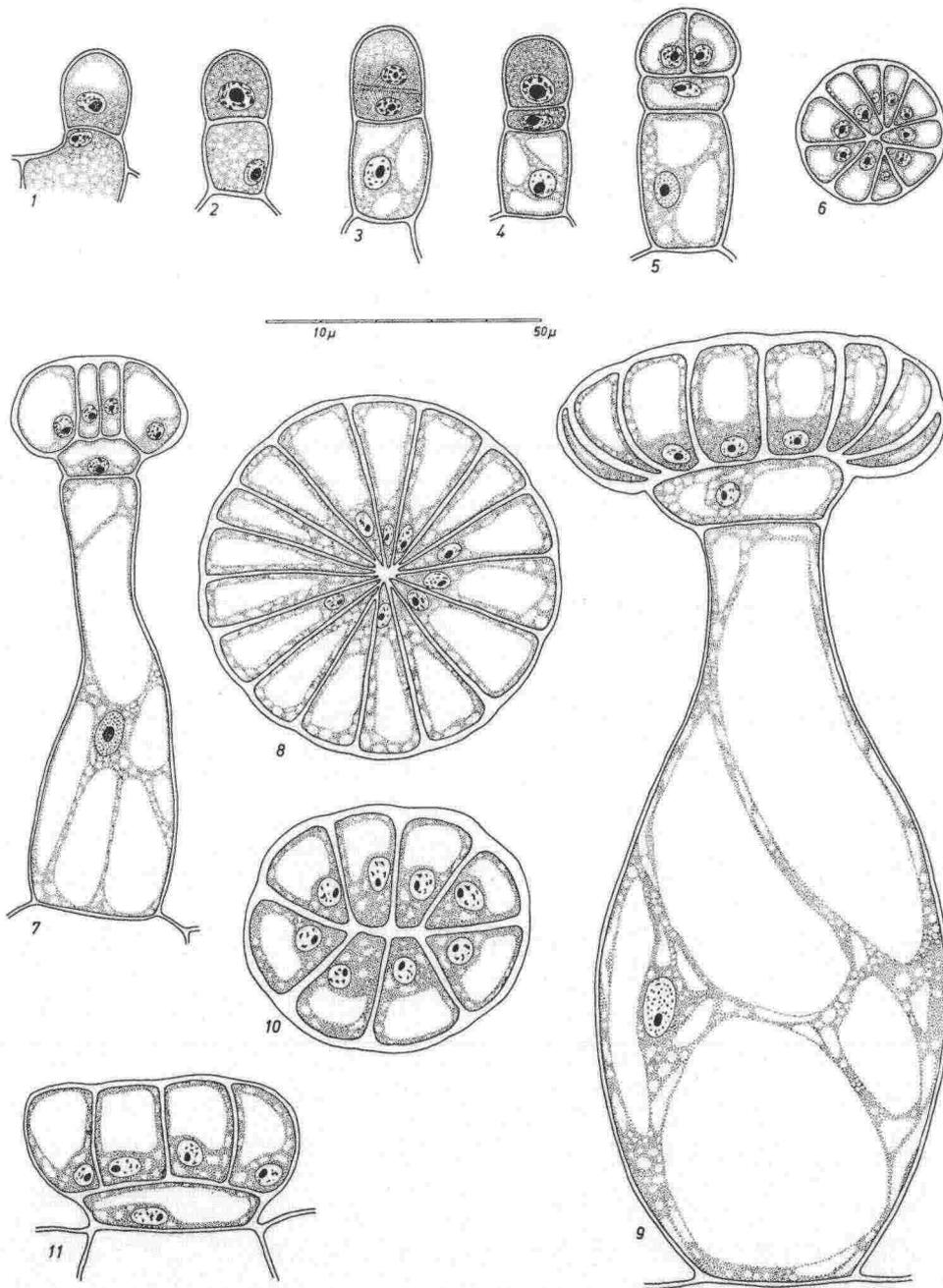


Abb. 2. Drüsenhaare und ihre Entwicklung bei *P. crenatiloba*. — Fig. 1—5: Entwicklung der Drüsenhaare. — Fig. 6: Drüsenköpfchen in Aufsicht; Blütenstiel. — Fig. 7: Gestielte Drüse des Blütenstieles. — Fig. 8: Drüsenköpfchen in Aufsicht; gestielte Drüse des Blattes. — Fig. 9: Gestielte Drüse des Blattes. — Fig. 10: Drüsenköpfchen in Aufsicht; sitzende Drüse des Blattes. — Fig. 11: Sitzende Drüse des Blattes.

#### D. Drüsenhaare (pili glandulosi):

Am besten untersucht sind die für die Insektivorie verantwortlichen Drüsenhaare, die auf den Oberseiten der Laubblätter, am Blütenstiel, am Kelch, auf der Außenseite und seltener auch auf der Innenseite der Krone und auf dem Fruchtknoten vorhanden sind. Ihre Zahl ist erheblich (40 000 pro Blatt bei *P. vulgaris* nach RUSCHMANN, 1914). Sie treten in zwei Modifikationen auf.

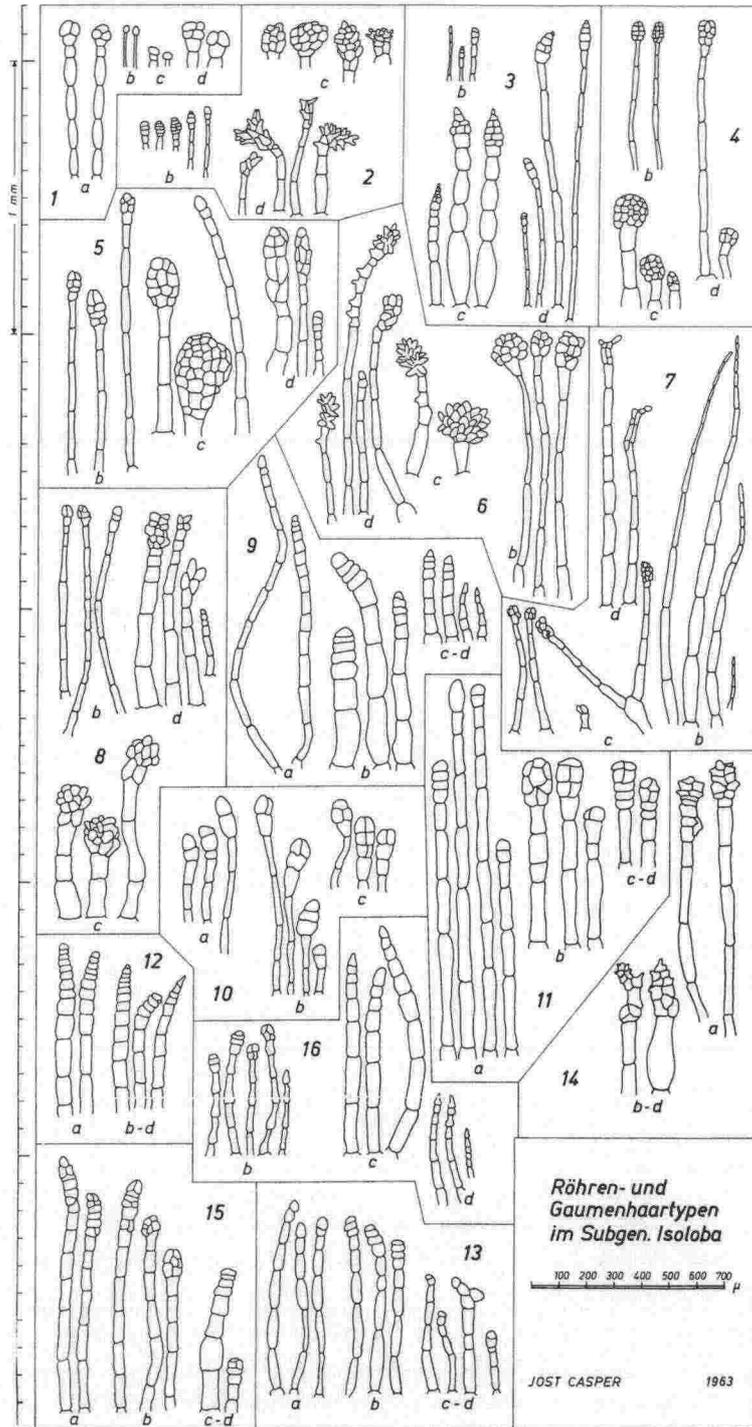


Abb. 3. Röhren- und Gaumenhaartypen im Subgenus *Isoloba*. — Fig. 1: *P. lusitanica*. — Fig. 2: *P. pumila*. — Fig. 3: *P. lilacina*. — Fig. 4: *P. ionantha*. — Fig. 5: *P. primuliflora*. — Fig. 6: *P. planifolia*. — Fig. 7: *P. caerulea*. — Fig. 8: *P. lutea*. — Fig. 9: *P. agnata*. — Fig. 10: *P. albida*. — Fig. 11: *P. filifolia*. — Fig. 12: *P. benedicta*. — Fig. 13: *P. lignicola*. — Fig. 14: *P. heterophylla*. — Fig. 15: *P. parvifolia*. — Fig. 16: *P. hirtiflora*. — (a = Kronlappen; b = Gaumen; c = Gaumenleiste; d = Kronröhre.)

Die „gestielten Drüsen“ (p. gl. stipitati) bestehen aus einer Basalzelle, einem ein- bis zweizelligen Stiel, einer Zwischenzelle („Columella“, „Endodermiszelle“) und einem Kopfteil, der in der Regel aus 16 radiär angeordneten sekretorischen Zellen besteht (Abb. 2, Fig. 6—9, S. 16).

Die „sitzenden Drüsen“ (p. gl. sessilia) sind von ähnlichem Bau, doch fehlt ihnen die Stielzelle; die Zwischenzelle schließt direkt an die Basalzelle an, und der Kopfteil besteht aus einer wechselnden Zahl von radiär angeordneten Zellen (4—12, meist 8; Abb. 2, Fig. 10—11, S. 16).

Die Entstehung der beiden Drüsenarten ist prinzipiell gleich. Eine einzige Epidermiszelle, die sich durch ihren Plasmareichtum auszeichnet, wächst zu einer Papille aus, die sich periklin in einen oberen und unteren Abschnitt teilt. Nur der obere Abschnitt entwickelt sich weiter, indem er zunächst periklin die Stielzelle von der Drüsenmutterzelle scheidet. Diese gliedert eine kleinere Zwischenzelle aus und teilt sich anschließend längs mehrmals, um schließlich das Drüsenköpfchen zu liefern (Abb. 2, Fig. 1—5, S. 16).

Bei der Bildung der sitzenden Drüsen unterbleibt die Ausgliederung der Stielzelle.

Die Stielzellen besitzen ein relativ locker gebautes Plasma. Die Außenwand der Zwischenzellen ist vollständig kutinisiert, die periklinale normale Zellulosewände sind stark von Plasmodesmen durchsetzt. Im Grundplasma überwiegt die vesikuläre Komponente.

Die Drüsenzellen der beiden Drüsenarten unterscheiden sich im Bau der Zellwände und in der Ausstattung mit Elementen des GOLGI-Systems und des endoplasmatischen Retikulums. Die Mitochondrien sind gleich strukturiert. Die Zellen der sitzenden Drüsen haben nur wenige Dictyosomen mit kleinen GOLGI-Vesikeln. Ihr endoplasmatisches Retikulum ist deutlich ausgeprägt. Die Außenwände aller Zellen, auch der Drüsenzellen, sind von einer dünnen Cuticula ohne nachweisbare Poren bedeckt (SCHNEPF 1961).

#### E. Hydathoden:

Auf der Unterseite der Laubblätter befinden sich einige sitzende epidermale Hydathoden mit vierzelligem Köpfchen und „verkorkter“ Zwischenzelle. Sie sind genetisch den sitzenden Drüsen gleichzustellen.

#### b) Behaarung und Systematik

In der Artdiagnostik haben die Behaarungsverhältnisse von Anfang an eine gewisse Rolle gespielt. Ein so altes Nomen wie *P. villosa* legt davon Zeugnis ab. Es waren vor allem die äußerlich leicht erkennbaren mehrzelligen uniseriaten Trichome, die hier und da zur Kennzeichnung von Sippen verwendet wurden. Demgegenüber traten die Drüsenhaare in den Hintergrund, da sie grundsätzlich in gleicher Ausprägung, wenn auch in wechselnder Quantität, bei allen Arten vorkommen.

SPRENGEL (1825) versuchte zum ersten Male, die Behaarungsverhältnisse für die Gattungsgliederung zu verwenden (siehe S. 7). Der geringe Erfolg seiner Bemühungen ließ die Bedeutung dieses Merkmals in Vergessenheit geraten, so daß es von WOOD & GODFREY (1957) erst wieder „entdeckt“ werden mußte. Sie vermochten die besonderen Haartypen in der Kronröhre einiger Arten des Subgenus *Isoloba* in sehr klarer Weise herauszuschälen und gaben damit den Anstoß für ähnliche Untersuchungen in den übrigen Gruppen der Gattung.

ERNST (1961) war ebenfalls davon überzeugt, daß die in der Krone vorkommenden Haare zur Unterscheidung von Arten oder kleineren Artengruppen geeignet wären. Er gab für fast alle Sippen eindeutige Beschreibungen der Trichomtypen und ihrer spezifischen Anordnung und verwendete das Merkmal häufig in seinen Schlüsseln.

Ich ging ebenfalls auf die Behaarungsprobleme ein und versuchte, die zu beobachtenden Haarformen in Beziehung zu den übrigen Blütenmerkmalen zu setzen (CASPER 1962 a). Dabei ergaben sich bis zu einem gewissen Grade wichtige Übereinstimmungen.

Mehr noch als die Haarform sind die spezifischen Anordnungsverhältnisse der Röhrenhaare im Zusammenhang mit der Ausbildung des Gaumens geeignet, einen Merkmalskomplex zu bilden, der sich gut in den Ordnungsrahmen einpaßt, der auf Grund der übrigen Blütenmerkmale erschlossen wurde.

Bei den gaumenbesitzenden Arten müssen die Haare auf dem Gaumen („Gaumenhaare“) von den unterhalb des Gaumens in der Röhre befindlichen Trichomen („Röhrenhaare“) unterschieden werden. Die „Gaumenhaare“ sind im allgemeinen von vielfältigem Bau und durch Köpfchenbildungen gekennzeichnet. Die „Röhrenhaare“

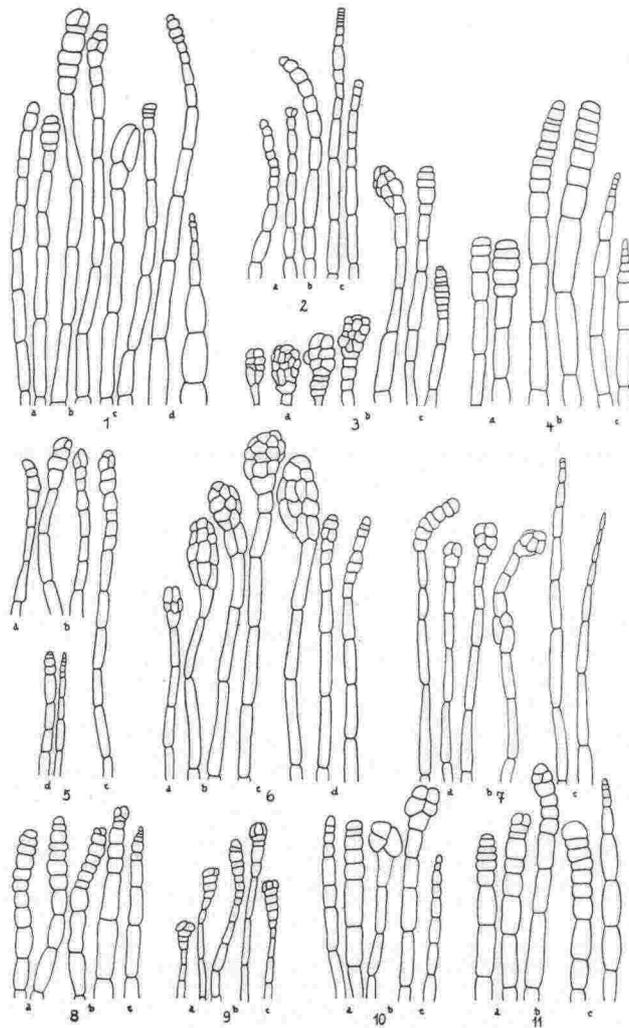


Abb. 4. Röhrenhaartypen in der Sektion Pinguicula.

Fig. 1: *P. longifolia*, a) Kronunterlippe, Mittellappen, vorn — b) Kronunterlippe, Mittellappen, Mitte — c) Schlundregion — d) Kronröhre. — Fig. 2: *P. vallisneriifolia*, a) Kronunterlippe, Mittellappen — b) Schlundregion — c) Kronröhre. — Fig. 3: *P. longifolia* ssp. *reichenbachiana*, a) Kronunterlippe, Mittellappen — b) Schlundregion — c) Kronröhre. — Fig. 4: *P. grandiflora*, a) Kronunterlippe, Mittellappen — b) Schlundregion — c) Kronröhre. — Fig. 5: *P. corsica*, a) Kronunterlippe, Mittellappen, Spitze — b) Kronunterlippe, Mittellappen, Basis — c) Schlundregion — d) Kronröhre. — Fig. 6: *P. leptoceras*, a) Kronunterlippe, Mittellappen, Spitze — b) Kronunterlippe, Mittellappen, Basis — c) Schlundregion — d) Kronröhre. — Fig. 7: *P. balcanica*, a) Kronunterlippe, Mittellappen — b) Schlundregion — c) Kronröhre. — Fig. 8: *P. longifolia* ssp. *caussensis*, a) Kronunterlippe, Mittellappen — b) Schlundregion — c) Kronröhre. — Fig. 9: *P. nevadensis*, a) Kronunterlippe, Mittellappen — b) Schlundregion — c) Kronröhre. — Fig. 10: *P. macroceras*, a) Kronunterlippe, Mittellappen — b) Schlundregion — c) Kronröhre. — Fig. 11: *P. vulgaris*, a) Kronunterlippe, Mittellappen — b) Schlundregion — c) Kronröhre.

sind regelmäßig in drei Längsstreifen unterhalb des Gaumens rückwärtsgerichtet angeordnet. Arten mit Gaumenleiste fehlt meist der mittlere Streifen. Er wird offenbar durch die Gaumenleiste, die den Gaumen in Richtung Röhrenbasis verlängert, vertreten.

Alle Arten des Subgenus *Isoloba* zeichnen sich durch die dreistreifige Anordnung der Röhrenhaare aus, bedeutsamerweise auch die der gaumenlosen Artengruppen, die auf Grund anderer Merkmalskomplexe mit den gaumenbesitzenden Sektionen in Verbindung gebracht werden müssen. Bei den Haarformen selbst herrschen

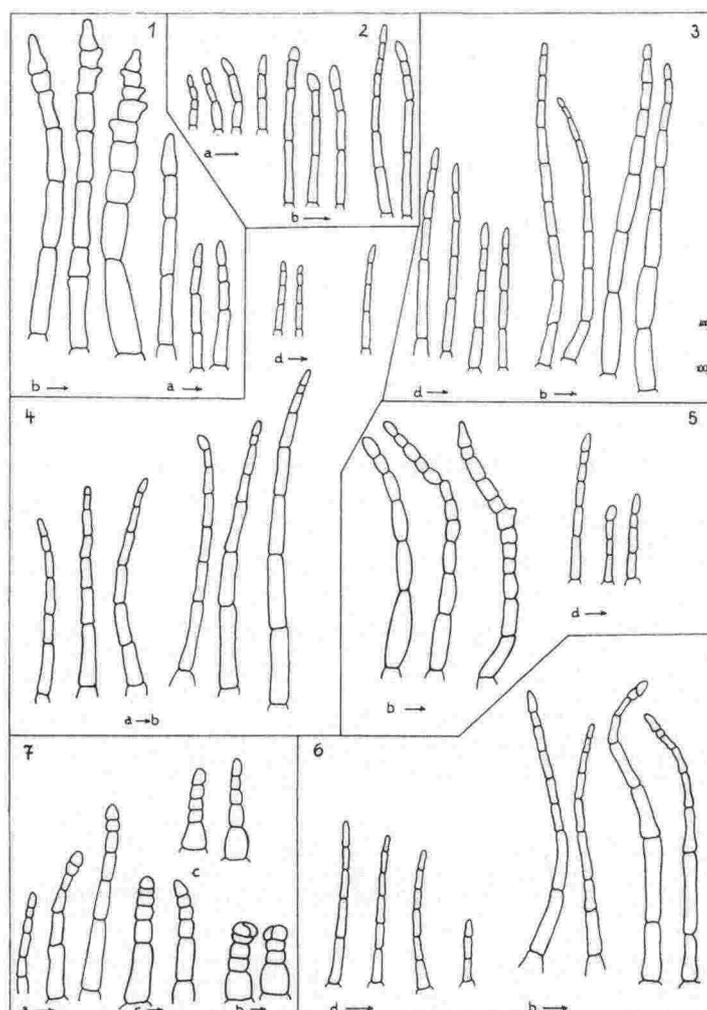


Abb. 5. Röhrenhaartypen in den Sektionen *Orcheosanthus* und *Homophyllum*.  
 Fig. 1: *P. gypsicola*. — Fig. 2: *P. cyclosecta*. — Fig. 3: *P. colimensis*. — Fig. 4: *P. oblongiloba*.  
 — Fig. 5: *P. macrophylla*. — Fig. 6: *P. moranensis*. — Fig. 7: *P. jackii*. — (a = Kronlappen;  
 b = Schlund und Kronröhrenbauchseite, Mitte; c = Kronröhre, Seiten; d = Sporn.)

lange, zylindrische oder pfriemliche Trichome mit kugeligen, keuligen, maulbeerartigen, traubigen oder morgensternartigen Köpfchen vor (Abb. 3, S. 17).

Einen Gaumen besitzen auch die Arten des Subgenus *Temnoceras*. In Übereinstimmung damit sind bei ihnen die Röhrenhaare in drei Streifen angeordnet. Während sie in der Sektion *Ampullipalatum* kräftig entwickelt sind, sind die beiden seitlichen Streifen im Formenkreis um *P. alpina* schwächer ausgebildet. Die Haare sind von einheitlichem Bau. Die *alpina*-Typen besitzen pfriemliche Trichome mit Apikalzelle, die Arten um *P. calyptrata* zylindrische Haare mit keuligen oder traubigen Köpfchen, *P. crenatiloba* hat pfriemliche Röhrenhaare, während die „Gaumenhaare“ mit keuligen Köpfchen versehen sind (Abb. 5, S. 20).

Den gaumenlosen Sippen des Subgenus *Pinguicula* fehlt die dreistreifige Anordnung der Röhrenhaare. Bei ihnen scheinen die Trichome regellos in der Röhre und auf den Kronlappen verstreut zu sein. Erkennbar ist lediglich die bei allen *Pinguicula*-Arten vorhandene Tendenz zur gleichsinnigen Abwandlung der Haarform in Richtung auf den Sporn zu, wo sie ganz allgemein pfriemlich und köpfchenlos ist. Im übrigen sind die Trichome recht einheitlich gebaut. Dem langen, mehrzelligen Stiel sitzt in der Regel ein mehrzelliges Köpfchen von Trauben-

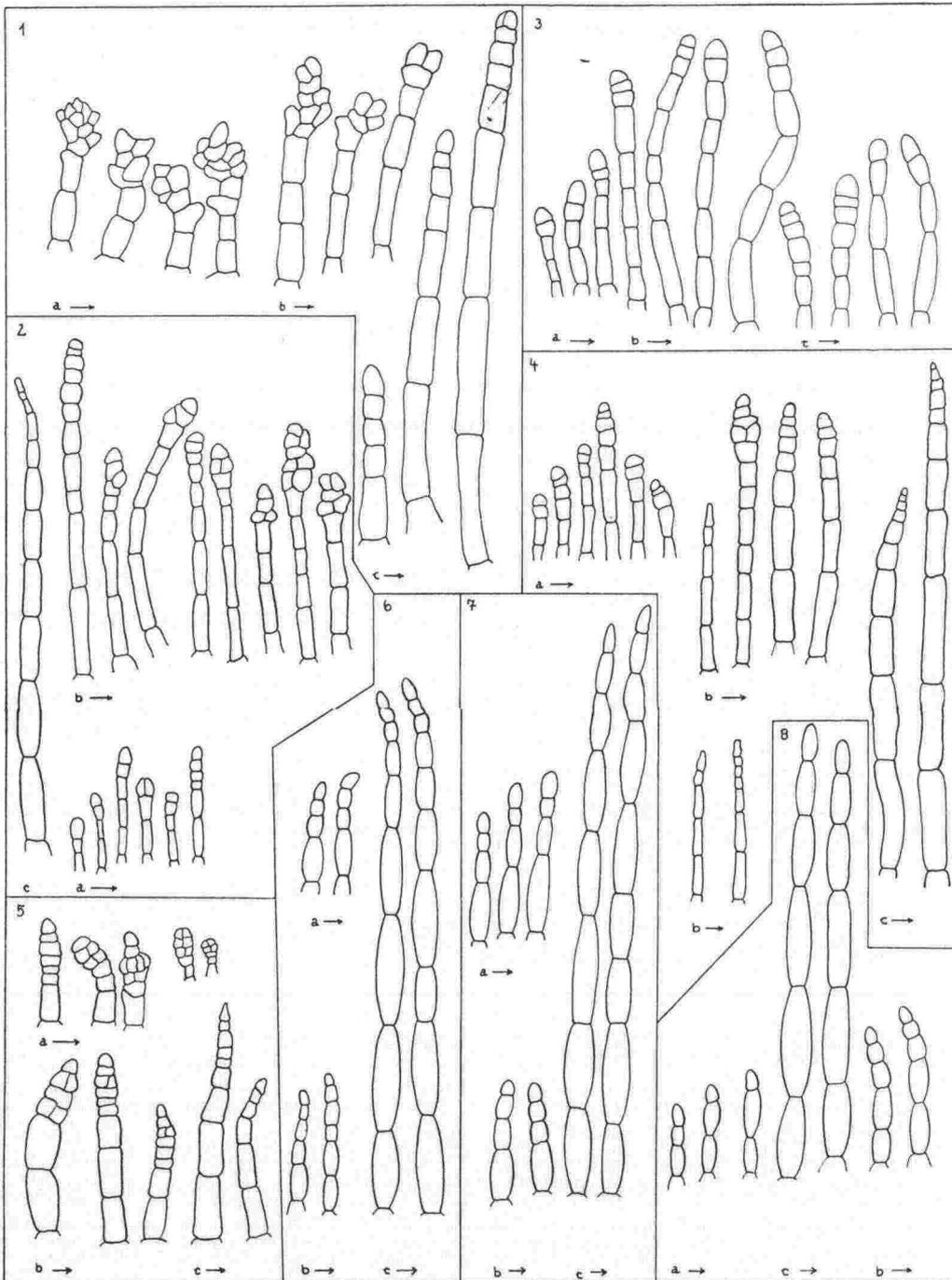


Abb. 6. Röhren- und Gaumenhaartypen im Subgenus Temnoceras. — Fig. 1: *P. elongata*. — Fig. 2: *P. calyptata*. — Fig. 3: *P. involuta*. — Fig. 4: *P. antarctica*. — Fig. 5: *P. crenatiloba*. — Fig. 6: *P. alpina*. — Fig. 7: *P. variegata*. — Fig. 8: *P. ramosa*. — (a = Gaumen; b = Röhrenbauchteil unterhalb des Gaumens; c = Kronröhre, Seiten.)

oder Keulenform auf, doch können die Stiele auch in schwach zugespitzte oder kugelig angeschwollene Apikalzellen auslaufen (Abb. 4—5).

Es möge am Schluß noch vermerkt werden, daß die verschiedenen Trichomtypen (einschließlich der Drüsenhaare) untereinander durch gleitende Übergänge verbunden sind.

## 6. Die Blütenverhältnisse

Blütenbau, Blütengröße und Blütenfarbe sind die wichtigsten diagnostischen Merkmale in der Gattung *Pinguicula*.

### a) Blütenstand:

Der Blütenstand von *Pinguicula* ist eine armlütige, häufig einblütige Dolde mit völlig unterdrückter Hauptachse. Die Blüten entspringen den Achseln unterdrückter Hochblätter und haben keine Vorblätter (WYDLER 1857, BUCHENAU 1865, DICKSON 1869, EICHLER 1875, TROLL 1964).

### b) Blütenentwicklung:

Die Darstellung der Blütenentwicklung fußt auf den grundlegenden Untersuchungen BUCHENAU's (1865) und DICKSON's (1869) an *P. vulgaris*. Sie werden ergänzt durch die Studien von TRAPP (1956) an *P. moranensis* und durch eigene an *P. hirtiflora*, *P. crenatiloba* und *P. gypsicola*.

Der beherrschende Zug in der Blütenentwicklung ist der Gegensatz von geförderter Unter- und zurückbleibender Oberseite (Hebungs- und Senkungsseite) der Knospe (hypotone Förderung). Die gesamte Knospenanlage erscheint deshalb schief, die Organe der unteren (anterioren) Blütenteile entwickeln sich nicht nur innerhalb eines Wirtels, sondern überhaupt rascher als die oberen (die posterioren). Dennoch entstehen die Blattzyklen im Blütenbereiche im Prinzip akropetal.

Zunächst erscheinen an der schief gestellten, kugelförmigen Ausstülpung der Blütenachse basalwärts aus dem ringförmigen Kelchsaume die zwei anterioren (unteren) Sepala. Fast gleichzeitig gliedern sich aus dem ebenfalls saumförmigen Korollenkreis, von dem zunächst nur der Mittellappen der späteren Kronunterlippe ausdifferenziert ist, die beiden Stamina durch eine Furche ab.

Jetzt erfolgt die Trennung der lateralen Kelchblätter vom posterioren Sepalum im oberen Teile des Kelchsaumes und die Bildung der vier „oberen“ Kronblätter, die entwicklungsgeschichtlich in einem gewissen „Gegensatz“ zu dem bereits vorhandenen Mittellappen stehen. Die Korollenbasis wächst röhrenförmig in die Höhe, die Kronlappen sind an ihrer Basis verwachsen.

Die Entwicklung der Stamina verläuft betont, so daß alsbald zwei in der Knospe durch ihre Größe auffallende, schräg gerichtete Körper erkennbar sind. DICKSON (1869) beobachtete mehrmals die schwächere Entwicklung von zwei den lateralen Sepala superponierten Staminodien in dieser Phase der Ontogenese.

Das Pistill wird in Gestalt eines ringförmigen Wulstes mit ungleich hohen Rändern angelegt. Auch hier ist der untere Teil — das untere Karpell — im Gegensatz zum oberen Teil — dem oberen Karpell — gefördert. Der Ovarwall wächst röhrenförmig empor und tendiert zur Zweilappigkeit. Die Plazenta wird als hemisphärische Protuberanz bereits angelegt, wenn der Fruchtknoten oben noch offen ist. Der Griffelkanal schließt sich später bis auf eine dünne Röhre. Das untere Fruchtblatt bildet eine große, auf der Innenfläche papillöse Narbenscheibe aus, während das obere nur eine kleine Narbenspitze entwickelt.

Zu diesem Zeitpunkt haben sich die Kelchblätter so stark vergrößert, daß sie die gesamte Knospe überwölben. Ihre Aestivation ist aufsteigend (mit Abweichungen), während die Knospelage der Korolle absteigend erscheint. Der Sporn bildet sich spät als stumpfe, kegelförmige Erhebung am Grunde der Korolle.

Die Stamina legen zunächst die Staubbeutel an. Ihr Stiel bildet sich, wenn das Pistill bereits Fruchtknoten, kurzen Griffel und Narbe ausgegliedert hat. Die tetrasporangiaten Staubbeutel liegen dem Stiel quer auf. Durch Resorption des Konnektivs werden die Theken miteinander vereinigt und erscheinen nach dem Aufreißen als einfächeriges Becherchen.

### c) Bildungsabweichungen:

WYDLER (1857) beobachtete einen Staminalkreis, der aus fünf entwickelten Stamina bestand, von denen vier gut entwickelte Antheren besaßen. Ähnliche Verhältnisse konstatierte DICKSON (1869) in einem Androeceum mit zwei fertilen und drei sterilen Stamina. Überhaupt sollen nach ihm juvenil in der Regel zwei laterale Staminodien angelegt werden.

Bedeutsam ist auch seine Beobachtung von fünf Stigmenlappen, von denen zwei posterior, drei anterior entwickelt und den Petala superponiert waren.

Von einer Knospenverwachsung berichtete BUCHENAU (1865). Dabei erschien der Kelch achtzipfelig, die Krone bestand aus vier Oberlippenlappen, je zwei Seitenlappen der Unterlippe, zwei Sporen und einem vergrößerten Mittellappen. Vier Stamina befanden sich nebeneinander in der unteren Blüthenhälfte. Das Pistill wies drei Narbenscheiben und zwei kleine Zähne auf.

Ähnliche Abweichungen fand ich häufig an alpinen Exemplaren von *P. vulgaris*.

d) Der Bauplan der Blüte:

Die bestäubungsreife Blüte weist folgende Teile auf:

Der Kelch ist in der Regel fünfteilig und schwach zweilippig. Die Oberlippe besteht aus drei Lappen, Zipfeln oder Zähnen, die Unterlippe ist  $\pm$  zweigeteilt.

Die Blumenkrone ist  $\pm$  ausgeprägt zweilippig und an der Basis gespornt. Der Schlund der Kronröhre ist offen. Bei einer Reihe von Arten ist ein Gaumen entwickelt, der wie das Innere des Tubus und die Basalteile der Kronlappen der Unterlippe behaart ist. Die Oberlippe besteht aus zwei, die Unterlippe aus drei  $\pm$  verwachsenen Petalen.

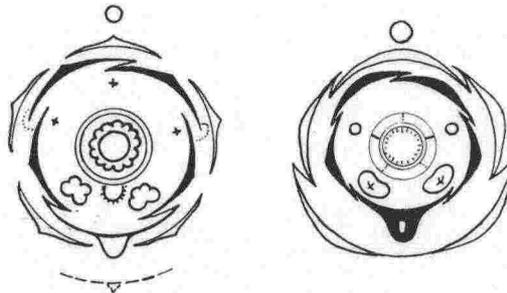


Abb. 7. Blütendiagramme. — *P. alpina* (nach EICHLER, links) und *P. vulgaris* (nach DICKSON, rechts).

Von den theoretisch fünf haplostemonischen Staubgefäßen werden nur die beiden anterioren entwickelt. Sie sind an der Basis der Krone inseriert, alternieren mit den Petalen und sind den beiden anterioren Sepalen superponiert (episepal). Die Stamina haben bogige, breite und kurze Filamente und einander genäherte, dithecische Antheren. Die vier Antherenfächer werden durch Fusion sekundär monotheisch.

Der eikugelige Fruchtknoten ist aus zwei verwachsenen Karpellen gebildet und einfächerig. Die zweilippige Narbe sitzt auf einem kurzen Griffel. Zahlreiche anatrophe Samenanlagen bedecken — basipetal entstanden — die zentrale freie kugelige Plazenta.

Die tetrazyklische, primär pentamere, sympetale, medianzygomorphe *Pinguicula*-Blüte verkörpert den „Personaten-Typ“. Die Lippenbildung nach  $\frac{2}{3}$ , die Reduktion der Stamina auf die Zweizahl, die auch die median gestellten Karpelle erfaßt hat, die Gaumenbildung als Aufwölbung des den drei Unterlippenlappen gemeinsamen Basalteils, der röhrenförmig gebaute sympetale Teil der Krone, der rachenartig geöffnete Schlund und die Förderung der Kronunterseite weisen einsinnig in diese Richtung. Lediglich das lysikarpe Gynoeceum mit seiner freien Zentralplazenta weicht von dem typischen Tubifloren-Merkmalsskomplex ab (Abb. 7, S. 23).

Zu dieser Auffassung steht die Deutung DICKSON's (1869) im Gegensatz, der aus der Entwicklung der Karpelle, der Plazentation und aus den beobachteten Bildungsabweichungen auf einen *Primula*-Grundtyp mit pentamerer Struktur (fünfkarpellates Ovar!) schließt (Abb. 7, S. 23). Seine These wird durch die Tatsachen nicht gestützt (CASPER 1963 c).

e) Die systematische Brauchbarkeit der Blütenmerkmale:

Alle bisherigen Versuche einer Gattungsgliederung beruhen auf der Verwertung von Blütenmerkmalen, wobei unterschiedliche Merkmalskombinationen in den Vordergrund gerückt wurden (DE CANDOLLE 1844, BARNHART 1916, ERNST 1961, CASPER 1962 a, 1963 b).

Der Grundbauplan der *Pinguicula*-Blüte kehrt bei allen Arten und in allen Artengruppen identisch wieder. Er erfährt seine Abwandlung vornehmlich durch unterschiedliche quantitative Ausprägung bestimmter Charak-

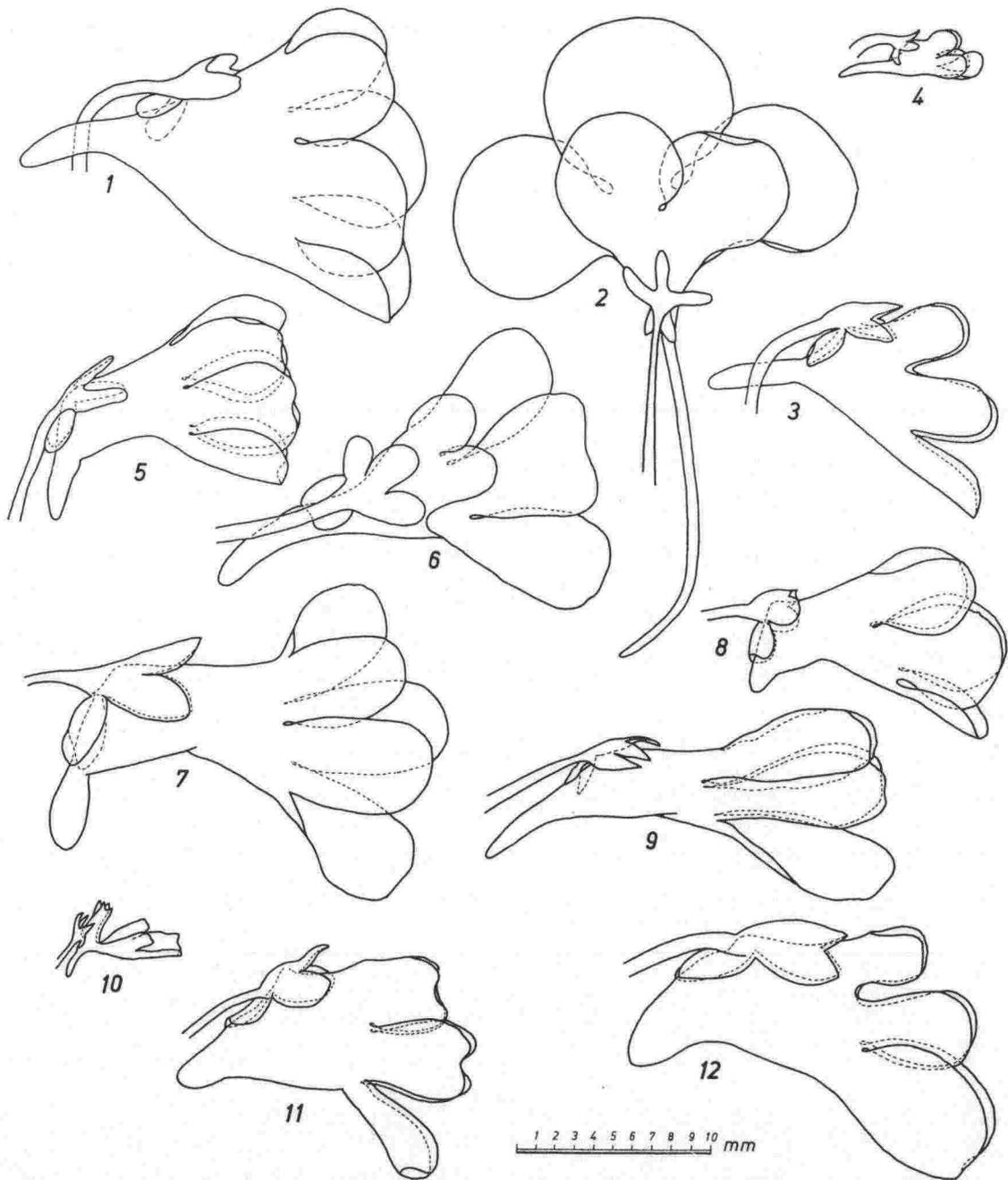


Abb. 8. Kronentypen in der Gattung *Pinguicula*. — Fig. 1: *P. jackii* BARNH. — Fig. 2: *P. cyclosecta* CASPER. — Fig. 3: *P. vulgaris* L. — Fig. 4: *P. villosa* L. — Fig. 5: *P. pumila* MICHX. — Fig. 6: *P. crystallina* SIBTH. ex SIBTH. et SMITH. — Fig. 7: *P. agnata* CASPER. — Fig. 8: *P. lignicola* BARNH. — Fig. 9: *P. heterophylla* BENTH. — Fig. 10: *P. crenatiloba* DC. — Fig. 11: *P. calyptrata* KUNTH in H. B. K. — Fig. 12: *P. alpina* L. — Aus CASPER (1963 b).

tere, die auf den ersten Blick regellos zu sein scheint. Die genauere Analyse führt aber zu der Feststellung, daß gewisse Merkmale — so das Ausmaß der Ausbildung der zygomorphen Symmetrie, die Lippigkeit der Krone, die Formgebung von Röhre und Sporn sowie die Gaumenentwicklung — in größeren Artengruppen eine gleichsinnige Abwandlungsrichtung einschlagen, die die Unterscheidung von drei Hauptgruppen vom Kategorienwert des Subgenus erlaubt.

1. Arten mit ziemlich ausgeprägt tubiflorer Krone. Sie ist ausgezeichnet durch Fünfteiligkeit und Isolobie. Der Tubus ist zylindrisch und entweder mit einem Gaumen versehen oder ohne einen solchen. Der kurze Sporn ist vom Tubus deutlich abgesetzt und bildet mit ihm einen festen stumpfen Winkel.

Dieser „isolobe“ Kronentyp ist einer Vielzahl von Arten eigen. Die Sippen um *P. pumila*, *P. agnata*, *P. lignicola* und *P. heterophylla* weisen ihn auf und können im Subgenus *Isoloba* vereinigt werden (Abb. 8, Fig. 5, 7—9, S. 24).

2. Arten mit ausgeprägt zweilippiger gaumenloser Krone. Die Kronlappen sind ganzrandig, der Tubus ist deutlich trichterig, ein Gaumen fehlt. Der Sporn variiert in seiner Länge erheblich und bildet mit dem Tubus keinen festen Winkel.

Alle Arten um *P. vulgaris*, *P. moranensis*, *P. villosa* und *P. jackii* repräsentieren diesen Kronentyp und bilden zusammen das Subgenus *Pinguicula* (Abb. 8, Fig. 1—4, S. 24).

3. Arten mit ausgeprägt zweilippiger Krone mit Gaumen. Die Kronlappen sind häufig ausgerandet und untereinander extrem ungleich groß entwickelt. Der Tubus ist schief konisch und geht übergangslos in einen sackförmigen, eingebogenen Sporn über.

*P. alpina* und ihre Verwandten, *P. calyptata* und die ihr nahestehenden Sippen sowie *P. crenatiloba* besitzen eine solche Krone und ordnen sich dem Subgenus *Temnoceras* ein (Abb. 8, Fig. 10—12, S. 24).

Auf der Rangstufe der Sektion spielen die verschiedenen Grade der Variation der für die Kategorie des Subgenus maßgeblichen Einzelmerkmale die vornehmste Rolle.

Der isolobe Kronentyp wird dadurch abgewandelt, daß einige Arten einen kräftig entwickelten,  $\pm$  einheitlichen Gaumen besitzen — Sect. *Isoloba* und Sect. *Cardiophyllum* —, während die übrigen — Sect. *Agnata*, Sect. *Discoradix* und Sect. *Heterophyllum* — gaumenlos sind.

Auch im Kronentyp 3 erfährt die Ausbildung des Gaumens eine Abwandlung, doch werden diese Varianten von anderen „höherwertigeren“ Merkmalen überspielt.

Kronentyp 2 weist tiefergreifende Unterschiede in der Ausbildung des Tubus auf. Die Arten der Sektion *Orcheosanthus* besitzen eine trichterige, extrem kurze Kronröhre, die mit einem stark verlängerten Sporn und einer tief zweilippig geteilten Krone korreliert. Die Sektionen *Pinguicula* und *Nana* besitzen einen normal ausgeprägten Tubus.

Die „Unterdrückung“ des Tubus begegnet nochmals im Subgenus *Temnoceras* bei *P. crenatiloba*.

Parallel zur Ausbildung des Merkmals Gaumen verläuft die Tendenz zur Ausrandung der Kronlappen im Subgenus *Isoloba*. Ausgerandete Kronlappen besitzen die Sektionen *Isoloba* und *Cardiophyllum*, ganzrandige Kronlappen zeichnen die Sektionen *Agnata*, *Discoradix* und *Heterophyllum* aus.

Die Tubiflorie erfährt eine Abschwächung in den Sektionen *Agnata* und *Cardiophyllum*: der Tubus tendiert zur Trichterform.

Für die niederen Rangstufen bis hinab zur Kategorie der Art spielen Merkmale aus wechselnden Bereichen eine Rolle.

Der Grundbauplan des Kelches ist überall einheitlich. Der Teilungsgrad der Unterlippe ist häufig artwertig.

Größe, Form und Stellungsverhältnisse der Kronlappen, die Relationen zwischen Unterlippe und Oberlippe können zur Unterscheidung von Arten und kleineren Artengruppen verwendet werden.

Gestalt und Länge des Sporns sind artkonstant.

Die Ausbildung der Stamina, des Fruchtknotens und der Narbe ist in der ganzen Gattung einheitlich und in bedingtem Maße für die Artcharakteristik verwertbar.

#### f) Blütengröße und Blütenfarbe:

Die Größe der Blüten schwankt erheblich. Ausgesprochen großblütige Arten wie *P. moranensis*, *P. caerulea* und *P. lutea*, deren Kronen samt Sporn zwischen 30 und 60 mm lang sind, und kleinblütige Sippen wie *P. crenatiloba* und *P. villosa*, deren Kronen im allgemeinen zwischen 5 und 8 mm messen, stehen einander gegenüber. Die Durchschnittsgröße der Blüten liegt zwischen 15 und 25 mm Länge.

Die Blütengröße ist relativ konstant und bei genügend Vergleichsmaterial zur Artdiagnostik gut zu verwenden.

Die Blütenfarbe spielte bereits bei dem ersten Versuch einer Gattungsgliederung durch DE CANDOLLE (1844) eine Rolle. Die gelbe Blütenfarbe von *P. lutea* veranlaßte ihn zur Aufstellung der Sektion Brandonia, was sich als Fehlgriff herausstellte (BARNHART 1916).

In der Vergangenheit wurden auf Grund von Färbungsunterschieden im Blütenbereich, oft unter Vernachlässigung anderer Kriterien, zahlreiche Arten beschrieben, deren systematischer Wert zweifelhaft ist. Dennoch kommt dem Merkmal der Blütenfarbe für die Taxonomie eine große Bedeutung zu (CASPER 1962 a, 1963 b).

Durch konstante Farbkombinationen im Blütenbereich zeichnen sich drei Artengruppen aus. Gruppe 1 mit Blüten, in denen neben blauen, weißen, rötlichen und grünen stets gelbe Farbtöne vorkommen, ist charakteristisch für das Subgenus *Isoloba*. Die Farbkombination blauviolett oder weiß mit gelb zeichnet die Glieder der Untergattung *Temnoceras* aus. Gruppe 3 mit typischen blauviolett-weißen Farben ohne Beimischung von gelben Tönen (Ausnahme: *P. villosa*) entspricht dem Subgenus *Pinguicula*.

Die Gruppenbildung auf Grund des Merkmals Blütenfarbe stimmt gut mit der auf anderer Grundlage — z. B. der Krontypen — gewonnenen Einteilung überein. Die systematische Brauchbarkeit des Merkmals in den höheren Kategorien ist offenkundig. Farbstoffanalysen sollten in Zukunft zur besseren Kennzeichnung der Farben herangezogen werden.

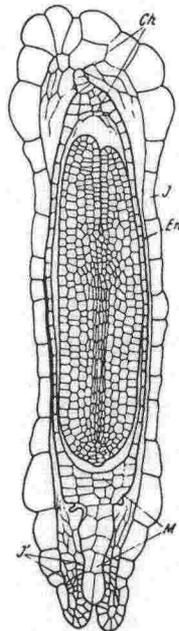


Abb. 9. *P. vulgaris*.  
Längsschnitt durch den Samen  
(aus HACCUS & HARTL-BAUDE 1956).

## 7. Frucht und Same

Im Bau der Frucht drücken sich die Merkmale derjenigen Blütenteile aus, aus denen sie entsteht. Alle Pinguikeln besitzen eine vielsamige, trockene, in zwei Klappen aufspringende Kapsel Frucht mit persistierendem Kelch und Griffel.

Die Klappen biegen sich beim Austrocknen nach außen und öffnen die Frucht, bei Befeuchtung neigen sie sich zusammen und schließen sie. Die Imbibitionskrümmungen der Frucht haben ihre anatomische Grundlage in der spezifischen Ausbildung und Kombination von Kontraktions- und Widerstandselementen (WEBERBAUER 1898). Sie ermöglichen die Ausstreuung der Samen und deren Schutz vor Durchfeuchtung.

Die Fruchtform variiert nur geringfügig. GENTY (1891) und ERNST (1961) verwendeten das Merkmal zur Artentrennung, ich selbst sprach mich für eine größere systematische Bedeutung aus (CASPER 1962 a). Die Arten um *P. alpina* besitzen Früchte, die den Kelch um mehr als das Doppelte seiner Länge überragen. Bei vielen Formen der Untergattung *Isoloba* herrschen kugelige, vom Kelch umschlossene Kapseln vor. Im Subgenus *Pinguicula* kom-

men neben kugeligen, vom Kelch umschlossenen Kapseln auch eiförmige vor, die den Kelch an Länge nur wenig oder auch erheblich übertreffen. Da von vielen Arten die ausgereiften Früchte nicht bekannt sind, muß ich vorläufig darauf verzichten, das Merkmal Frucht zur Gattungsgliederung heranzuziehen, obwohl ich von seiner Wertigkeit überzeugt bin.

Ähnlich mangelhaft sind unsere Kenntnisse vom Bau der Samen. Sie sind sehr klein (0,5—1 mm lang), feilspanförmig und goldbraun gefärbt. Die Oberfläche der Samenschale setzt sich aus breiten, dickwandigen Zellen zusammen, die sich zu einem Wabennetz gruppieren. Die Felder können an den Längsrändern durch aufgesetzte Höcker oder Warzen und in der Querrichtung durch sekundäre bandförmige Verdickungen aus Holzelementen verstärkt sein (Subgen. *Isoloba*). Die Oberfläche der Samen der epiphytischen Arten ist völlig glatt, die Samen selbst nicht so zahlreich und langgestielt. Die „Netzgruben“oberfläche ermöglicht die Verschwemmung der Samen ohne Einsinken (FLEISCHER 1929).

Der Embryo der endospermarmen Samen hat eine Wurzelanlage und häufig nur einen Kotyledo (HACCIUS & HARTL-BAUDE 1956; vgl. Abb. 9, S. 26).

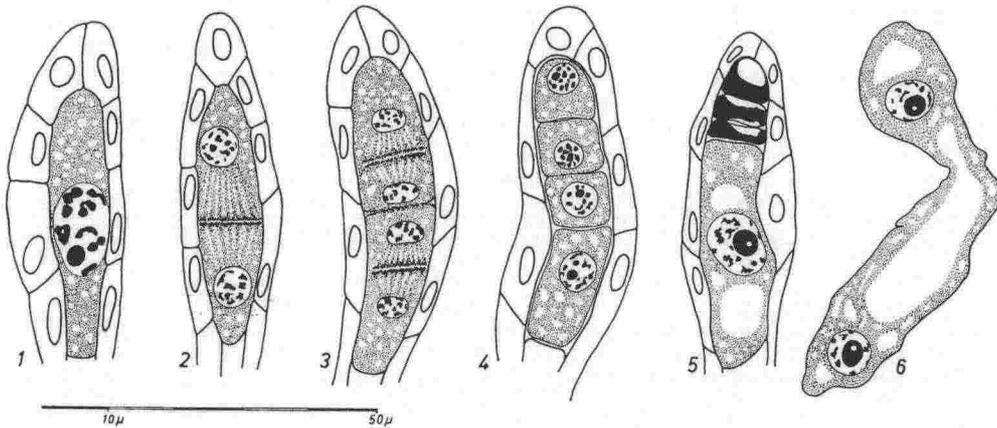


Abb. 10. Gynosporen- und Embryosackmutterzellenentwicklung bei *P. crenatiloba*. — Fig. 1: Gynosporenmutterzelle. — Fig. 2: Meiose I, Telophase. — Fig. 3: Meiose II, Telophase. — Fig. 4: Lineare Gynosporentetrade. — Fig. 5: Chalazale Gynospore als definitive Embryosackmutterzelle. — Fig. 6: Zweikerniger Embryosack. — Alle Zeichnungen nach Quetschpräparaten; Färbung: EKE; Fixierung: Alkohol, 70% (Material WEBERLING's aus El Salvador).

### Embryologie

Die Darstellung der Entwicklung der reproduktiven Phase gründet sich auf die Untersuchungen von STOLT (1936: *P. vulgaris*, *P. alpina*), CRÉTÉ (1956 a, b: *P. alpina*, *P. leptoceras*), HACCIUS & HARTL-BAUDE (1956: *P. vulgaris*, *P. alpina*) und auf eigene Studien an *P. vulgaris*, *P. alpina*, *P. leptoceras*, *P. hirtiflora*, *P. crenatiloba*, *P. moranensis* und *P. gypsicola*. Zum Vergleich wurden die Daten zur Embryologie der Utricularien von MERZ (1897), WYLIE & YOKOM (1925), KAUSIK (1938) und KHAN (1954) herangezogen (vgl. CASPER 1963 c).

#### a) Die Entwicklung des Embryosacks:

Die zahlreichen anatropen, unitegmischen und tenuinuzellaten Samenanlagen entstehen basipetal auf der freien Zentralplazenta, die bei *P. alpina* einen sterilen Scheitelzapfen besitzt. Zur Zeit der Befruchtung ist der Nuzellus bereits restlos degeneriert. Der Embryosack ist vom Integumenttapetum, der inneren Schicht des dreibis vierschichtigen Integuments, umhüllt.

Die Gynosporenmutterzelle entsteht syndermal und liefert unter Reduktionsteilung sukzedan eine meist linear angeordnete Gynosporentetrade, deren chalazale Zelle zur definitiven Embryosackmutterzelle wird (Abb. 10, Fig. 1—5, S. 27). Aus ihr keimt in drei mitotischen Teilungsschritten ein achtkerniger Embryosack vom Normaltypus aus, der aus dem Eiapparat, den zwei Polkernen und drei Antipoden besteht. Die Antipoden sind klein

und ephemer und zur Zeit der Befruchtung bereits verschwunden. Die Polkerne verschmelzen beim Eindringen des zweiten Spermakerns in der Nähe der Zygote (nach STOLT 1936 sollen die Polkerne bei *P. vulgaris* zu diesem Zeitpunkt noch unverschmolzen sein).

b) Die Entwicklung des Pollenkorns:

Im vierlappigen Antheren-Primordium liefert das subepidermale primäre Archespore auf mitotischem Wege nach außen die primäre Parietallage, die in das fibrillöse Endothecium, die Zwischenlage und das zweikernige Antheren-Tapetum übergeht, nach innen die innere sporogene Schicht, die ihrerseits eine nur stellenweise zweischichtige Lage von Androsporenmutterzellen hervorbringt. Aus ihnen entstehen durch Reduktionsteilung simultan in der Regel tetraedrische Androsporentetraden.

Die Androsporen wachsen heran und gehen unter Kernteilung und Bildung einer vegetativen und generativen Zelle in das Pollenkorn über, in dem bei *P. crenatiloba* noch die Bildung der Spermakerne erfolgt. Das reife Pollenkorn ist dreikernig (Abb. 11, Fig. 1—8, S. 28).<sup>3</sup>

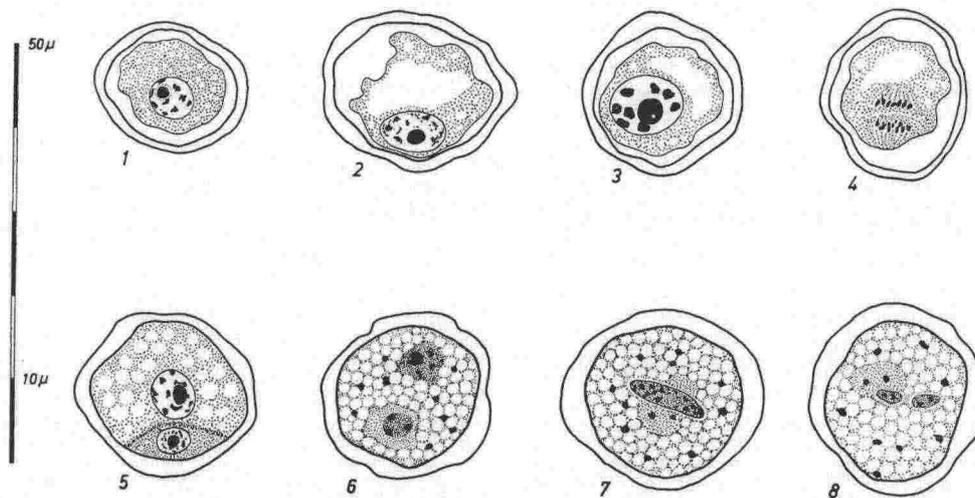


Abb. 11. Pollenentwicklung bei *P. crenatiloba*. — Technische Daten wie bei Abb. 10.

c) Befruchtung und Endosperm bildung:

Nach der Porogamie, bei der durch den eindringenden Pollenschlauch eine Synergide zerstört wird, und der anschließenden Befruchtung (sie ist ungenügend untersucht!) teilt sich der primäre triploide Endospermkern mit anschließender Querwandbildung, so daß eine chalazale und eine mikropylare Kammer entstehen, die sich ihrerseits unmittelbar darauf longitudinal teilen. Es entstehen zwei zweizellige Etagen.

In beiden Etagen bilden sich durch erneute Querwandeinziehung 4 zweizellige Etagen (8-Kern-Stadium). Die mikropylaren und chalazalen Zellen teilen sich nicht mehr und werden zu Haustorien. Die chalazalen Zellen können sich dabei auf Kosten des Integuments zu langen Schläuchen entwickeln. Die mikropylaren Haustorialzellen wachsen aus der Mikropyle nicht aus; sie fallen durch ihre Dimensionen und großen Kerne auf. Sie werden in ihrer haustorialen Funktion durch eine anschließende Doppelreihe intensiv gefärbter Zellen unterstützt: „Sekundärhaustorien“ (CRÉTÉ 1956).<sup>4</sup>

<sup>3</sup> Dies in Übereinstimmung mit KHAN (1954), der bei *Utricularia flexuosa* gleichfalls dreikernige Pollenkörner fand. Sonst wird in der — allerdings spärlichen — Literatur zweikerniger Pollen angegeben. Sollten bei *Pinguicula* etwa beide Pollenkorntypen vorkommen?

<sup>4</sup> Sie entstehen aus den beiden mittleren, dem Mikropylarhaustorium benachbarten Endospermzellen durch aufeinanderfolgende Querteilungen (HACCIUS & HARTL-BAUDE 1956).

Das funktionelle Endosperm besteht nur aus den beiden mittleren des vier Etagen umfassenden Zellkomplexes. Es wird vom heranwachsenden Embryo bis auf die Randschicht und zwei am mikropylaren und chalazalen Pole gelegene Zellgruppen verbraucht.

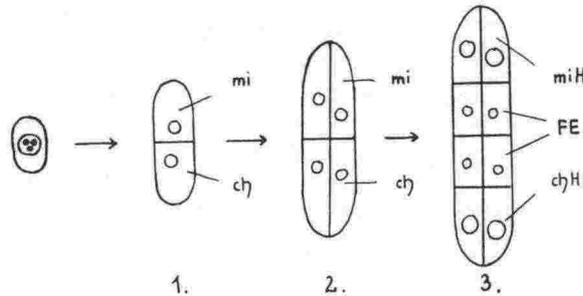


Abb. 12. Schema der Endospermbildung, Teilungsschritte 1—3. (mi = mikropylare Kammer, ch = chalazale Kammer, mi H = Mikropylarhaustorium, ch H = Chalazalhaustorium, FE = Funktionelles Endosperm.)

d) Die Embryoentwicklung (überwiegend nach HACCIVS & HARTL-BAUDE 1956; vgl. Abb. 13—14):

Wenn das Endosperm seine vier Etagen entwickelt hat, wächst die Zygote ohne Kern- und Zellteilung zu einem Schlauch aus, der den plasmareichen und kernhaltigen Endabschnitt in das funktionelle Endosperm hinein verlagert.

Aus dem keulig angeschwollenen Ende geht durch Querteilung der zweizellige Proembryo hervor. Seine basale Zelle (cb) teilt sich quer in die Zellen m und ci, die terminale (ca) teilt sich längs. Es entsteht ein vierzelliger Proembryo vom T-Tetraden-Typ (Abb. 13, S. 29).

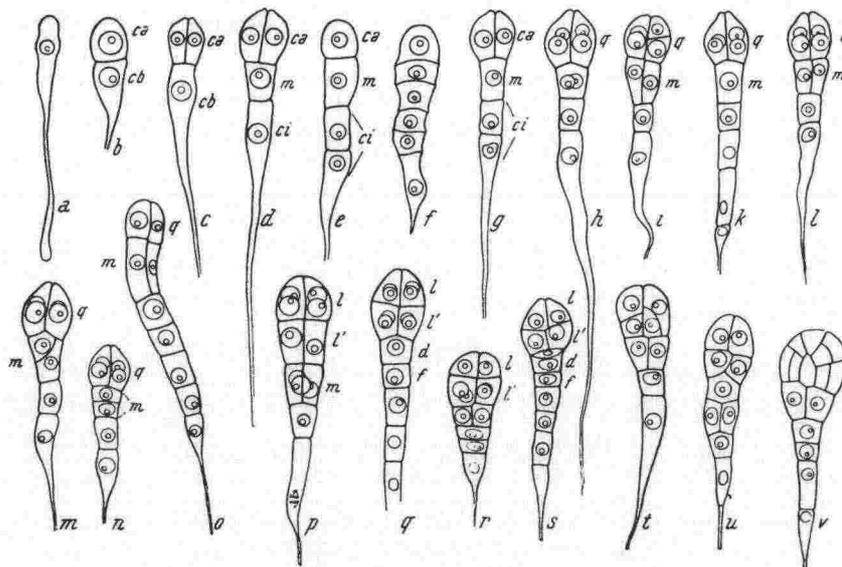


Abb. 13. *P. vulgaris*. Embryoentwicklung; aus HACCIVS & HARTL-BAUDE (1956). Erläuterungen im Text.

Das terminale Tetradsensegment bildet — bei *P. vulgaris* — den überwiegenden Teil des Embryos, die mittlere Etage (m) ist am Aufbau des Wurzelpols beteiligt, und die Zelle ci bzw. deren Abkömmlinge entwickeln den Suspensor.

Auf die T-Tetraden-Bildung folgen in der Zelle *ci* weitere Querteilungen, wodurch 2—5 übereinanderliegende Zellen, die sich ihrerseits durch Querteilung vermehren, entstehen und den Suspensor stark verlängern.

Der dritte Teilungsschritt im obersten Tetradenstockwerk liefert die Quadranten (*q*), indem Längs- oder (seltener) Querwände eingezogen werden. In jedem Falle führt der folgende Teilungsschritt zur Bildung eines regulären Oktantenstadiums mit einem oberen Segment *l* und einem unteren Segment *l'*.

Jetzt etwa vollzieht sich die erste Teilung in der mittleren Zelle (*m*) der Tetrade, meist quer, seltener längs oder schräg, deren weitere variable Entwicklung zu einem Abschlußgewebe unterschiedlichen Umfangs führt.

Im Köpfchen des Embryos werden durch Periklinalteilungen acht periphere Zellen im fünften Teilungsschritt abgeschieden, die ersten Zellen des Dermatogens, die sich meist nur noch antiklin teilen. Das Segment *l* liefert später das Keimblatt und den Sproßvegetationspunkt, das Segment *l'*, das sich lebhafter entwickelt, liefert das Hypokotyl.

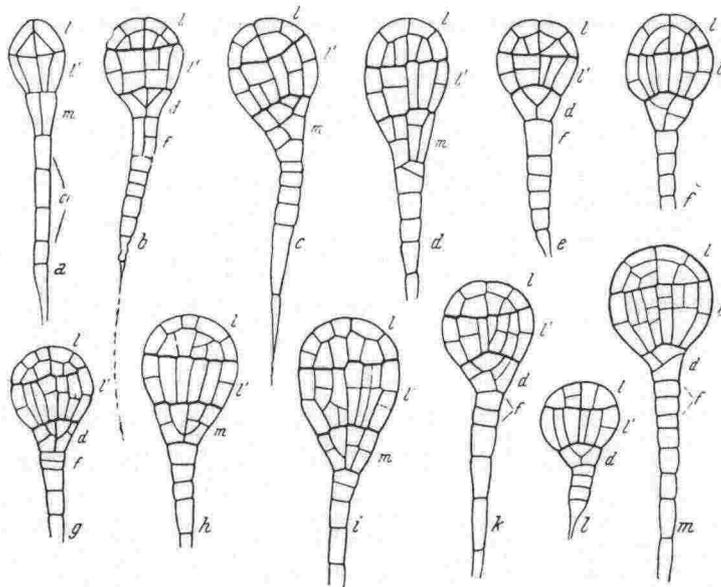


Abb. 14. *P. vulgaris*. Embryoentwicklung; aus HACCIIUS & HARTL-BAUDE (1956).  
Erläuterungen im Text.

Bis zum Quadrantenstadium gleicht die Embryogenese von *P. alpina* der hier geschilderten von *P. vulgaris*. Dann aber setzt eine charakteristische Förderung der mittleren Etage (*m*) ein, das Dermatogen entsteht außer aus den Segmenten *l* und *l'* auch aus *m*. Es entsteht ein längliches Embryoköpfchen. Das Keimblatt geht aus den Segmenten *l* und *l'* hervor, der Vegetationspunkt ist bedeutend umfangreicher.

HACCIIUS & HARTL-BAUDE (1956) stellen fest, daß bei *P. vulgaris* und *P. leptoceras* die Entwicklung des Keimes dem *Capsella*-Typus folgt, bei dem die Bildung einer Embryokugel aus acht in zwei Etagen angeordneten Oktanten erfolgt. Sie entstehen aus dem Tetraderminalsegment *ca*, das ausschließlich den Embryokörper aufbaut.

Bei *P. alpina* dagegen ist am Aufbau des Embryokörpers außerdem noch die Etage *m* beteiligt. Der *Capsella*-Typ erscheint folglich verwischt und die Embryogenese von *P. alpina* muß, entsprechend der Klassifikation von SOUÈGES, dem Megarche-Typ III — die von *P. vulgaris* dem Megarche-Typ IV — zugerechnet werden, der dem *Astereen*-Typus ähnlich ist.

Die systematische Bedeutung der embryologischen Befunde könnte gerade in der unterschiedlichen Embryobildung liegen. *P. vulgaris* und *P. leptoceras* — einander relativ nahestehend — haben ziemlich identische Ent-

wicklungsabläufe. *P. alpina* — einem ganz anderen Verwandtschaftsbereich angehörend — unterscheidet sich in ihrer Embryogenese in wesentlichen Zügen. Leider läßt die geringe Zahl der auf ihre Embryoentwicklung hin untersuchten Arten keine definitiven Schlüsse zu.

e) Das embryologische Diagramm:

Der embryologische Merkmalskomplex, das embryologische Diagramm (SCHNARF 1933), besitzt für die Beurteilung der systematischen Zusammenhänge auf höherer Ebene, etwa auf dem Niveau der Kategorien Familie und Reihe, großen Wert (CASPER 1963 c) und ist im vorliegenden Falle geeignet, die Lentibulariaceen dem Verwandtschaftskreis der Scrophulariaceen und damit den Tubifloren zuzuordnen. Die von der Gattung *Pinguicula* bekannten embryologischen Daten reichen für systematische Schlußfolgerungen auf infragenerischer Ebene nicht aus.

## Zytologie

a) Die Chromosomenzahlen:

Die erste exakte Angabe von Chromosomenzahlen in der Gattung *Pinguicula* stammt von HEITZ (1926), der bei *P. moranensis* (= *P. caudata* der HEITZ'schen Nomenklatur) somatisch  $2n = 44$  Chromosomen zählte. Er vermutete, daß *P. vulgaris* die gleiche Zahl besitzen müßte, da ROSENBERG (1909) diploid ungefähr 50 Chromosomen für diese Sippe notiert hatte.

A. & D. LÖVE (1944) gaben wieder Chromosomenzahlen an. In Wurzelspitzen von *P. alpina* und *P. vulgaris* aus der Umgebung von Abisko in Schwedisch-Lappland wiesen sie  $2n = 32$  bzw.  $2n = 64$  Chromosomen nach.

Anläßlich seiner Erörterungen über Chromosomenzahl und Verbreitung forderte ARWIDSSON (1938) die Untersuchung von Artengruppen, deren europäisches Areal eine typische Nord-Süd-Disjunktion zeige. Ihm schien u. a. *P. alpina* ein vielversprechendes Objekt zu sein. Doch kam er von seinem Programm wieder ab, als er erkannte, daß zumindest innerhalb des skandinavischen Teilareals *P. alpina* morphologisch einheitlich ist (ARWIDSSON 1943).

DOULAT (1947) zählte bei *P. alpina* und *P. vulgaris* aus den französischen Westalpen  $2n = 32$  bzw.  $2n = 64$  Chromosomen und bestätigte die Zahlen der LÖVES. Für *P. grandiflora* und *P. longifolia* ssp. *reichenbachiana* gab er jeweils  $2n = 32$  Chromosomen an.

KNABEN (1950), A. & D. LÖVE (1956), JÖRGENSEN, SÖRENSEN & WESTERGAARD (1958) ergänzten die Angaben über Chromosomenzahlen skandinavischer, isländischer und grönländischer Sippen durch die Feststellungen, daß *P. villosa*  $2n = 16$  und *P. vulgaris*  $2n = 64$  Chromosomen besitzen. ZURZYCKI (1953) zählte in den Wurzelspitzen von *P. vulgaris* f. *bicolor*  $2n = 64$  und in den Meiosen der Pollenmutterzellen entsprechend  $n = 32$  Chromosomen.

CONTANDRIOPOULOS (1957) lieferte für *P. corsica* die Zahl  $2n = 16$ , HONSELL (1959) gab für *P. hirtiflora* gleichfalls  $2n = 16$  Chromosomen an, SKALINSKA (1959), SOKOLOVSKAJA & STRELKOVA (1960) bestätigten die Angaben für *P. vulgaris* und *P. alpina*.

Alle Untersuchungen schienen zu beweisen, daß in der Gattung *Pinguicula* entweder mit einer Grundzahl  $x = 8$  zu rechnen sei, wie JÖRGENSEN, SÖRENSEN & WESTERGAARD (1958) annahmen, oder daß  $x = 16$  als Basis angesehen werden müßte, wie DARLINGTON & WYLIE (1955) wollten. Dieser Meinung glaubte ich mich ebenfalls anschließen zu müssen (CASPER 1962 a), da ich die von den übrigen Autoren übersehene HEITZ'sche Zahl von  $2n = 44$  für *P. moranensis* fälschlich für unzutreffend hielt.

Die Arbeiten GODFREY's & STRIPLING's (1961) über die in den Küstenebenen der Südost-Staaten der USA verbreiteten Sippen widerlegten die Theorie von der einfachen polyploiden Reihung der Chromosomenzahlen mit der Basis 8. Neben Zahlen von  $2n = 32$  wiesen die Autoren auch solche von  $2n = 22$  nach, gerade jene Zahl, die in eine 11er-Reihe vom HEITZ'schen Typus passen würde.

Daher sah ich mich veranlaßt, die HEITZ'sche Zahl nachzuprüfen und vermochte sie zu bestätigen. Ich dehnte die Untersuchung auf die verwandte *P. gypsicola* aus und fand hier  $2n = 22$  Chromosomen. Damit war

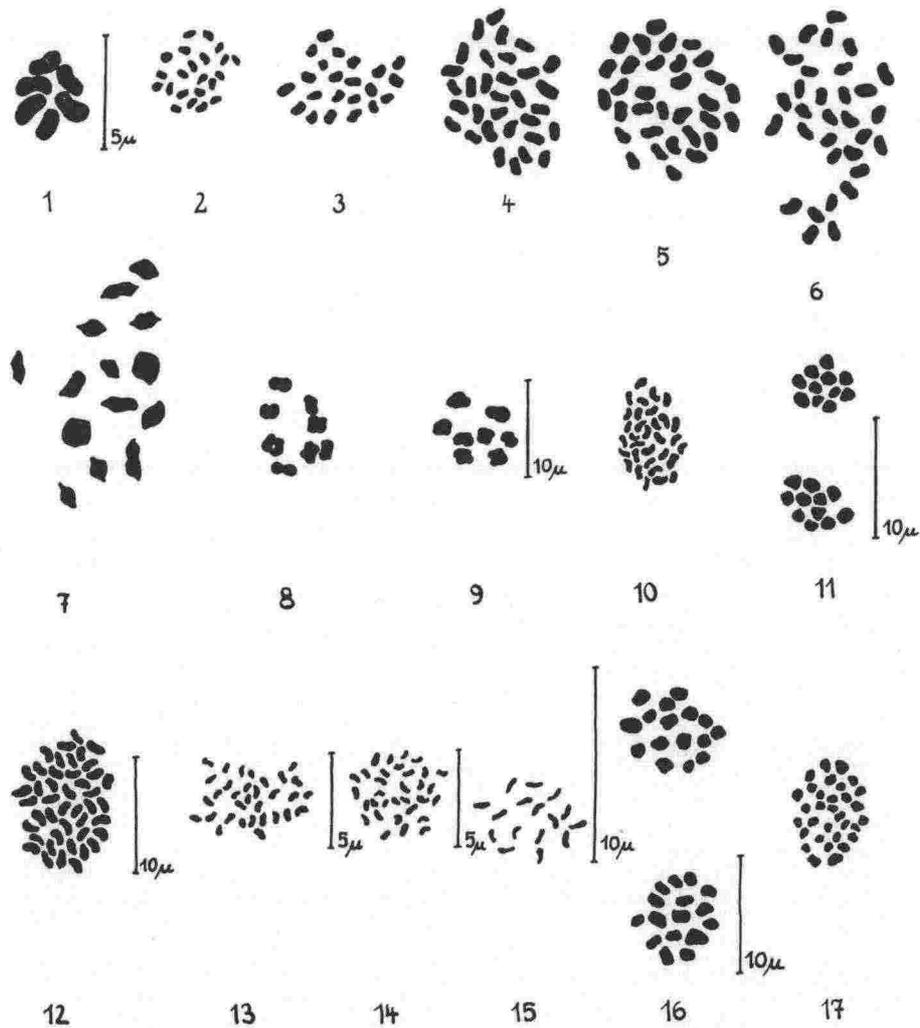


Abb. 15. Chromosomen. — Fig. 1: *P. lusitanica*, Mitose im Pollenkorn ( $n = 6$ , EKE; Original). — Fig. 2: *P. pumila*, mitotisch ( $2n = 22$ ). — Fig. 3: *P. ionantha*, mitotisch ( $2n = 22$ ). — Fig. 4: *P. primuliflora*, mitotisch ( $2n = 32$ ). — Fig. 5: *P. planifolia*, mitotisch ( $2n = 32$ ). — Fig. 6: *P. lutea*, mitotisch ( $2n = 32$ ). — Fig. 7: *P. caerulea*, meiotisch ( $n = 16$ , 12 Bivalente und 2 Quadrivalente). — Fig. 2—7 nach GODFREY & STRIPLING 1961, fig. 7; Abb.-Maßstab ca. 2800 : 1). — Fig. 8: *P. hirtiflora*, meiotisch ( $n = 8$ , Gentianaviolett, Abb.-Maßstab ca. 2500 : 1; Original). — Fig. 9: *P. crenatiloba*, meiotisch ( $n = 8$ , EKE; Original). — Fig. 10: *P. alpina*, mitotisch ( $2n = 32$ , Eisenhämatoxylin; Abb.-Maßstab ca. 2500 : 1; Original). — Fig. 11: *P. gypsicola*, meiotisch ( $n = 11$ , EKE; Original). — Fig. 12: *P. moranensis*, mitotisch ( $2n = 44$ , EKE; Original). — Fig. 13: *P. grandiflora*, mitotisch ( $2n = 32$ ). — Fig. 14: *P. longifolia* ssp. *reichenbachiana*, mitotisch ( $2n = 32$ ; fig. 13—14 nach DOULAT 1947, fig. 7—8). — Fig. 15: *P. corsica*, mitotisch ( $2n = 16$ ; nach CONTANDRIOPOULOS 1962, fig. 59, 2). — Fig. 16: *P. balcanica*, meiotisch ( $n = 16$ , EKE; Original). — Fig. 17: *P. vulgaris*, meiotisch ( $n = 32$ , EKE; Abb.-Maßstab ca. 2500 : 1; Original).

erwiesen, daß neben einer Ploidiereihe mit der Basis 8 auch eine mit der Basis 11 existiert. Bei *P. crenatiloba* aus Honduras zählte ich  $2n = 16$  und bei *P. balcanica*  $2n = 32$  Chromosomen. Schließlich gab CONTANDRIOPOULOS (1962) für *P. lusitanica* die Zahl  $2n = 12$  an und brachte damit neue Gesichtspunkte in die Diskussion über die Ploidiereihen ein.

Eine Übersicht über die bekannten Chromosomenzahlen vermittelt Tabelle 1 (S. 33), eine Vorstellung von Größe und Gestalt der Chromosomen Abb. 15 (S. 32).

Tab. I. Chromosomenzahlen.

Art	n	2n	Herkunft	Autoren
<i>P. lusitanica</i>	6	12	Bas-du-Rhone: Crau (Frankreich); Bot. Garten Potsdam	CONTANDRIOPOULOS (1962); CASPER
<i>P. pumila</i>	—	22	Florida (USA)	GODFREY & STRIPLING (1961)
<i>P. ionantha</i>	—	22	Florida (USA)	GODFREY & STRIPLING (1961)
<i>P. primuliflora</i>	—	32	Florida (USA)	GODFREY & STRIPLING (1961)
<i>P. planifolia</i>	—	32	Florida (USA)	GODFREY & STRIPLING (1961)
<i>P. caerulea</i>	16	—	Florida (USA)	GODFREY & STRIPLING (1961)
<i>P. lutea</i>	—	32	Florida (USA)	GODFREY & STRIPLING (1961)
<i>P. hirtiflora</i>	8	16	Mti. di Castellammare (Italien); Thessalischer Olymp (Griechenland)	HONSELL (1959); CASPER (1962)
<i>P. crenatiloba</i>	8	16	Mte. Uyuca (Honduras)	CASPER
<i>P. alpina</i>	16	32	Abisko (Schweden); Chibine (UdSSR); Col du Lautaret (Frankreich); Rax-Alpe, Moosbrunn (Österreich); W-Tatra (Polen)	LÖVE, A. & D. (1944); SOKOLOVSKAJA & STRELKOVA (1960); DOULAT (1947); CASPER (1962); SKALINSKA (1959)
<i>P. gypsicola</i>	11	22	Bot. Garten Jena	CASPER
<i>P. moranensis</i>	—	44	Bot. Garten Jena	HEITZ (1926); CASPER
<i>P. longifolia</i> ssp. <i>reichenbachiana</i>	—	32	Vallée de la Roja (Frankreich)	DOULAT (1947); CASPER (1962)
<i>P. corsica</i>	—	16	Corse: Monte Renoso les Pozzi, Vizzavona	CONTANDRIOPOULOS (1957)
<i>P. leptoceras</i>	—	32	Lac de Tres-Colpes (Frankreich); Gschnitztal (Österreich)	CONTANDRIOPOULOS (1962); CASPER (1962)
<i>P. grandiflora</i>	—	32	Vercors; Jardin alpin du Lautaret; Crêt de la Neige (Frankreich)	DOULAT (1947); CONTANDRIOPOULOS (1962)
<i>P. grandiflora</i> ssp. <i>rosea</i>	—	32	Jardin alpin du Lautaret (Frankreich)	CONTANDRIOPOULOS (1962)
<i>P. balcanica</i>	16	—	Banderiska Porta, Pirin-Gebirge (Bulgarien)	CASPER
<i>P. vulgaris</i>	32	64	Abisko (Schweden); SW-Grönland; Island; Col du Lautaret, Col des Mouilles, St. Nizier, Séchillienne, Sassenage (Frank- reich); Faaker-See (Österreich)	LÖVE, A. & D. (1944, 1956); JÖRGENSEN, SÖRENSEN & WESTERGAARD (1958); DOULAT (1947); CASPER (1962); SKALINSKA (1959); ZURZYCKI (1953)
<i>P. villosa</i>	—	16	Skandinavien	KNABEN (1950)

#### b) Chromosomenzahl und Art:

*P. villosa*, *P. hirtiflora* und *P. corsica* besitzen mit  $2n = 16$  Chromosomen die niedrigste Zahl in der Serie. Während der Artrang von *P. villosa* nie in Zweifel gezogen wurde, brachte man *P. hirtiflora* meist mit *P. vulgaris* und *P. corsica* mit *P. leptoceras* oder *P. vulgaris* in Verbindung. Die Chromosomenzahlen bestätigen die aus der morphologischen Analyse gezogene Schlußfolgerung, daß die fraglichen Sippen „älter“ als *P. vulgaris* sind und keineswegs als Untersippen dieser Art betrachtet werden können (CASPER 1962 a).

Das gilt auch für *P. grandiflora*, *P. longifolia*, *P. leptoceras* und *P. balcanica*, die tetraploid sind und somit ebenfalls „älter“ als *P. vulgaris* sein müssen. Ihr Artrang kann nicht länger angezweifelt werden.

*P. vulgaris* erweist sich als jüngstes Glied innerhalb der Sektion *Pinguicula*. Alle früheren Spekulationen über eine Abstammung der west- und südeuropäischen *Pinguicula*-Arten von *P. vulgaris* sind durch die Ergebnisse der Chromosomenzählungen widerlegt (CASPER 1962 a).

Bedeutsam für die Abtrennung von *P. ionantha* von *P. primuliflora* ist das Verhältnis der Chromosomenzahlen von  $2n = 22$  zu  $2n = 32$ . Die beiden Arten stehen einander morphologisch so nahe, daß ihre Entdecker sie ursprünglich als ein und dieselbe Sippe betrachteten.

Die Chromosomenzahlen sind geeignet, morphologisch ähnliche Sippen einwandfrei zu diagnostizieren und damit zu trennen. In gewissem Sinne können diese Arten als „chromosomale Vikarianten“ angesehen werden (LÖVE 1955).

c) Chromosomenzahl und Gattungsgliederung:

Ordnet man die Arten den entsprechenden Ploidiereihen zu, so lassen sich drei Gruppen ausgliedern:

Gruppe 1: Basiszahl 6:	<i>P. lusitanica</i>	
Gruppe 2: Basiszahl 8:	<i>P. villosa</i>	<i>P. primuliflora</i>
	<i>P. hirtiflora</i>	<i>P. longifolia</i>
	<i>P. corsica</i>	<i>P. grandiflora</i>
	<i>P. crenatiloba</i>	<i>P. leptoceras</i>
	<i>P. lutea</i>	<i>P. balcanica</i>
	<i>P. caerulea</i>	<i>P. alpina</i>
	<i>P. planifolia</i>	<i>P. vulgaris</i>
Gruppe 3: Basiszahl 11:	<i>P. pumila</i>	<i>P. gypsicola</i>
	<i>P. ionantha</i>	<i>P. moranensis</i>

Eine Gliederung der Gattung auf dieser Grundlage befände sich in diametralem Gegensatz zu den morphologischen Daten. *P. lusitanica* wäre völlig isoliert, obwohl sie morphologisch so eng mit *P. pumila* verknüpft ist, daß dem Uneingeweihten ihre Trennung recht schwerfallen dürfte. In der Gruppe 2 müßten morphologisch so scharf geschiedene Typen wie z. B. *P. vulgaris* und *P. lutea*, die gänzlich getrennte Entwicklungslinien repräsentieren, vereinigt werden. Die gleiche Feststellung gilt in Gruppe 3 für *P. pumila* und *P. ionantha* auf der einen, für *P. gypsicola* und *P. moranensis* auf der anderen Seite.

Es ist offenkundig, daß eine ganze Reihe von Merkmalen mit der Chromosomenzahl *n* i c h t korrelieren. Dazu gehören die Ausbildung des Gaumens, die Form der Kronröhre, die Gestalt der Kronlappen, die Wuchsformtypen sowie die Sporninsertion. Da die Karyogramme nicht bekannt sind, wissen wir nichts über eventuelle Beziehungen zwischen Merkmal und Chromosomenstruktur. Immerhin lassen sich folgende Gesichtspunkte geltend machen.

In der Untergattung *Pinguicula* besitzt die Sektion *Nana* die Basiszahl 8. Ebenso einheitlich ist die Sektion *Pinguicula* mit der gleichen Basiszahl. Es ist nicht zu erwarten, daß bei den noch nicht gezählten Arten *P. macroceras*, *P. vallisneriifolia* und *P. nevadensis* von dieser Basiszahl abweichende Werte gefunden werden. Die Sektion *Orcheosanthus* zeichnet sich durch die Basiszahl 11 aus. Von der Sektion *Homophyllum* sind keine Zahlen bekannt.

Die bisher bekannten Chromosomenzahlen erlauben die Unterscheidung von zwei Ploidiereihen in der Untergattung *Pinguicula*, die sich auf Abstammungsgemeinschaften vom Range der Sektionen verteilen. Insofern kann von einer Übereinstimmung zwischen Chromosomenzahl und Systematik gesprochen werden.

Von der morphologisch sehr einheitlichen Untergattung *Temnoceras* sind nur wenige Arten zytologisch untersucht. Sie gehören einer Ploidiereihe mit der Basiszahl 8 an.

Drei Ploidiereihen mit verschiedenen Basiszahlen treten im Subgenus *Isoloba*, dem morphologisch vielfältigsten der Gattung, auf. Dabei können alle Basiszahlen innerhalb einer Sektion vorkommen. Zwar ist die Mehrzahl der Arten noch nicht im Hinblick auf die Chromosomenzahl studiert, doch ändert sich dadurch nichts an der Feststellung, daß die Untergattung zytologisch uneinheitlich zu sein scheint. Morphologisch repräsentieren die Typen des Subgenus gleichsam die gesamte Gattung. Offenbar ist hier deren genetisches Material latent vollständig vorhanden. Die taxonomisch ausgegliederten Serien sind identisch mit den chromosomalen Zahlenreihen. In bestimmten, scharf umgrenzten Abstammungsgemeinschaften laufen Chromosomenzahl und morphologischer Trend absolut parallel. Gattungsgeschichtlich dürfte trotz des noch recht lückenhaften Materials der Schluß erlaubt sein, daß in dem Formenkreis, aus dem sich die heutigen Sippen entwickelt haben, bereits jene drei chromosomalen Reihengruppen ausgeprägt waren.

d) Die Grundzahl:

Bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse ist die Frage nach der Grundzahl in der Gattung rein spekulativ. Die Basiszahlen 6, 8, 11 stehen zweifellos in bestimmten Beziehungen zueinander. Doch diese Relationen kennen wir nicht.

Abgeleitet scheint die Basiszahl 6 zu sein, da sie bisher nur bei *P. lusitanica* nachgewiesen wurde, die innerhalb der Untergattung *Isoloba* einer jüngeren Entwicklungslinie anzugehören scheint (Tendenz zur Einjährigkeit!).

Auch die Basiszahl 11 scheint auf einen sekundären Evolutionsvorgang innerhalb des Grundkaryogramms hinzudeuten. Exakte Grundlagen für derartige Ableitungen sind gegenwärtig allerdings nicht gegeben. Die Frage nach der Grundzahl kann erst beantwortet werden, wenn chromosomenmorphologische Daten ausreichend vorliegen.

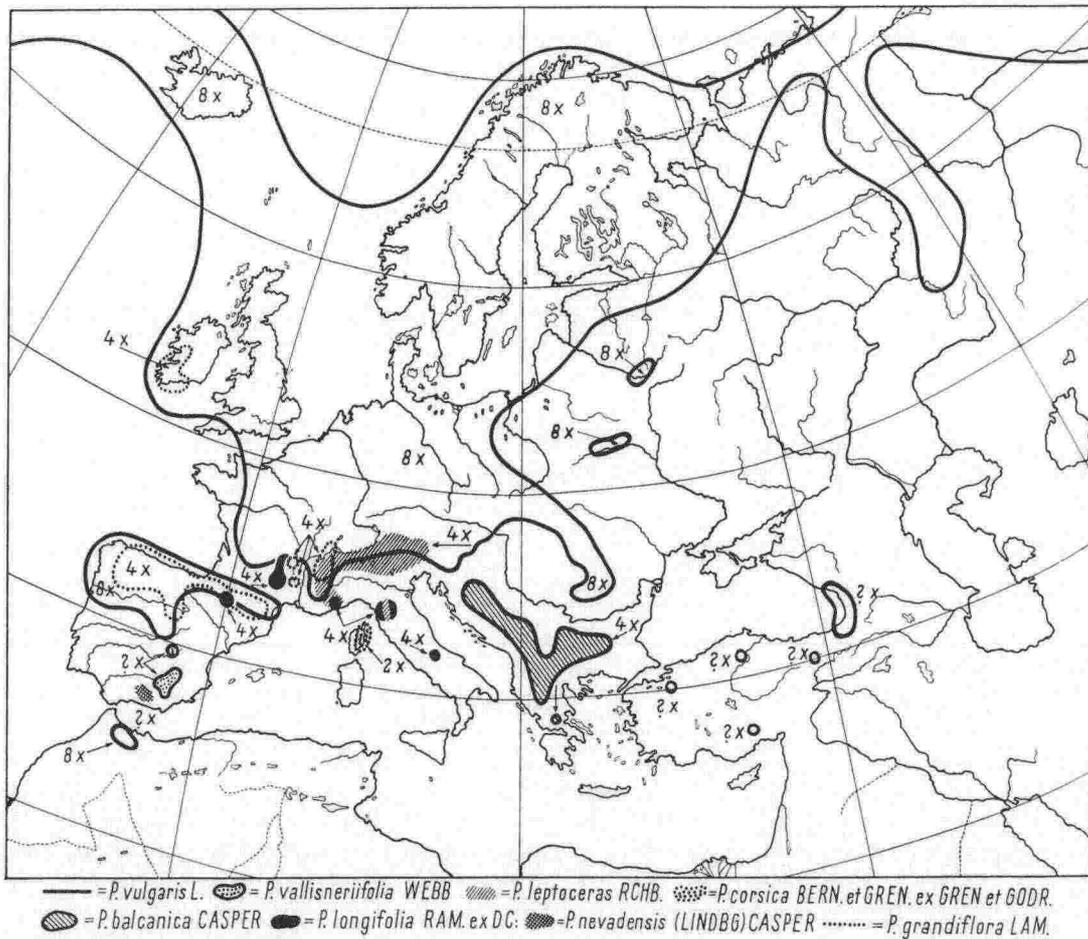


Abb. 16. Polyploidiegrad und Verbreitung der Sektion *Pinguicula* in Europa und Kleinasien.

e) Polyploidiegrad und Verbreitung:

HONSELL (1959) und CONTANRIOPOULOS (1962) setzten sich mit dem Problem des Zusammenhangs des Polyploidiegrades mit der Verbreitung der Gattung *Pinguicula* auseinander. Sie konstatierten eine Zunahme des Polyploidiegrades von Süd nach Nord innerhalb des Gesamtareals in Europa im Sinne der HAGERUP-TISCHLER-Regel. CONTANDRIOPOULOS gelangte darüber hinaus zu der grundsätzlich richtigen Folgerung, daß die diploiden *Pinguicula* „älter“ als die polyploiden sein müßten.

Ziemlich offen zutage liegen die Zusammenhänge der Chromosomenzahl mit der Verbreitung in der Sektion *Pinguicula* (Abb. 16, S. 35). Die Sektion ist holarktisch verbreitet mit Schwerpunkt in den Gebirgen rund um das westliche Mittelmeer. Auf Korsika ist *P. corsica* zu Hause, die Sippe mit der niedrigsten Ploidiestufe:  $2x = 16$ . *P. longifolia* — in mehreren Unterarten von den Zentralpyrenäen über die Täler der Causses und Alpes Maritimes bis in den Appennin hinein verbreitet — besitzt einheitlich  $4x = 32$  Chromosomen, ist demnach tetraploid wie *P. grandiflora*, deren disjunktes Areal von SW-Irland über Kastilien und die Pyrenäen bis in die Westalpen reicht. Die gleiche Polyploidiestufe charakterisiert *P. leptoceras* — Alpen und Apuanische Alpen — und *P. balcanica* — Gebirge der Balkanhalbinsel. *P. vulgaris* dagegen, oktoploid mit  $8x = 64$  Chromosomen, ist sowohl im nördlichen Nordamerika, in Grönland, Island, Nord- und Mitteleuropa als auch in der Gegend des Baikalsees zu finden. Die Chromosomenzahl von *P. macroceras* — amphiboreopazifisch —, *P. vallisneriifolia* — Südostspanien — und *P. nevadensis* — Sierra Nevada — sind noch unbekannt. Sie dürften tetraploid oder aber — im Falle von *P. nevadensis* — diploid sein.

REESE (1958, 1961), der die von HAGERUP (1932), TISCHLER (1935, 1946, 1955), STEBBINS (1942), A. & D. LÖVE (1943) und anderen erörterten Vorstellungen über die geobotanische Bedeutung der Chromosomenzahlen weiterentwickelte, sieht in der Formel „je jünger die Flora, um so höher der Anteil der Polyploiden“ die Regel, die diese Beziehungen ausdrückt. Es will mir scheinen, als ob sie durch die chromosomalen Verhältnisse innerhalb der Sektion *Pinguicula* bestätigt wird.

Zweifellos ist *P. vulgaris* die jüngste Sippe der Sektion (CASPER 1962 a). Sie nimmt den weitaus größten Teil des Areals der Sektion ein, und zwar gerade dasjenige Teilgebiet, das während der größten Ausdehnung der Gletscher im Pleistozän von Eis bedeckt war (vgl. etwa die Karte bei BRINKMANN 1954, Abb. 63). Offensichtlich sind die größere ökologische Toleranz, die erhöhte Artvariabilität oder, wie MELCHERS (1946) formulierte, die stärkere Anreicherung von Genen für selektive Merkmale die Ursachen, die den Polyploiden im Vergleich mit den diploiden Ausgangsformen ein stärkeres Kolonisationsvermögen vegetationsleerer und konkurrenzarmer Gebiete verleihen.

Das Ursprungsgebiet der Sektion *Pinguicula* ist in dem Raume zu suchen, in dem noch heute diploide bzw. tetraploide Formen zu finden sind: in dem schon erwähnten Gebiete um das nördliche Mittelmeer, in dem die tetraploiden Sippen Randgebiete des Sektionsareals einnehmen: Südspanien, die Pyrenäen, die Causses, das Französische Zentralplateau, die Westalpen, die Apuanen, den Appennin und die Gebirge der Balkanhalbinsel. Gleichfalls randlich gelegen ist Korsika, wo der diploide Paläoendemit *P. corsica* siedelt. Sollten spätere Untersuchungen meine Vermutung bestätigen, daß die *P. „vulgaris“-*Typen Kleinasiens und des Kaukasus tetraploid sind, so muß sich die Evolution der Sektion *Pinguicula* in dem gesamten nördlichen Teil des Mittelmeergebietes vollzogen haben. Diploide Ausgangsformen — heute noch in *P. corsica* erhalten — entwickelten in den Randgebieten des Sektionsareals in spätplozäner Zeit ein tetraploides Vikariantenmosaik, und schließlich gelang im Pleistozän der große Schritt in die „Welt“ mit der oktoploiden *P. vulgaris*, die als „Arealrandpolyploide“ (SCHWARZ 1963) in die „vom Eise befreiten“ Räume einzudringen und ihr Verbreitungsgebiet bis in die Neue Welt auszudehnen vermochte. Hier, im äußersten Westen des Areals, wurde endlich noch *P. macroceras* abgespalten. Sollte diese Art aber tetraploid sein, so müßten wir bereits im Spätpleistozän mit einem Sektionsareal rechnen, das amphiatlantischen Charakter trug. *P. macroceras* wäre dann — als ursprünglich neuweltlicher „Baustein“ des Vikariantenmosaiks — während der Eiszeiten auf das Refugialgebiet um die Beringsee beschränkt gewesen.

Eine so offenkundige Süd-Nord-Entwicklung ist in der Gattung einmalig. *P. hirtiflora*, *P. crystallina* und *P. lusitanica*, wie die Sektion *Pinguicula* im Mittelmeerraum verbreitet, haben das Gebiet nicht verlassen. Sie bilden keine Winterknospen aus, eine wesentliche Vorbedingung für einen Marsch nach Norden.

*P. alpina* aus der Untergattung *Temnoceras* ist ein östlicher Einwanderer vom tetraploiden Typ, der im europäischen Raume keine Entwicklung mehr durchgemacht hat.

*P. villosa*, diploid mit  $2x [!] = 16$  Chromosomen, bildet eine eigene Sektion im Subgenus *Pinguicula*. Ihre Herkunft ist ungeklärt. Sie steht keinesfalls unmittelbar in Zusammenhang mit der Entwicklungsgeschichte der Sektion *Pinguicula*.

Die im Südosten der USA in den Küstenebenen beheimateten Arten des Subgenus *Isoloba* sind entweder tetraploid mit der Basiszahl 8 oder diploid mit der Basiszahl 11. Ihr relativ begrenztes Verbreitungsgebiet ist ein typisches Randareal mit Refugialcharakter (z. B. Abb. 26, S. 83). Die habituell tropischen Sippen haben keinerlei Möglichkeiten besessen, sich aus dem weiteren Umkreis der Tropenzone zu entfernen, entwickelten aber Sonderformen in der Ausbildung des Gaumens. Ihre Ploidiestufe entspricht dem Arealtyp, wenn man sich vergegenwärtigt, daß der zentrale karibische Raum im Bereiche des zentralamerikanisch-westindischen Kontinentalblocks als ein Ursprungszentrum der Gattung *Pinguicula* gelten muß (siehe S. 57).

#### f) Zusammenfassung:

Die Zytologie nimmt eine zentrale Stellung bei der Aufhellung der Sippengeschichte ein. Die bisherigen Ergebnisse betreffen die jüngere Geschichte der Gattung. Sie deuten auf verwickelte Zusammenhänge in Zeiten, da die heutigen Sektionen „Artwert“ besaßen. Sicherem Aufschluß über die sippengeschichtlichen Zusammenhänge wird erst die Chromosomenmorphologie liefern können (CASPER 1962 a).

### Ökologie

Es ist gegenwärtig nicht möglich, die Ökologie und Biologie von *Pinguicula* erschöpfend zu behandeln: genügend exakte experimentelle Untersuchungen fehlen. Die systematische Literatur liefert nur spärliche Hinweise, die Angaben der Sammler zu den Herbarbelegen beschränken sich auf gelegentliche Andeutungen allgemeiner Natur über Standort und Begleitflora.

#### a) Die Carnivorie:

Das zentrale biologisch-ökologische Phänomen ist der besondere Modus der Einführung organischer Nahrung in den Organismus, der Fang und die Verdauung kleiner Tiere, die Carnivorie. Sie teilt *Pinguicula* mit allen übrigen Gattungen der Lentibulariaceen, darüber hinaus mit den Sarraceniaceen, Nepenthaceen, Cephalotaceen, Droseraceen, Roridulaceen und Byblidaceen. Sie ist von DARWIN (1875), GOEBEL (1891/93), LLOYD (1942) und SCHMUCKER & LINNEMANN (1959) besonders eindringlich und anregend dargestellt worden.

Die ersten exakten Versuche zur Insektivorie von *Pinguicula* gehen auf DARWIN (1874) zurück, der der Reizbewegung der Blätter besondere Aufmerksamkeit widmete. Gelangen kleinere Tiere (z. B. Insekten) auf die Blattoberfläche, so bleiben sie in dem Schleim, den die gestielten Drüsen (siehe S. 18) ausscheiden, hängen und werden schließlich gänzlich von ihm eingehüllt. Sie geraten nunmehr in den Wirkungsbereich der sitzenden Drüsen (siehe S. 18), die einen sauren Schleim ausscheiden, der ein proteolytisches Enzym enthält. Gleichzeitig kollabieren die gestielten Drüsen, der drüsenreiche Blattrand rollt sich langsam und geringfügig — bei *P. macroceras* (LLOYD 1942) — ein. Im Innern der aufnehmenden Zellen der sitzenden Drüsen treten Granulationen (DARWIN 1874), Nucleoli-Verkleinerungen (NICOLosi-RONCATI 1912), Agglutinationen und Vakuolenkontraktionen (MIRIMANOFF 1938, WEBER & THALER 1957) auf. Ist die chemische Reizung zu Ende, so kehrt das Blatt langsam in die Ausgangsstellung zurück. Wahrscheinlich können nur jüngere Blätter den Fang- und Verdauungsvorgang mehrfach wiederholen, ältere Blätter scheinen nach ihm abzusterben (?!).

Das Einrollen der Blätter folgt chemischen Reizen, die von den gestielten Drüsen ausgehen (FENNER 1904). Beim Beutefang treten Aktionsströme auf (UMRATH 1944). Die Einrollung soll die allseitige Berührung des Insekts fördern und das Abwaschen durch Regenwasser verhindern (GOEBEL 1891/93) bzw. die Sekretion am Platze halten (LLOYD 1942).

KERNER (1887) vermutete, daß der Aufschluß der Insekten durch pepsinähnliche Fermente, die die Pflanze produzierte, erfolgte. GOEBEL (1891/93) schloß sich dieser Auffassung an, und DERNBY (1916, 1917) fand ein trypsinähnliches Enzym mit pH 8, die „Pinguiculatryptase“, die frei von Erepsin und Pepsin sein soll. Die Enzymtheorie vertraten ebenfalls KRUCK & ZIEGENSPECK (1932) sowie COLLA (1937), die dadurch gestützt wurde, daß LOEW & ASO (1907) ein Antisepticum (sie glaubten, Benzoesäure gefunden zu haben) entdeckten, was SCHOTTENHEIM (1920) bestätigte und das sich nach CHRISTEN (1961) endgültig als trans-Zimtsäure (ergänzt durch starke Phenole) erwies.

Im Gegensatz dazu verfocht TISCHUTKIN (1889) die These, daß die Tiere durch die Tätigkeit der Bakterien — 1954 gab BERGER von *Pinguicula*-Blättern Streptokokken, Milchsäurebakterien, Hefezellen und *Oidium lactis* an — aufgeschlossen würden, für deren Entwicklung die Ausscheidung sauren Schleimes durch die Drüsen sehr förderlich sei. OLIVET & MIRIMANOFF (1940) bestätigten zwar die Existenz proteolytischer Enzyme, glaubten aber, deren Wirksamkeit gegenüber der Bakterientätigkeit vernachlässigen zu können. Die Pinguikeln verhielten sich gewissermaßen „semicarnivor“.

SCHMUCKER & LINNEMANN (1959: 250) neigen der Enzymtheorie zu, wenn sie auch die Frage nach der relativen Bedeutung des Aufschlusses der Beute durch Bakterien offenlassen: „*Pinguicula* ist . . . eine Insectivore mit noch primitiven, langsam wirkenden, nur kleine Insekten usw.<sup>5</sup> erreichenden Fangvorrichtungen, aber mit Eigenproduktion proteolytischer Enzyme und eines ‚Antisepticums‘.“

*Pinguicula* kann auch ohne Carnivorie leben. KOSTYTSCHEW (1923) spricht von hoher Flächenassimilation, normaler Assimilationsleistung und von C-Autotrophie, RUSCHMANN (1914) dagegen von mangelhafter Assimilation, die durch geringe Stomatazahl, Blattgrünmangel, Chlorophyllabbau bei starker Sonneneinstrahlung — *P. vulgaris* ist eine Lichtpflanze! — und träger Ableitung des Assimilationsproduktes bedingt sei. Ein großer Teil der in den Blättern gespeicherten Stärke finde erst nach dem Tierfang Verwendung. Die aufgenommenen Kohlenstoffverbindungen ermöglichen die erneute Assimilation und Stärkebildung. Auf jeden Fall ziehe *Pinguicula* aus der Insectivorie deutliche Vorteile (z. B. Ersatz der Wurzelfunktion der Mineralstoffaufnahme).<sup>6</sup>

#### b) Der Standort:

Auf den engen Zusammenhang der Carnivorie mit dem Vorkommen der Pinguikeln an bestimmten, relativ seltenen Örtlichkeiten wiesen D. A. & E. F. KELLER (1927) hin. Sie führten die Bevorzugung bodenfeuchter Standorte mit hohem Feuchtigkeitsgehalt der Luft darauf zurück, daß die Fettkräuter als Insektenvertilger bedeutende Quantitäten flüssigen Wassers aussonderten.

Im allgemeinen findet sich *Pinguicula* an bodenfeuchten und offenen, konkurrenzarmen Standorten mit wenigstens zur Zeit der Vegetationsperiode hohem Feuchtigkeitsgehalt der Luft. Derartige Wohnstätten sind in allen Höhenstufen und in allen Klimazonen gegeben, offensichtlich aber in Gebirgen häufiger als in Flachländern.

Der Boden kann Sand, Feinschutt, Lehm oder Humus, er muß locker und porenreich sein. Besiedelt die Sippe nackte Felsen, so sind diese stets von einer dünnen Verwitterungskruste oder von detritischem Abfall überzogen bzw. von Algenlagern überwachsen. Kahle Böden werden überhaupt bevorzugt. Deren Reaktion kann sauer, neutral oder basisch sein. Extrem arme Standorte werden gemieden, Mineralböden gegebenenfalls bewachsen: *Pinguicula* ist ziemlich bodenverg.

Unumgänglich notwendig ist die ständige Durchfeuchtung des Untergrunds mit sauerstoffreichem Wasser während der Vegetationsperiode. Das Wasser kann als Tropfwasser, Spritzwasser, Sickerwasser, Quellwasser, Tau oder Nebel zur Verfügung stehen.

Die offenen Standorte scheinen darauf hinzuweisen, daß die Pinguikeln Lichtpflanzen sind. Viele der mitteleuropäischen Sippen ertragen stärkere Beschattung durch einen Oberbestand nicht. Doch gibt es auch Arten, die optimal nur an stark beschatteten Stellen zur Entwicklung gelangen (*P. vallisneriifolia*).

Eine Besonderheit nicht nur in der Gattung *Pinguicula* ist der echte Epiphytismus der kubanisch-hispaniolischen Arten *P. lignicola* und *P. cladophila* (siehe S. 97). Sonst gibt es kaum echte epiphytische Insektivoren — *Utricularia* scheint hierin neben *Pinguicula* eine Ausnahme zu sein.

Die allgemeine Standortscharakteristik möge im folgenden durch einige Beispiele typischer Vorkommen gewisser Sippen ergänzt werden.

*P. vulgaris* ist in Mitteleuropa in offenen Rieselfluren oder in lückigen Quell- und Flachmoorgesellschaften zu finden (OBERDORFER 1962). In Kanada dringt sie als Pionierart in rohe Moränenböden ein, die in engster

<sup>5</sup> HEIDE (1912) gibt Arten aus folgenden Arthropoden-Gruppen als Beutetiere arktischer Pinguikeln an: Dipteren, Homopteren, Thysanuren, Araneinen und Acarinen.

<sup>6</sup> HARDER (1963) konnte bei *Utricularia exoleta* nachweisen, daß die Blütenbildung von der Zufuhr organischer Nahrung abhängt.

Nachbarschaft zu Gletschern stehen (SOPER & MAYCOCK 1963), in Grönland besiedelt sie kurzrasige Wiesen. Selten tritt sie auf Felsen über. So ist sie gelegentlich in Nordschweden auf kalkhaltigem Serpentin (RUNE 1953), in Mitteleuropa auf Gips beobachtet worden (*P. „gypsophila“*).

*P. alpina* kommt ebenfalls in Rieselfluren oder Quellmooren, aber auch in Steinrasen vor, wobei basenreiche, meist kalkhaltige, mild-humose Steinböden oder Sumpfhumusböden bevorzugt werden (OBERDORFER 1962).

Die feuerländische *P. antarctica* ist von offenen, dünn bewaldeten, sumpfig-moosigen, sogenannten *Sphagnum*-Polsterböden oder auch von feuchten Felsen bekannt (DUSÉN 1898, SKOTTSBERG 1924). Die verwandte *P. chilensis* kommt auf natürlichen, von Bächen durchflossenen subandinen Wiesen an feucht-sumpfigen Stellen (NEGER 1897) oder auf nackten, gebleichten Tonböden vor (OBERDORFER 1960).

Die mexikanische *P. gypsicola* ist nur von beschatteten Gipsfelsen und Gipshügeln bekannt, *P. crenatiloba* wächst dagegen an moosigen oder grasigen, beschatteten Abhängen, Böschungen, Steilufeln, Hohlwegen und auf nackten, sandigen Rotlehmböden.

*P. benedicta* aus Kuba ist auf Serpentin zu Hause, der von einer Schicht Detritus bedeckt ist. *P. filifolia* bevorzugt kiesig-sandigen, sauren Untergrund am Rande von Lagunen, seltener trockene Stellen im heißen Sand.

#### c) Die Begleitflora:

Die *Pinguicula*-Standorte sind vegetationsarm und folglich konkurrenzarm. In den wenigsten Fällen ist uns die Begleitflora genau bekannt. Die Angaben auf den Herbarbelegen durch die Sammler erfassen meist nicht Gesellschaften im soziologischen Sinne, sondern am gleichen Orte oder in der gleichen Gegend gesammelte Pflanzen. Ausreichende soziologische Daten sind von einigen europäischen Sippen bekannt, von denen die wesentlichen Züge kurz gestreift werden sollen.

*P. vulgaris* ist Ordnungs-Charakterart der Tofieldietalia (Kalksumpfgesellschaften), wo sie im Caricetum davallianae und im Caricetum fuscae und ähnlichen Assoziationen auftritt (OBERDORFER 1962).

*P. grandiflora* ist in den Pyrenäen Charakterart des Cariceto-Pinguiculetum, einer Gesellschaft, die in der Spritzzone klarer, kühler und raschfließender Gebirgsbäche auf lebhaft durchsickerten, sauerstoffreichen, flachgründigen und humosen Standorten wächst (BR.-BL. 1948, TÜXEN & OBERDORFER 1958).

*P. lusitanica* ist im Eleochareto multicaulis-Rhynchosporium der Scheuchzerietalia palustris zu Hause, das mit der *Drosera intermedia*-*Schoenus nigricans*-Ass. aus Irland verwandt ist (TÜXEN & OBERDORFER 1958).

*P. alpina* ist Charakterart des Pinguiculo-Cratoneuretum der Quelltuffgesellschaften, kommt aber auch in anderen Assoziationen wie z. B. im Schoenetum praealpinum und im Caricetum firmiae des Seslerions vor (OBERDORFER 1962).

*P. balcanica* ist Charakterart des Cariceto fuscae-Sphagnetum balcanicum-Komplexes (Soó 1958).

Die antarktischen Sippen *P. antarctica* und *P. chilensis* scheinen in die Polsterbinsengesellschaft des Schoeno-Oreoboletums der antarktischen Hochmoore zu gehören und außerdem Glieder der chilenischen Quellflurgesellschaften (Caltho-Ourisieta-Komplex) zu sein (OBERDORFER 1960).

#### d) Das Klima:

Auf den engen Zusammenhang der Wuchsformtypen mit dem Klima habe ich an anderer Stelle ausführlich hingewiesen (siehe S. 12). Exakte klima-ökologische Untersuchungen sind mir nicht bekannt. Mikroklimatische Daten — gerade im Hinblick auf die geringe Wuchshöhe der Pinguikeln — fehlen.

Trotzdem läßt sich die Behauptung verteidigen, daß die Fettkräuter gegenüber Temperaturschwankungen relativ unempfindlich sind, kommen sie doch vom Flachland bis in die nivale Stufe der Hochgebirge vor, und das sowohl in der Tropenzone als auch in gemäßigten Klimaten. Sehr empfindlich reagieren sie auf Feuchtigkeitsschwankungen im Boden und in der Luft. Zwar sind besondere Organe zum Überdauern von Trockenzeiten entwickelt worden — Winterknospen, kleinblättrige, polsterartige Rosetten —, doch kann die Pflanze in die generative Phase nur bei günstigen Feuchtigkeitsverhältnissen eintreten.

#### e) Die Blütenbiologie:

Alle Pinguikeln sind primär Insektenbestäuber. Die kleinen Insekten fliegen die Unterlippe an, die als Anflugstelle bestimmte artspezifische Musterungen (Fleckenmale) oder gefärbte Gaumen besitzt. Die Besucher be-

rühren zunächst mit ihrem Rüssel die die beiden Staubblätter  $\pm$  überdeckende Narbe und danach die Antheren. Die kräftigen, nach hinten gerichteten Röhrenhaare im Tubus drücken den Insektenkörper an die Geschlechtsorgane (KUGLER 1955).

Im Sporn befindet sich häufig ein zuckerfreier Schleim, der von den dort befindlichen Köpfchenzellen der Haare oder den Zellen der inneren Epidermis sezerniert wird (LOEW 1894). Die Insekten weiden den an den schleimabsondernden Köpfchenhaaren hängenden Pollen ab (KUGLER 1955). Die Köpfchenhaare selbst dienen als Futterhaare (KNUTH 1899).

Die arktischen Formen zeigen eine verstärkte Neigung zur Selbstbestäubung (HEIDE 1912), wie überhaupt eine ganze Reihe von *Pinguicula*-Arten durch die bei ihnen ausgeprägte besondere Stellung der Narbe zu den Antheren für die Autogamie prädestiniert zu sein scheint.

*P. alpina* ist eine proterogyne Fliegen- (weiß mit gelben Gaumenflecken!) und Bienen-, aber keine Klemmfallenblume (KUGLER 1955). Autogamie scheint verhindert.

*P. vulgaris* ist eine homogame Bienen- (blau!) und Fliegenblume mit Nektarsporn (KNUTH 1899). Spontane Selbstbestäubung ist möglich durch die Einrollung des großen, die Antheren bedeckenden Narbenlappens (LOEW 1894). Neigung zur Kleistogamie ist festgestellt.

*P. grandiflora* ist eine Bienen- und Käferblume.

Der enge Sporn und der schmale Blumeneingang bei *P. villosa* deuten auf eine Falterblume hin. Sie ist ausgeprägt autogam: der vordere Narbenlappen ragt nur wenig über die Antheren hinaus, sein Vorderrand wird tief in die vollen Fächer eingetaucht (LOEW 1894).

*P. lusitanica* ist gleichfalls autogam. Die Narbe ist in die Antherenfächer zurückgekrümmt (HENSLOW 1880).

Die Arten der Sektion *Isoloba* der Coastal-Plains scheinen durch Bienen oder Fliegen bestäubt zu werden (WOOD & GODFREY 1957).

#### f) Die Verbreitungsbiologie:

Die Pinguikeln pflanzen sich in der Regel durch in großer Zahl produzierte Samen fort, die klein und spindelig sind und deren unbenetzbare rauhe Wabenoberfläche ein Verschwemmen ohne Einsinken ermöglicht. Für den Samentransport kommen Wind und Wasser in Frage (FLEISCHER 1929). Lediglich die Samen der epiphytischen Arten *P. lignicola* und *P. cladophila* besitzen eine glatte Oberfläche.

Vielleicht kann die Samenverbreitung durch den Wind die auffällige Disjunktion Florida—Bahama-Inseln im Areal von *P. pumila* erklären.

Alle Carnivoren besitzen ähnlich kleine, flugfähige Samen. Außerdem ist die feilspanförmige Samenausbildung noch bei Orchideen, Orobanchaceen und verwandten Familien bekannt. Neben der Verbreitung durch Samen spielt die Ausbreitung durch Brutzwiebeln (siehe S. 15) und durch Ausläufer (siehe S. 15) bei bestimmten Arten eine begrenzte Rolle.

#### g) Die ökologische Bilanz:

Die Pinguikeln zeichnen sich durch ihren typisch „insektivoren“ Habitus aus. Sie „sehen absonderlich aus, für viele Betrachter geradezu unheimlich. Wenn jemand das Gefühl hat, das hinge tief innerst irgendwie zusammen mit der unheimlichen Tatsache, daß diese Pflanzen ‚Tiere fressen‘, so läßt sich dagegen wenig einwenden“ (SCHMUCKER & LINNEMANN 1959: 267).

Ihre eintönige, hygrophytische Gestalt, die mit ihrem Spezialistentum eng verknüpft ist — Wuchsform mit basaler Rosette, über die nur die Blüten hervorragen, gering entwickeltes Wurzelsystem, einförmige Blattgestaltung nach dem Klebfallen- bzw. Leimrutensystem, Drüsenreichtum —, ihre Gebundenheit an begrenzte Örtlichkeiten setzen der Ausbreitungsfähigkeit enge Grenzen: die ökologische Valenz ist gering.

Die Fettkräuter sind extrem stenök hinsichtlich der Feuchtigkeitsverhältnisse, relativ unempfindlich gegen Temperaturschwankungen und wechselnde Bodenverhältnisse. Gleichgültig, ob es sich um Standorte in Flachländern oder Gebirgen, in tropischen, subtropischen oder gemäßigten Klimaten handelt: immer kommen sie in wohldefinierten, einander ähnlichen Biotopen vor.

Unabhängig von der Carnivorie scheint lediglich der Bau der Blüten zu sein, der sich in nichts von dem der

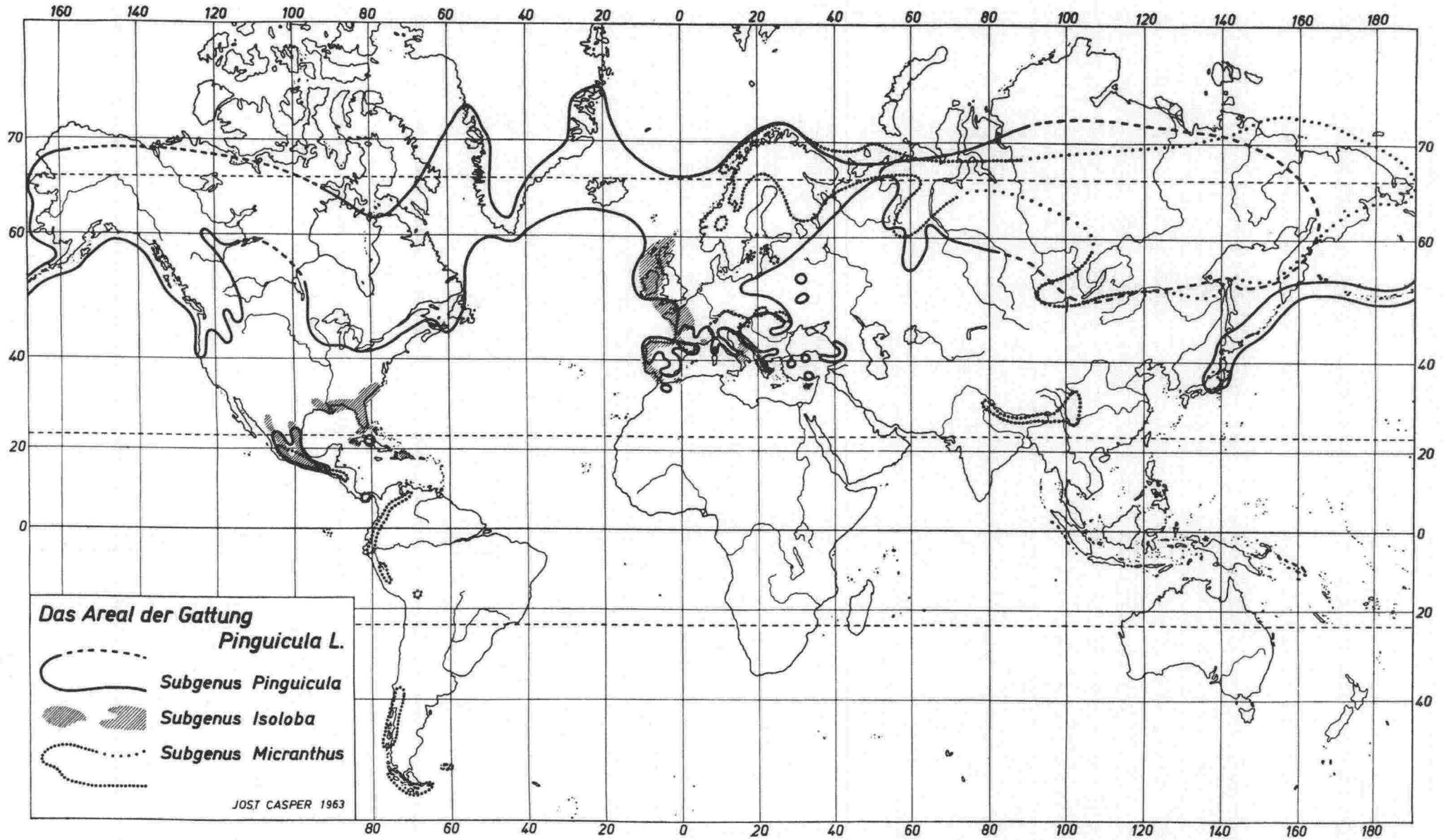


Abb. 17. Das Areal der Gattung *Pinguicula* L.

typischen Blütenpflanzen unterscheidet. Der Merkmalskomplex Blüte erfährt keine funktionell bedingte Abwandlung und ist folglich der Maßstab, an dem der Typus gemessen werden kann (CASPER 1962 a).

## Chorologie

### I. Areal und Sippe

#### a) Die horizontale Verbreitung:

Die Lentibulariaceen zeichnen sich durch ein Ganzwelt-Areal (VESTER 1940) aus, das im pazifischen Raume südlich der Aleuten eine größere Lücke aufweist und aus dem Spitzbergen und die Falkland-Inseln gänzlich ausgespart sind.

In ihm nimmt nach der fast weltweit verbreiteten Gattung *Utricularia* unser Fettkraut den größten Raum unter Betonung der Nordhemisphäre ein, in der etwa auf der Höhe des 62. nördlichen Breitengrades ziemlich lückenlos die gesamte Fläche in West-Ost-Richtung besiedelt wird (Abb. 17, zu S. 41).

Den Nordpunkt des Gattungsareals bezeichnet *P. vulgaris* auf Grönland unter etwa 73° N, den Südpunkt *P. antarctica* in Feuerland unter etwa 56° S. Im eurasiatischen Teilareal befindet sich die Südgrenze in NW-Afrika unter etwa 35° N (*P. vulgaris*) bzw. in SW-China unter etwa 26° N (*P. alpina*).

Das räumliche Schwergewicht der Verbreitung liegt in der Holarktis, während in der Neotropis nur ein relativ schmaler Streifen an deren Westrand bewohnt und die Antarktis gerade noch berührt wird, Paläotropis, Capensis und Australis dagegen überhaupt gemieden werden. Größere Verbreitungslücken finden sich in der Holarktis im Gebiete zwischen den Rocky Mountains und den Appalachen in Nordamerika sowie in den Steppen-, Halbwüsten- und Wüstenregionen Nordafrikas, Vorder- und Zentralasiens. Unbesiedelt bleiben die ständig eisbedeckten Teile der Arktis und Antarktis.

Das ± kontinuierliche Gattungsareal ordnet sich einem Typ ein, den GOOD (1953) als temperiert bezeichnete und der in ähnlicher Ausprägung bei den Gattungen *Alnus*, *Berberis*, *Draba*, *Lathyrus*, *Vicia*, *Menyanthes* und *Ribes* wiederkehrt (Abb. 17, zu S. 41).

Trotz der flächenmäßig gewaltigen Ausdehnung des Areals in der nördlich gemäßigten Zone liegt sein Hauptballungszentrum im nördlichen Teil der Neotropis, im mexikanisch-zentralamerikanisch-westindischen Raume, wo 9 Arten beheimatet sind, von denen allein 6 Endemiten der Großen Antillen und 11 Bewohner der mexikanischen Bergländer sind. Bezieht man in dieses Gebiet die Coastal-Plains des südöstlichen Nordamerika ein, wo 3 Arten siedeln, so sind in der Region rund um den Golf von Mexiko 25 (= 54,25%) von insgesamt 46 Arten der Gattung zu Hause.

Demgegenüber nimmt sich das Artenzentrum im europäischen Teil der Holarktis mit seinen 12 Arten (= 26%), von denen 6 auf einen kleinen Raum im südwestlichen Europa konzentriert sind, bescheiden aus.

Immerhin bedingen diese zu beiden Seiten des Atlantik gelegenen Häufungszentren den ausgeprägten b i z e n r i s c h e n Charakter des Areals.

Als einzige der drei Untergattungen überschreitet das Subgenus *Temnoceras* den Äquator nach Süden und berspannt diskontinuierlich den gesamten Raum zwischen 70° N und 56° S. Nordamerika wird nicht berührt. Drei Arten — *P. alpina*, *P. variegata* und *P. ramosa* —, die in der Sect. *Micranthus* zusammengefaßt sind, siedeln lückenhaft zwischen Atlantik und Pazifik, eine Art — *P. crenatiloba* (Sect. *Temnoceras*) — ist in ihrer Verbreitung auf Mexiko und die mittelamerikanische Landbrücke beschränkt, und die fünf Arten der Sect. *Impullipalatum* — *P. elongata*, *P. calyptrata*, *P. involuta*, *P. chilensis* und *P. antarctica* — bewohnen vikariierend den Andenzug von Venezuela bis Feuerland und Staten-Island, dabei zwischen 16° S und 37° S eine größere reallücke hinterlassend (Abb. 18, S. 49).

Dieses ausgedehnte Areal wird übertroffen von dem Verbreitungsgebiet des Subgenus *Pinguicula*. Die Sektionen *Pinguicula* (15 Arten) und *Nana* (1 Art = *P. villosa*) besiedeln den gesamten holarktischen Bereich in West-Ost-Richtung, die Sektion *Orcheosanthus* (6 Arten) Mexiko und Zentralamerika und die Sektion *Homophyllum* (1 Art = *P. jackii*) die zentralen Gebirgspartien Kubas. Der Nordpunkt des Areals liegt unter 73° 10' N, der Südpunkt unter etwa 15° N; der Äquator wird nirgends erreicht. Das Verbreitungsgebiet ist geschlossener als das des Subgenus *Temnoceras*.

Verhältnismäßig klein ist das Gebiet, das von dem artenreichen Subgenus *Isoloba* überstrichen wird. Im mexikanisch-zentralamerikanisch-westindischen Raume zwischen 23° N und 18° N sind die Sektionen *Agnata* mit 4, *Discoradix* mit 2, *Heterophyllum* mit 4 und *Isoloba* mit 1 Art zu Hause. Die Sektion *Isoloba* besiedelt außerdem noch die benachbarten Coastal-Plains mit 6 und östlich des Atlantiks die westeuropäisch-nordafrikanische Küstenregion mit 1 Art. Ihr gesellen sich im östlichen Mittelmeergebiet noch zwei Arten der Sektion *Cardiophyllum* zu. Sowohl die Nord-Süd-Distanz zwischen 59° und 18° N als auch die West-Ost-Erstreckung zwischen 107° W und 35° O halten keinen Vergleich mit den entsprechenden Flächenausdehnungen der beiden anderen Untergattungen aus. Das Areal ist typisch diskontinuierlich.

Unter allen Arten besitzt *P. vulgaris* das größte Verbreitungsgebiet. Obwohl ausgeprägt nördlich und unvollständig circumpolar — die Sippe fehlt im östlichen Eurasien —, dehnt es sich doch über die ganze Fläche zwischen Bering-Straße und — in östlicher Richtung — Baikalsee aus. *P. vulgaris* ist folglich ein boreal-amphiatlantisches Geoelement (Tab. 4, S. 45; Abb. 45, zu S. 174).

Gleichfalls weit verbreitet ist *P. alpina*. Ihr Areal umfaßt fast ganz Eurasien in West-Ost-Richtung mit deutlichen Verbreitungsschwerpunkten in Fennoskandien, in den Alpen und im Himalaja. Es ist disjunkt arktisch-(altaisch-)alpin und grenzt im nordöstlichen Sibirien an das der verwandten *P. variegata*.

Disjunkt zirkumpolar ist *P. villosa* verbreitet. In Fennoskandien und im nordwestlichen Nordamerika tritt die Sippe gehäuft auf. Sie fehlt in der Nordatlantis — Grönland, Island, Spitzbergen — und im zentralen kanadischen Raum (Tab. 4, S. 45).

Diesen drei im nördlichen Florengebiet weit verbreiteten Arten stehen 20 Sippen (= 43,4%) gegenüber, die ein sehr kleines Areal einnehmen und als stenochor bezeichnet werden können (Tab. 2, S. 42). Der karibische Raum beherbergt davon 16 Arten (= 34,7%), 3 entfallen auf Europa (= 6,5%) und 1 (= 2,17%) auf Ostasien. Die Untergattung *Isoloba* (Sect. 1—5) ist mit 12, das Subgenus *Pinguicula* (Sect. 9—11) mit 7 Arten und das Subgenus *Temnoceras* (Sect. 8) mit 1 Art beteiligt.

Nur von einem Fundort bekannt sind: *P. jackii*, *P. lignicola* (Kuba), *P. cladophila* (Haiti), *P. imitatrix*, *P. cyclosecta*, *P. agnata*, *P. acuminata* (Mexiko) und *P. ramosa* (Hondo).

Auf Inseln oder mäßig ausgedehnte Bergzüge beschränkt sind: *P. corsica* (Korsika), *P. crystallina* (Zypern), *P. ramosa* (Hondo), *P. cladophila* (Haiti), *P. lignicola*, *P. jackii*, *P. benedicta*, *P. filifolia*, *P. albida* (Kuba), *P. agnata*, *P. acuminata*, *P. imitatrix* (Mexiko).

Tieflandsformen sind: *P. ionantha*, *P. planifolia*, *P. primuliflora* (SO-USA) und die Inselbewohner *P. albida* und *P. filifolia* (Kuba).

Tab. 2. Die stenochoren *Pinguicula*-Arten.

Nr.	Sect.	Art	Florenreich	Region	Areal	Höhenstufe
1	1	<i>P. planifolia</i>	Holarktis	Atlantische Golfküste	NW-Florida	planar
2		<i>P. ionantha</i>	Holarktis	Atlantische Golfküste	NW-Florida	planar
3		<i>P. primuliflora</i>	Holarktis	Atlantische Golfküste	NW-Florida, Alabama	planar
4	2	<i>P. agnata</i>	Neotropis	Karibisches Florengebiet	Mexiko	regio temperata
5		<i>P. albida</i>	Neotropis	Karibisches Florengebiet	Kuba	regio calida
6		<i>P. filifolia</i>	Neotropis	Karibisches Florengebiet	Kuba	regio calida
7		<i>P. benedicta</i>	Neotropis	Karibisches Florengebiet	Kuba	regio temperata
8	3	<i>P. lignicola</i>	Neotropis	Karibisches Florengebiet	Kuba	regio temperata
9		<i>P. cladophila</i>	Neotropis	Karibisches Florengebiet	Haiti	regio temperata
10	4	<i>P. acuminata</i>	Neotropis	Karibisches Florengebiet	Mexiko	regio temperata
11		<i>P. imitatrix</i>	Neotropis	Karibisches Florengebiet	Mexiko	regio fria
12	5	<i>P. crystallina</i>	Holarktis	Mediterranes Florengebiet	Zypern	montan-subalpin
13	8	<i>P. ramosa</i>	Holarktis	Sino-japanisches Florengebiet	Hondo	subalpin
14	9	<i>P. jackii</i>	Neotropis	Karibisches Florengebiet	Kuba	regio temperata
15	10	<i>P. gypsicola</i>	Neotropis	Karibisches Florengebiet	Mexiko	regio temperata
16		<i>P. cyclosecta</i>	Neotropis	Karibisches Florengebiet	Mexiko	regio temperata
17		<i>P. colimensis</i>	Neotropis	Karibisches Florengebiet	Mexiko	regio temperata
18		<i>P. macrophylla</i>	Neotropis	Karibisches Florengebiet	Mexiko	regio temperata
19	11	<i>P. nevadensis</i>	Holarktis	Mediterranes Florengebiet	SO-Spanien	alpin-nival
20		<i>P. corsica</i>	Holarktis	Mediterranes Florengebiet	Korsika	subalpin-alpin

Von den übrigen 23 Arten (= 50%) zeichnen sich etwa 6 (= 13%) durch gleichfalls ziemlich begrenzte Areale aus: *P. pumila*, *P. lutea*, *P. caerulea* (SO-USA), *P. vallisneriifolia* (Spanien), *P. leptoceras* (Alpen) und *P. oblongiloba* (Mexiko). Sie können als substenochor gekennzeichnet werden und den 17 mesochoren Arten (= 36,9%) mit ausgedehnteren Verbreitungsgebieten gegenübergestellt werden, die in ihrer Ausdehnung an die der eurychoren *P. vulgaris*, *P. alpina* oder *P. villosa* bei weitem nicht heranreichen.

Beziehen wir die substenochoren Sippen in die Kategorie der stenochoren Formen ein, so lassen sich hinsichtlich der Größe des Areals drei ausgeprägte Gruppen unterscheiden: 1. stenochore Arten, mit zum Teil lokaler Arealprägung (26 Arten), 2. mesochore Arten (17 Arten) und 3. eurychore Arten (3 Arten). Diese Gruppierung spiegelt — wie noch an anderer Stelle gezeigt werden wird — bestimmte, raumzeitlich gut definierte Arealbildungsprozesse wider.

Tab. 3. Die vertikale Verbreitung der *Pinguicula*-Arten.

Nr.	Art	Höhe in m	Höhenstufe	Formation
1	<i>P. lusitanica</i>	0— 500	planar-collin	Atlantische Heiden
2	<i>P. pumila</i>	0— 200	planar	Pine-Flatwoods
3	<i>P. lilacina</i>	700—2400	Tierra templada-fria	Immergrüner Bergwald
4	<i>P. ionantha</i>	0— 200	planar	Pine-Flatwoods
5	<i>P. primuliflora</i>	0— 200	planar	Pine-Flatwoods
6	<i>P. planifolia</i>	0— 200	planar	Pine-Flatwoods
7	<i>P. caerulea</i>	0— 200	planar	Pine-Flatwoods
8	<i>P. lutea</i>	0— 300	planar	Pine-Flatwoods
9	<i>P. agnata</i>	um 1500	Tierra templada	Wechselfeuchter Bergwald
10	<i>P. albida</i>	0— 200	Tierra caliente	Pinus-Savannen
11	<i>P. filifolia</i>	0— 200	Tierra caliente	Pinus-Savannen
12	<i>P. benedicta</i>	um 800	Tierra templada	Immergrüner Bergwald
13	<i>P. lignicola</i>	um 800	Tierra templada	Immergrüner Bergwald
14	<i>P. cladophila</i>	um 2100	Tierra fria	Immergrüner Höhenwald
15	<i>P. heterophylla</i>	1600—2500	Tierra fria	Ombrophiler Bergwald
16	<i>P. acuminata</i>	—	—	—
17	<i>P. parvifolia</i>	um 2000	Tierra fria	Ombrophiler Bergwald
18	<i>P. imitatrix</i>	um 3000	Tierra fria	Ombrophiler Kiefern-Eichen-Bergwald
19	<i>P. hirtiflora</i>	(0)—500—1950	montan-subalpin	Mediterraner Schluchtwald
20	<i>P. crystallina</i>	1350—1800	montan-subalpin	Mediterraner Gebirgs-Nadelwald
21	<i>P. crenatiloba</i>	800—2000	Tierra templada	Ombrophiler Bergwald
22	<i>P. elongata</i>	2600—4000	Tierra helada	Páramo
23	<i>P. calyptrata</i>	2500—4100	Tierra helada	Páramo
24	<i>P. involuta</i>	2400—3800	Tierra helada	Páramo
25	<i>P. chilensis</i>	800—2000	„Tierra helada“	Antarktische Regenwälder
26	<i>P. antarctica</i>	200—1200	„Tierra helada“	Antarktische Regenwälder
27	<i>P. alpina</i>	(0)—600—4100	montan nival	Alpine Steinrasen
28	<i>P. variegata</i>	—	—	Zwergstrauch-Tundren
29	<i>P. ramosa</i>	—	montan-subalpin	—
30	<i>P. jackii</i>	um 800	Tierra templada	Immergrüner Höhen- oder Nebelwald
31	<i>P. gypsicola</i>	—	Tierra fria	Wechselfeuchter Höhenwald
32	<i>P. cyclosecta</i>	—	Tierra fria	Wechselfeuchter Höhenwald
33	<i>P. moranensis</i>	1500—3800	Tierra fria-helada	Eichen-Kiefern-Bergwald
34	<i>P. colimensis</i>	500—2600	Tierra templada-fria	Eichen-Kiefern-Bergwald
35	<i>P. macrophylla</i>	1800—2500	Tierra fria	Eichen-Kiefern-Bergwald
36	<i>P. oblongiloba</i>	—	Tierra fria	Eichen-Kiefern-Bergwald
37	<i>P. vallisneriifolia</i>	1500—1700	montan	Mediterraner Schluchtwald
38	<i>P. longifolia</i>	400—2200	montan-subalpin	Mediterraner Schluchtwald
39	<i>P. nevadensis</i>	2400—3000	alpin-nival	Alpine Flachmoore
40	<i>P. corsica</i>	900—2400	montan-alpin	Alpine Flachmoore
41	<i>P. leptoceras</i>	1100—3000	alpin	Alpine Flachmoore
42	<i>P. grandiflora</i>	600—2400	montan-subalpin	Alpine Flachmoore
43	<i>P. balcanica</i>	1900—2400	alpin	Alpine Flachmoore
44	<i>P. vulgaris</i>	(0)—600—900—2300	montan-subalpin	Flachmoore
45	<i>P. macroceras</i>	—	—	Subarktische Feuchtwiesen
46	<i>P. villosa</i>	0— 750	planar-montan	Subpolare Heiden, Tundren

b) Die vertikale Verbreitung:

Von den 46 Arten der Gattung finden sich 36 (= 78,1%) in Höhen über 800 m. Auf die planare Stufe beschränkt sind 10 Arten (= 21,9%; Tab. 3, S. 43). *P. alpina* steigt im Himalaja bis zu 4100 m auf, *P. calyptrata* erreicht in den andinen Páramos die gleiche Höhe, und *P. elongata* wurde noch bei 4000 m gefunden. *P. involuta* scheint bei 3800 m in den andinen Yungas ihre Gipfelhöhe zu erreichen, ebenso *P. moranensis* in Mexiko, während *P. nevadensis* in der südspanischen Sierra Nevada und *P. leptoceras* in den Alpen in 3000 m Höhe beobachtet worden sind.

Die meisten der alpinen Sippen steigen nie tiefer als etwa auf eine Höhe um 1100 m (*P. leptoceras*) hinab. Nur *P. alpina* kommt im subarktischen Teilareal auch in Meereshöhe vor.

Die Regionen zwischen den Wendekreisen beherbergen 22 Arten (= 47,7%), von denen nur zwei in den tiefliegenden Savannen der westlichen Küstengebiete Kubas zwischen 0 und 200 m Höhe siedeln.

In den Tropen und Subtropen ist *Pinguicula* im allgemeinen eine ausgeprägte Gebirgspflanze. Lediglich die 6 tropennah verbreiteten Arten des Coastal-Plain-Areals bewohnen wie die beiden kubanischen Tieflandsippen die Küstenebenen.

Von den 16 eurasiatischen Arten sind 14 vorwiegend an Bergländer gebunden, und nur zwei können als typische Tieflandsippen angesprochen werden (Tab. 3, S. 43).

Beträchtlich ist die Vertikalamplitude bei *P. alpina* (siehe oben S. 44). Nicht weit nach steht ihr die von *P. vulgaris*. Das „gemeine“ Fettkraut kommt in der subalpinen Stufe noch in 2000 m Höhe vor, steigt aber im atlantischen und subarktischen Teilareal bis auf Meereshöhe hinab. *P. hirtiflora* besiedelt in Italien die Wände feuchter Grotten auf Meeresebene, im Pindusgebirge dagegen findet sie sich noch in 1950 m Höhe. Ähnlich große Vertikalamplituden zeichnen *P. calyptrata* und *P. moranensis* aus (Abb. 19, S. 50).

Im Subgenus *Temnoceras*, in den Sektionen *Orcheosanthus*, *Homophyllum*, *Discoradix*, *Heterophyllum* und *Cardiophyllum* gibt es überhaupt keine Tieflandsippen. Fast nur Tieflandsippen finden sich in der Sektion *Isoloba*.

Die Gebirgssippen der subtropischen Bergländer Mexikos und Zentralamerikas sind vorwiegend in den mesophytischen Kiefern-Eichen-Mischwäldern der Tierra Templada oder in den immergrünen Nebel- und Höhenwäldern der Tierra Fria zu Hause. In den südamerikanischen Tropen werden die über der Waldgrenze gelegenen Páramos und Yungas der Tierra Helada (Tab. 3, S. 43) bevorzugt, und im chilenischen Teilareal sind es die Hochmoore und Rieselfluren in den patagonisch-feuerländischen Regenwäldern, die Vertreter des Geschlechtes beherbergen.

Reich an Pinguikeln sind die Flachmoore, Schneetälchen und Quellhorizonte der subalpinen bis nivalen Stufen oder auch die tropfwasser-feuchten Felswände in den montan-subalpinen Mischwaldstufen Eurasiens.

Die neuweltlichen Tieflandsippen kommen in Kiefern-Savannen, den „pine-flatwoods“ oder „pine-barrens“ vor, während *P. villosa* für Zwergstrauchmoorsiedlungen der Tundra und *P. lusitanica* für die atlantischen Heiden charakteristisch sind.

Die Gattung *Pinguicula* enthält überwiegend Vertreter, deren Heimat die mittleren und höheren Lagen der Gebirge sind. Die Beschränkung von Tieflandsippen auf eng umschriebene systematische Gruppen — Sect. *Isoloba* und Sect. *Nana* — ist für die Sippengeschichte von beträchtlicher Bedeutung.

c) Arealform und Geoelement:

Im Anschluß an MEUSEL (1962) und WALTER (1954) gebe ich eine Übersicht über die innerhalb der Gattung *Pinguicula* auftretenden Arealformen und Geoelemente (Tab. 4, S. 45—46).

Tab. 4. Übersicht über Arealformen und Geoelemente.

Arealgröße	Art	Arealform	Geoelement	
1. Arten mit sehr ausgedehnten Arealen	<i>P. vulgaris</i>	$\begin{pmatrix} sm \\ mo \end{pmatrix}$ -temp-b-arct · oz 1—3 Amerika, Europa, Westasien	boreal-(amphi-atlantisch)	
	<i>P. alpina</i>	temp-b-arct · oz 1—3 alp Europa, Asien	arktisch-(altaisch-)alpisch	
	<i>P. villosa</i>	b-arct · oz 1—3 (disj.) circpol coll	arktisch	
2. Arten mit mäßig ausgedehnten Arealen	<i>P. lusitanica</i>	(m)-sm-temp-b · oz 1 Europa	atlantisch-(hibernisch-kantabrisch-lusitanisch)	
	<i>P. lilacina</i>	boreostrop · oz 1—2 alp Zentralamerika	karibisch-(mexikanisch-zentralamerikanisch)	
	<i>P. heterophylla</i>	boreostrop · oz 1—2 alp Zentralamerika	karibisch-(mexikanisch)	
	<i>P. parvifolia</i>	boreostrop · oz 1—2 alp Zentralamerika	karibisch-(mexikanisch)	
	<i>P. hirtiflora</i>	sm · oz 1—2 mo Europa	submediterran-(italo-balkanisch)	
	<i>P. crenatiloba</i>	boreostrop · oz 1—2 mo Zentralamerika	karibisch-(mexikanisch-zentralamerikanisch)	
	<i>P. elongata</i>	trop · oz 1—2 alp Südamerika	andisch-(venezolanisch)	
	<i>P. calyptrata</i>	trop · oz 1—2 alp Südamerika	andisch-(ekuatorianisch)	
	<i>P. involuta</i>	austrostrop · oz 1—2 alp Südamerika	andisch-(peruanisch)	
	<i>P. chilensis</i>	antarct · oz 1—2 alp Südamerika	subantarktisch-andisch-(chilenisch)	
	<i>P. antarctica</i>	antarct · oz 1 mo Südamerika	antarktisch-(patagonisch-feuerländisch)	
	<i>P. variegata</i>	b-arct · oz 1—3 mo Ostasien	arktisch-(ostsibirisch)	
	<i>P. moranensis</i>	boreostrop · oz 1—2 alp Zentralamerika	karibisch-(mexikanisch-zentralamerikanisch)	
	<i>P. longifolia</i>	sm · oz 2—3 mo-subalp Europa	submediterran-(pyrenäisch-alpisch-appenninisch)	
	<i>P. grandiflora</i>	temp · oz 1—2 mo-alp Europa	atlantisch-(hibernisch-kantabrisch-pyrenäisch-alpisch)	
	<i>P. balcanica</i>	sm · oz 2—3 alp Europa	submediterran-(illyrisch-balkanisch)	
	<i>P. macroceras</i>	$\begin{pmatrix} temp \\ mo \end{pmatrix}$ -b-(arct) · oz 1—2 mo NO-Asien, NW-Amerika	beringisch-(japanisch-aleutisch-nordwest-amerikanisch)	
	3. Substenochore Arten	<i>P. pumila</i>	m · oz 1 O-Nordamerika	atlantisch-(südost-nordamerikanisch)
		<i>P. lutea</i>	m · oz 1 O-Nordamerika	atlantisch-(südost-nordamerikanisch)
		<i>P. caerulea</i>	m · oz 1 O-Nordamerika	atlantisch-(südost-nordamerikanisch)
<i>P. vallisnerifolia</i>		m- $\begin{pmatrix} sm \\ mo \end{pmatrix}$ · oz 1—2 mo Europa	submediterran-(iberisch)	
<i>P. leptoceras</i>		sm- $\begin{pmatrix} temp \\ alp \end{pmatrix}$ · oz 1—3 alp Europa	alpisch	
<i>P. oblongiloba</i>		boreostrop · oz 1—2 alp Zentralamerika	karibisch-(mexikanisch)	

[Noch Tab. 4]

Arealgröße	Art	Arealform	Geoelement
4. Stenochore Arten	<i>P. planifolia</i>	m · oz 1 Ostamerika	atlantisch-(südost-nordamerikanisch)
	<i>P. ionantha</i>	m · oz 1 Ostamerika	atlantisch-(südost-nordamerikanisch)
	<i>P. primuliflora</i>	m · oz 1 Ostamerika	atlantisch-(südost-nordamerikanisch)
	<i>P. agnata</i>	boreostrop · oz 3 mo-alp Zentralamerika	karibisch-(mexikanisch)
	<i>P. albida</i>	boreostrop · oz 1 Zentralamerika	karibisch-(kubanisch)
	<i>P. filifolia</i>	boreostrop · oz 1 Zentralamerika	karibisch-(kubanisch)
	<i>P. benedicta</i>	boreostrop · oz 1 Zentralamerika	karibisch-(kubanisch)
	<i>P. lignicola</i>	boreostrop · oz 1 mo Zentralamerika	karibisch-(kubanisch)
	<i>P. cladophila</i>	boreostrop · oz 1 mo Zentralamerika	karibisch-(hispaniolisch)
	<i>P. acuminata</i>	boreostrop · oz 1—2 alp Zentralamerika	karibisch-(mexikanisch)
	<i>P. crystallina</i>	m · oz 1 alp Europa	mediterran-(zyprisch)
	<i>P. ramosa</i>	sm · oz 1 alp Ostasien	japanisch
	<i>P. jackii</i>	boreostrop · oz 1 alp Zentralamerika	karibisch-(kubanisch)
	<i>P. gypsicola</i>	boreostrop · oz 2—3 alp Zentralamerika	karibisch-(mexikanisch)
	<i>P. cyclosecta</i>	boreostrop · oz 1—2 alp Zentralamerika	karibisch-(mexikanisch)
	<i>P. imitatrix</i>	boreostrop · oz 1—2 alp Zentralamerika	karibisch-(mexikanisch)
	<i>P. colimensis</i>	boreostrop · oz 1—2 alp Zentralamerika	karibisch-(mexikanisch)
	<i>P. macrophylla</i>	boreostrop · oz 1—2 alp Zentralamerika	karibisch-(mexikanisch)
	<i>P. nevadensis</i>	m · oz 2 alp Europa	mediterran-(iberisch)
	<i>P. corsica</i>	sm · oz 1 alp Europa	submediterran-(korsisch)

## 2. Areal und Merkmal

Von großer Bedeutung für die Analyse der sippengeschichtlichen Prozesse ist die Merkmalsgeographie (SCHWARZ 1936). Sie gibt uns Tatsachenmaterial in die Hand, das uns erlaubt, die Fragen nach dem Entwicklungszentrum einer Sippe und den Phasen der Arealbildung zu beantworten.

In der Gattung *Pinguicula* tritt eine Reihe von Merkmalen in den Vordergrund, die geeignet erscheinen, die Gattung natürlich zu gliedern (CASPER 1963b; vgl. auch S. 60). Ich habe sie im folgenden zusammengestellt (Tab. 5, S. 47).

- A Krone fünfteilig, Tubiflorie betont; Kronlappen untereinander ± gleich gestaltet.
- B Krone deutlich zweilippig; Kronunterlippe betont, ihre Lappen in Form und Größe untereinander ± gleich gestaltet.
- C Krone deutlich zweilippig; Kronunterlippe betont, ihre Lappen in Form und Größe deutlich verschieden.
- D Kronlappen ganzrandig.
- E Kronlappen ausgerandet.
- F Farbkombination im Kronenbereich ohne Beteiligung von gelben Farbtönen.
- G Farbkombination im Kronenbereich unter Beteiligung von gelben Farbtönen.
- H Kronröhre zylindrisch, am Schlund meist trichterig erweitert.

- I Kronröhre deutlich trichterig.
- K Kronröhre ausgesprochen schief-konisch.
- L Gaumen kräftig entwickelt, mit Gaumenleiste.
- M Gaumen vorhanden, ohne Gaumenleiste.
- N Gaumen fehlend.
- O Sporn mit der Kronröhre einen  $\pm$  festen Winkel bildend, von ihr deutlich abgesetzt, meist kürzer als die Kronröhre.
- P Sporn in der Verlängerung der Kronröhre, meist etwa so lang oder länger als sie und schmaler.
- Q Sporn in der Verlängerung der Kronröhre, meist etwa so lang oder kürzer als sie, allmählich schräg aus ihr hervorgehend, so daß ein mehr oder weniger stumpfer Winkel mit ihr gebildet wird.
- R Wuchsformtyp tropisch-heterophyll, ohne Winterknospenbildung.
- S Wuchsformtyp tropisch-homophyll, ohne Winterknospenbildung.
- T Wuchsformtyp temperiert-heterophyll, mit Winterknospenbildung.
- U Wuchsformtyp temperiert-homophyll, mit Winterknospenbildung.

Von diesen 20 als systematisch „wertvoll“ — auf dem Niveau der supraspezifischen Kategorien — ausgewählten Merkmalen sind 18 (= 90%) im Karibenraum und 15 (= 75%) im Mediterrangebiet konzentriert. Die Merkmalsballung in diesen Arealzentren fällt zusammen mit der Artenhäufung in den Mittelmeerräumen zu beiden Seiten des Atlantiks. Das bizentrische Gattungsareal (siehe S. 41) findet sein Gegenstück im bizentrischen Merkmalsareal.

Demgegenüber weisen sich die Verbreitungszentren Südamerika (9 = 45%) und Nordamerika (8 = 40%) durch beträchtlichen Merkmalschwund aus. Nordeurasien (13 = 65%) besitzt zwar eine relativ hohe Merkmalszahl, doch nur wenige Arten.

Tab. 5. Merkmalsgeographie.

Merkmal	Kariben-Raum incl. SO-USA	S-Amerika	Boreales N-Amerika (n. 36° N)	Mediterraneis	N-Eurasien incl. O-Asien
A	+	—	—	+	—
B	+	—	+	+	+
C	+	+	+	(—)	+
D	+	+	+	+	+
E	+	+	—	+	+
F	+	—	+	+	+
G	+	+	—	+	+
H	+	—	—	+	—
I	+	—	+	+	+
K	+	+	—	(—)	+
L	+	—	—	+	—
M	+	+	—	(—)	+
N	+	—	+	+	+
O	+	—	—	+	—
P	+	—	+	+	+
Q	+	+	—	(—)	+
R	+	+	—	—	—
S	+	+	—	+	—
T	—	—	—	+	—
U	—	—	+	+	+
Summe	18	9	8	15	13
Artenzahl	25	5	3	11	5

Dem karibischen Arealzentrum fehlen die Merkmale T und U: die beiden temperierten Wuchsformen, dem Mittelmeergebiet das Merkmal R: der tropisch-heterophylle Wuchsformtyp neben dem Merkmalskomplex CKMQ: der *Temnoceras*-Merkmalsformel. Allerdings lehnt sich das Subgenus *Temnoceras* mit der Südgrenze seines Verbreitungsgebietes — durch *P. alpina* verkörpert — eng an das Mittelmeerareal an (aus diesem Grunde habe ich in der entsprechenden Spalte der Tab. 5, S. 47, für diesen Merkmalskomplex die Minuszeichen in Klammern gesetzt). Auf jeden Fall sind die Unterschiede zwischen den beiden „mittelmeerischen“ Teilarealen hinsichtlich ihrer Merkmalsqualität nicht groß. In beiden Gebieten tritt der primitive tropische Wuchsformtyp (siehe S. 11)

auf. Quantitativ überwiegt der Karibenraum mit größter Arten- und Merkmalszahl (25 : 18) gegenüber dem Mittelmeergebiet (11 : 15). Er ist zweifellos ein primäres Entwicklungszentrum der Gattung *Pinguicula*, dem sich das europäische Zentrum eng anschließt.

Die Teilareale Nordeurasien (5 : 13), Nordamerika (3 : 8) und Südamerika (5 : 9) spielen als sekundäre Entwicklungsgebiete nur eine geringe Rolle. Die erheblichen Diskrepanzen zwischen Arten- und Merkmalszahlen in diesen Verbreitungsgebieten verraten eine erhebliche Heterogenität, die für mehrphasige Entwicklungsabläufe in diesen Regionen und darüber hinaus im gesamten *Pinguicula*-Areal spricht. Weitere Konsequenzen aus der Analyse der Merkmalsgeographie werde ich an anderer Stelle ziehen (siehe S. 66 ff.).

### 3. Areal und Umwelt

Die Arealgestalt ist das Ergebnis des Zusammenspiels innerer und äußerer Kräfte, das sich über große Zeiträume hinweg erstreckt.

Beschränken wir uns auf die Analyse derjenigen Faktoren, die gegenwärtig die Arealgestalt prägen und die Verbreitung der Sippen fördern oder hemmen, so erkennen wir, daß die Verteilung der Sippen im Raum in erster Linie durch physiographisch-klimatische und erst in zweiter Linie durch edaphische Gegebenheiten und die Konkurrenz bedingt ist.

*Pinguicula* als ausgesprochener Spezialist ist in dem Wechselspiel zwischen Pflanze und Umwelt von vornherein weitgehend festgelegt (siehe S. 40): ihre „Ausweichmöglichkeiten“ gegenüber Veränderungen des Milieus sind gering.

Ihr Areal überspannt alle Klimagürtel der Erde, wobei die Arten gehäuft in den Bereichen zwischen den Wendekreisen der Neuen Welt auftreten. Hier sind 22 Arten (= 47,7%) beheimatet, 6 überschreiten in Nordamerika 35° N nicht, und in Eurasien bleiben weitere 7 unter 43° N zurück und damit im Gebiete des Südteils der nördlich gemäßigten Zone. Rechnen wir zu dieser Gruppe noch die im antarktischen Waldgebiete vorkommenden *P. chilensis* und *P. antarctica* sowie die europäisch-atlantische *P. lusitanica*, so bevorzugen 38 Arten (82,5%) tropisch-subtropische oder diesen verwandte Klimate und nur 8 (= 17,5%) haben sich von ihnen gelöst.

Das aus der Analyse der horizontalen Verbreitung (siehe S. 41/42) erschlossene Bild von Klima und Areal ist unvollständig und ungenau. Warmfeuchte tropisch-subtropische Klimate besiedeln nur 24 Arten (= 52,1%), der Rest (22 Arten = 47,9%) ist an kühlfeuchte Klimate gebunden.

In diesen Zahlen drücken sich Stenohygie und Eurythermie aus. Sie sind die den Pinguikeln innewohnenden spezifischen Potenzen — ihre „Toleranz“ (Good 1931), ihre „ökologische Konstitution“ —, die es ihnen gestatten, praktisch alle Klimagürtel der Erde zu ihrer Wohnstätte zu machen.

Als Modellbeispiel für das Zusammenfallen der Arealbildung mit bestimmten Umweltsbedingungen mag die Verbreitung der Gattung in Südamerika dienen (Abb. 18, S. 49).

Den Andenzug von Kolumbien und Venezuela unter etwa 11° N bis nach Feuerland und Staten-Island unter etwa 56° S besiedeln 5 Arten des Subgenus *Temnoceras* Sect. *Ampullipalatum*: *P. elongata*, *P. calyptrata*, *P. involuta*, *P. chilensis* und *P. antarctica*. Die Ostgrenze bildet jeweils der Abfall der Kordilleren in die tropischen Tiefländer Brasiliens und Boliviens bzw. in die Steppengebiete Argentiniens. Alle Fundorte befinden sich innerhalb des schmalen Vegetationsgürtels, den die Pflanzengeographen den subtropischen bzw. montanen Regenwald nennen und der in sich die baumlosen andinen Hochregionen einschließt.

Zwischen 11° N und 16° S gehört das Areal der Tropenzone an, im Süden zwischen 37° S und 56° S befindet es sich innerhalb der südlich gemäßigten Zone. Im tropischen Teilareal besiedeln die Sippen die Páramos und Yungas, im antarktischen Regenwaldgebiet bewohnen sie offene, anmoorige und hochmoorartige, *Sphagnum*-reiche Standorte.

Von Nord nach Süd nimmt die vertikale Verbreitung allmählich ab. Steigen *P. elongata* und *P. calyptrata* noch in Höhen zwischen 2500 und 4000 m auf und erreicht *P. involuta* immerhin noch 3800 m, so bleibt *P. chilensis* bei etwa 2100 m zurück, und *P. antarctica* findet sich meist in Höhen zwischen 200 und 1200 m (Abb. 19, S. 50).

Morphologisch ähneln sich diese 5 Arten so sehr, daß sie — mit Ausnahme von *P. elongata* — von manchen Autoren als Varietäten einer einzigen Art betrachtet wurden (z. B. Cuatrecasas 1945). Sie bilden keine Winter-

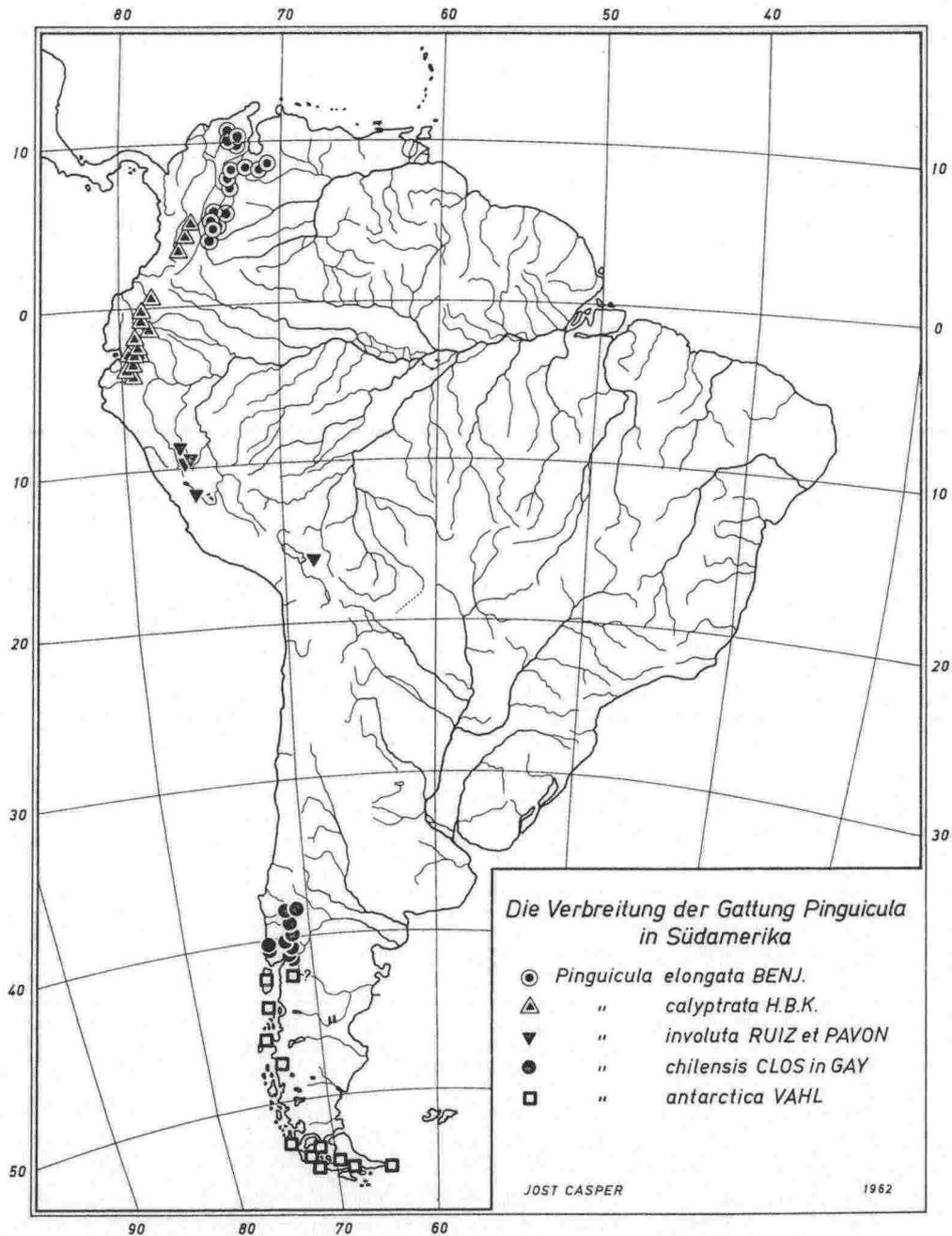


Abb. 18. Die Verbreitung der Gattung *Pinguicula* in Südamerika.

knospen aus, auch die nicht, die in die gemäßigte Klimazone vorstoßen. Die Beibehaltung der tropischen Wachstumsform unter den Bedingungen des gemäßigten Klimas ist ein augenfälliges Verhalten, das die südamerikanischen *Temnoceras*-Sippen scharf von denen der Nordhemisphäre scheidet (siehe S. 64), die Winterknospen bilden und dem temperierten Wuchsformtyp angehören.

TROLL (1959) wies nach, daß dem Klima in den Gebirgen der feuchten Tropen der Wechsel thermischer Jahreszeiten (Sommer und Winter) abgeht. Geringen Jahresamplituden der Temperatur stehen erhebliche Tageschwankungen entgegen: das Tropenklima ist ein Tageszeitenklima.

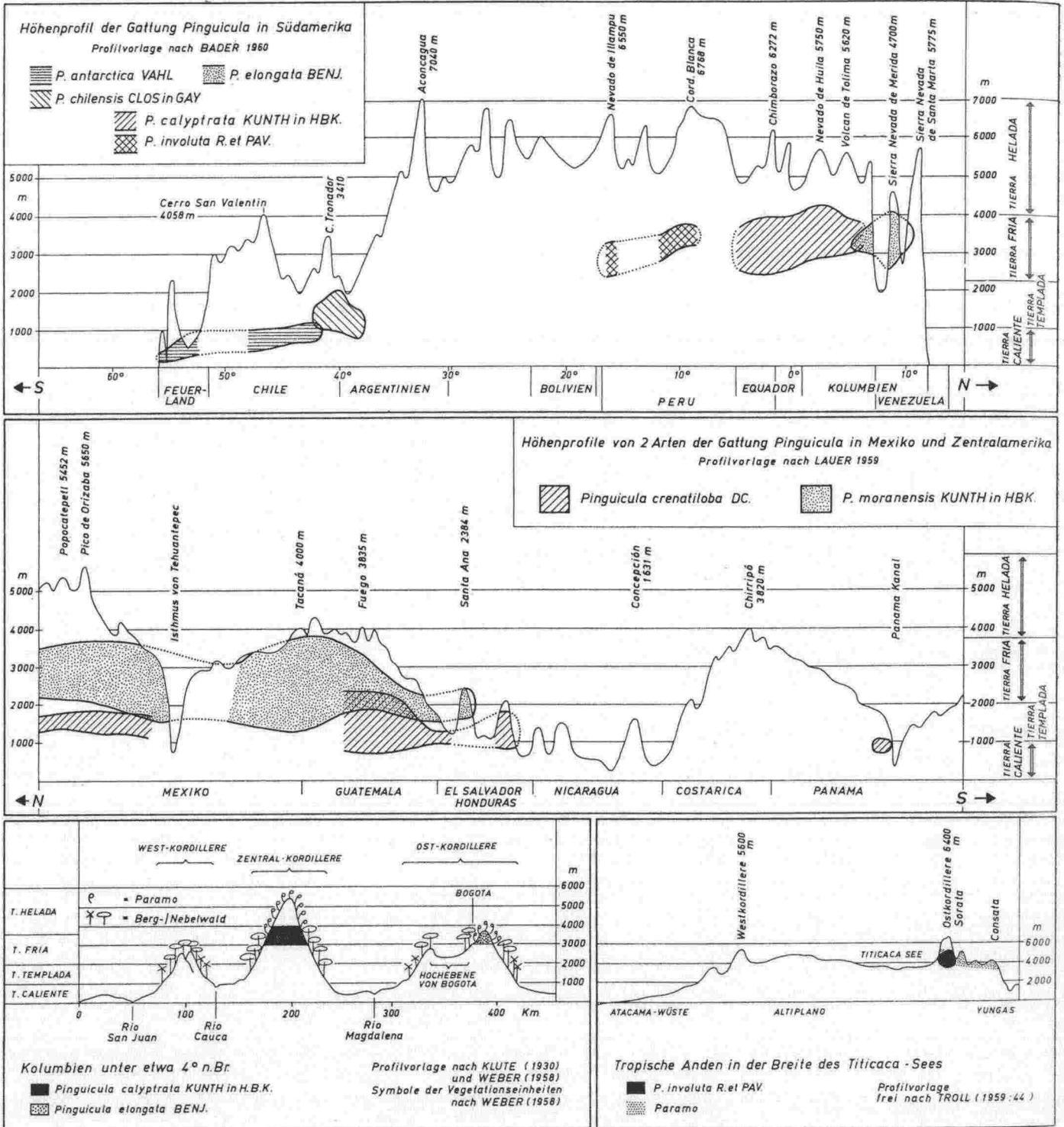


Abb. 19. Höhenprofile der Gattung *Pinguicula* in Südamerika, Zentralamerika und Mexiko.

In den Páramos, den baumfreien andinen Vegetationsgebieten, die DIELS (1937) „halb Heide, halb Moor“ nannte und in denen weder Frühling noch Herbst, weder Sommer noch Winter ausgeprägt sind (PENLAND 1941), herrscht ständige Oligothermie: alle Entwicklungsprozesse der Pflanzen spielen sich bei gefrierpunktnahen

Temperaturen ab (WEBER 1958, TROLL 1959). Kaum fühlbare Jahresschwankungen, mit zunehmender Höhe abnehmende tageszeitliche Schwankungen der Temperatur und häufige Fröste bei geringer Bodenfrosttiefe ermöglichen ein langsames, ununterbrochenes Wachstum bei gleichzeitig hoher Lebenserwartung. Diese Besonderheiten des Klimas sind in Verbindung mit gleichmäßigen Niederschlägen, hoher Bodenazidität, mächtiger Humusbildung und Torfmoorentwicklung für das „throughout-the-year-growth“ (PENLAND 1941) in den Páramos verantwortlich.

Das Klima Feuerlands zeichnet sich durch gleichmäßig verteilte, reichliche Niederschläge aus, die für eine hohe Luftfeuchtigkeit sorgen. Die Tagesschwankungen der Temperatur sind hoch, die jahreszeitlichen Schwankungen sehr gering. Das niedrige Temperaturniveau in Gefrierpunktnähe, häufige Fröste bei geringer Bodenfrosttiefe erlauben ein langsames, ununterbrochenes Wachstum gleich dem der Páramo-Pflanzen, so daß gewisse Sippen sogar im Winter zur Blüte gelangen (SCHENCK 1905).

Das hochozeanische antarktisch-feuerländische Klima ist dem der tropischen Páramos nahe verwandt (TROLL 1959).

Es kann daher nicht überraschen, daß die Pinguikeln der Sektion *Ampullipalatum* ihre tropische Wuchsform auch unter den Bedingungen des südlich gemäßigten Klimas beibehalten. *Biotop* und *Wuchsformtyp* bilden eine untrennbare Einheit. Nicht das niedrigere Temperaturniveau in den gemäßigten Klimazonen ist für die Bildung von Winterknospen und damit für die Ausprägung des temperierten Wuchsformtyps ausschlaggebend, sondern die radikale Unterbrechung aller Wachstums- und Entwicklungsprozesse, wie sie der Winter in der nördlich gemäßigten Klimazone erzwingt. Eine derartige Unterbrechung findet im Bereiche des Areal der Sect. *Ampullipalatum* an keiner Stelle statt (siehe S. 12).

In diesem Zusammenhange findet auch die große Areallücke zwischen 16° S und 37° S ihre einleuchtende Erklärung. Handelt es sich doch um ein Gebiet, das — unter dem Einfluß eines niederschlagsarmen, vom kalten HUMBOLDT-Strom verursachten Klimas — aus Halbwüsten und Wüsten, in den Hochlagen aus Trockensteppen (Puna) besteht, in dem sich keine den hygrophilen Pinguikeln zusagende Standorte befinden.

Die beiden Querprofile (Abb. 19, S. 50) zeigen anschaulich die mit zunehmender südlicher Breite sich verändernden Vegetationsverhältnisse, durch das parallele Vorkommen von Páramos und Pinguikeln symbolisiert. Das Profil unter 4° N weist sowohl in der Zentral- als auch Ostkordillere Páramos und dementsprechend Fettkräuter aus. Das Profil unter 16° S (Titicaca-See) zeigt Páramos und Pinguikeln auf die Ostkordillere beschränkt. Die Westkordillere wird am Westabhang durch die Atacama-Wüste begrenzt, der Altiplano ist von einer Trockenpuna bedeckt, deren Feuchtigkeitsverhältnisse der Existenz der Pinguikeln abträglich sind.

So bestätigt sich am Beispiele der Gattung *Pinguicula* die klassische These GRISEBACH's (1872), daß die alpine Flora der äquatorialen Anden mit der Feuerlands verwandt sei und den gleichen Vegetationstyp verkörpere, bedingt durch die Gleichartigkeit der Klimate und nur dadurch unterschieden, daß die identischen Typen nach Süden zu immer tiefer hinabsteigen.

#### 4. Areal und Zeit

Die aktuellen Faktoren, die die Arealbildung beeinflussen, erklären nicht die besonderen Züge der Verteilung der Arten. Hinter der gegenwärtigen Arealgestalt „verbirgt“ sich gleichsam ein historisches Moment, die Kategorie *Zeit*. Das vielfältige Wechselspiel zwischen den der Pflanze innewohnenden Potenzen und den spezifischen Umweltbedingungen, eingebettet in größere, schwer über- und durchschaubare Zeiträume, hat die Arealgestalt geprägt. In diesem Sinne ist das Verbreitungsgebiet einer Sippe, anschaulich gemacht in Form einer zweidimensionalen Arealkarte, zu verstehen als ein vielschichtig-mehrphasiges Raum-Zeit-Gefüge.<sup>7</sup>

Am besten gewinnen wir einen Zugang zu den historischen Gegebenheiten, wenn wir die einzelnen Teilareale gesondert besprechen. Zu diesem Zwecke werden sie in fünf Gruppen angeordnet: 1. das Westindien-Areal;

<sup>7</sup> In neuerer Zeit hat MEUSEL (1943) die historische Methode der Arealanalyse einer scharfen Kritik unterzogen. Ich halte eine Auseinandersetzung mit seiner Auffassung nicht mehr für notwendig, da mir aus seinen jüngsten Veröffentlichungen (MEUSEL 1953/54, 1959, 1960) hervorzugehen scheint, daß er selbst von ihr abgerückt ist: „Daneben spielen ... natürlich auch florensgeschichtliche Vorgänge eine Rolle“ (MEUSEL 1960: 165). Ich bin mir bewußt, daß die historische Arealbetrachtung der „Phantasie“ weiten Spielraum läßt. Auf sie zu verzichten, ist aber falsch: Sippe und Areal sind historische Größen!

2. das Mexiko-Zentralamerika-Areal; 3. das Coastal-Plain-Areal; 4. das Südamerika-Areal; 5. das Eurasien-Areal. Da das Eurasien-Areal bereits früher (CASPER 1962a) erörtert worden ist, soll es hier nur cursorisch behandelt werden.

a) Das Westindien-Areal:

Auf den Großen Antillen sind 6 *Pinguicula*-Arten beheimatet, 5 davon auf Kuba, eine Art auf Haiti. Zwei Arten sind — ein Sonderfall in der Gattung — Epiphyten, die im äußersten Osten Kubas (*P. lignicola* — Prov. Oriente: Moa, Baracoa) und im zentralen Gebirgsstock Haitis (*P. cladophila* — Cordillera Central) vorkommen (Abb. 20, S. 52).

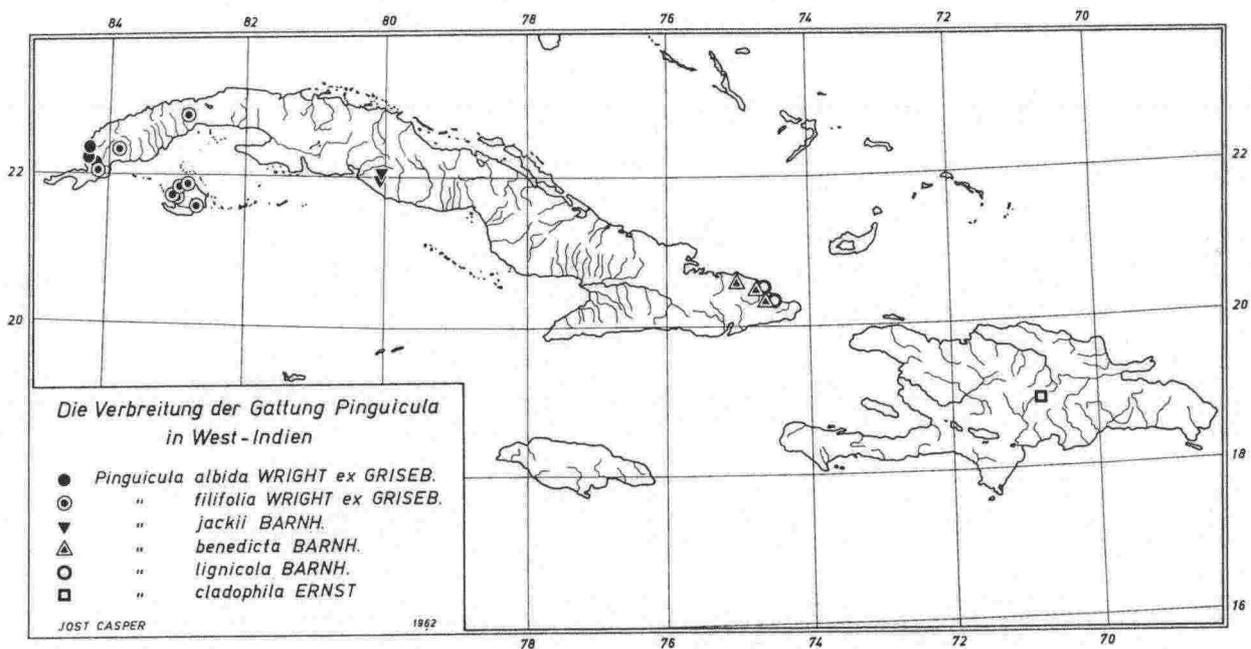


Abb. 20. Die Verbreitung der Gattung *Pinguicula* in Westindien.

Auf Kuba verteilen sich die Pinguikeln auf begrenzte Gebiete im Westen, Zentrum und Osten der Insel, die mit den bekannten Endemiten-Zentren identisch sind (ALAIN 1953). *P. filifolia* und *P. albida* bewohnen die „sabanas arenosas“ in Pinar del Rio und auf der kleinen Isla de Pinos, *P. jackii* ist bisher nur aus dem zentralen Bergmassiv mit seinen „sabanas serpentinosas“ bekannt, *P. lignicola* und *P. benedicta* siedeln auf den „terrenos de limonita“ der Provinz Oriente, wo 90% der Flora Endemiten sind (ALAIN 1953).

Trotz ihrer Zugehörigkeit zu verschiedenen Abstammungsgemeinschaften — 5 Arten gehören dem Subgenus *Isoloba*, *P. jackii* dem Subgenus *Pinguicula* an — repräsentieren alle Sippen den tropisch-homophyllen Wuchsformtyp. *P. jackii* ist der einzige tropisch-homophylle Typ innerhalb dieser artenreichen Untergattung überhaupt. Sein Areal ist von dem der übrigen westindischen Arten völlig geschieden. Seine nächsten Verwandten — die Sippen der Sect. *Orcheosanthus* — sind im mexikanisch-zentralamerikanischen Raume vertreten.

Die westkubanischen *Isoloba*-Vertreter *P. filifolia* und *P. albida* gehören zusammen mit *P. agnata* aus Mexiko zur Sektion *Agnata*. Ihr Areal ist von dem der übrigen *Isoloba*-Arten über 7,5 Längengrade hinweg getrennt. Die ostkubanischen Sippen haben mit *P. benedicta* einen morphologisch intermediären Typ entwickelt, der sowohl *Pinguicula*- als auch *Isoloba*-Merkmale besitzt. Obwohl sein Areal das der ebenfalls ostkubanischen *P. lignicola* überschneidet, ist es vertikal absolut geschieden: *P. lignicola* ist Epiphyt. Zusammen mit *P. cladophila* auf Haiti gehört *P. lignicola* der Sect. *Discoradix* an. Nahe Verwandte existieren nicht.

Der eigenständigen Merkmalsbildung und systematischen Sonderstellung der westindischen Pinguikeln entspricht die isolierte Arealbildung: alle westindischen Fettkräuter sind typische Endemiten. Der Endemitenreichtum Westindiens, besonders der Großen Antillen, ist ein oft erörtertes pflanzengeographisches Phänomen. 60% der etwa 6000 Blütenpflanzenarten Kubas, 50% der Haitis und Jamaicas sind Endemiten (ALAIN 1953, GOOD 1953).

Die Großen Antillen gehören dem alten zentralamerikanisch-westindischen Landkern an, der noch Chiapas, Guatemala, Britisch-Honduras, Honduras und N-Nicaragua umfaßt. Er geht auf eine spätmiozäne Orogenese zurück (SCHUCHERT 1935, MACHATSCHKEK 1955). Diese Landmasse zerbrach im Gefolge der Faltungsprozesse der Pliozän-Pleistozän-Periode. Das heutige Relief des Karibischen Raumes ist ein Produkt jener geologischen Epochen (VAUGHAN 1918, SCHUCHERT 1935, MACHATSCHKEK 1955). Die Haupterhebungen Kubas und Haitis sind pliozäner Abkunft.

Im Quartär gab es nie einen zusammenhängenden Antillenkontinent, höchstens hier und da vorübergehende und wechselnde interinsulare und insular-kontinentale Landverbindungen geringsten Ausmaßes. Die Herausbildung der gegenwärtigen Inselgeographie begann im Pliozän und wurde im Pleistozän vollendet. Langdauernde Isolationsperioden, verbunden mit größeren pleistozänen Überflutungen, die lediglich den NW-Teil der Provinz Pinar del Rio, das Bergmassiv von Santa Clara, die Sierra Maestra und wahrscheinlich auch die Moa-Baracoa-Region verschonten, haben die Sonderstellung der kubanischen Lebewelt, ihren hochgradig endemischen Charakter, hervorgebracht (SCHUCHERT 1935).

Im Grunde genommen schließt sich auch RUTTEN (1935) der Auffassung an, daß für eine „Einwanderung“ von Blütenpflanzen und Säugetieren von den zentralamerikanischen Landstrichen nach Westindien nur zwei geologische Epochen in Frage kämen: das obere Eozän und das frühe Pliozän.

Spätestens zur Zeit des alten zentralamerikanisch-westindischen Kontinents, im frühen Pliozän also, vielleicht aber auch schon im oberen Miozän, hat die Gattung *Pinguicula* den gesamten karibischen Raum an ihr zusagenden Örtlichkeiten besiedelt. Damals bereits müssen alle diejenigen Typen, die heute als Sektionen kategorisiert sind, ausdifferenziert gewesen sein, da nur so ihre heute scheinbar regellos disjunkte Verteilung im Gebiet erklärbar scheint: die unruhige geologische Geschichte des Gebietes, der ständige Wechsel von Faltungsperioden und Meerestransgressionen im späten Pliozän und Pleistozän führten zur Zersplitterung des ehemals geschlossenen Landkerns und damit auch zur Aufgliederung des ursprünglich  $\pm$  kontinuierlichen *Pinguicula*-Areal in isolierte Teil-Areale. Gleichzeitig ist diese Epoche die Periode der Evolution der heute die Großen Antillen besiedelnden Arten.

Das Vorkommen von *P. filifolia* auf der dem Südwesten Kubas vorgelagerten Isla de Pinos, die eine reduzierte Flora der Südwest-Region Kubas beherbergt (ALAIN 1953), könnte auf das Pleistozän zurückgehen, als die Inseln miteinander landfest verbunden waren (SCHUCHERT 1935), obwohl natürlich auch der Transport von Samen durch den Wind zur Ansiedlung der Art geführt haben könnte.

#### b) Das Mexiko-Zentralamerika-Areal:

In Mexiko sind 13 *Pinguicula*-Arten zu Hause, von denen 3 — *P. moranensis*, *P. lilacina* und *P. crenatiloba* — den Isthmus von Tehuantepec nach Süden überschreiten und entweder in den Gebirgen Guatemalas und El Salvadors — *P. lilacina* und *P. moranensis* — die Südgrenze ihres Areals erreichen oder erst — wie *P. crenatiloba* — am Isthmus von Panama haltmachen (Abb. 33, S. 112). Von den 10 lediglich Mexiko angehörenden Arten sind 7 streng stenochor, 3 — *P. oblongiloba*, *P. heterophylla* und *P. parvifolia* — substenochor verbreitet.

Zur Sektion *Orcheosanthus* gehören 7 Arten der mexikanisch-zentralamerikanischen Bergländer, 5 sind Vertreter des Subgenus *Isoloba*, das mit 3 Sektionen — *Agnata*, *Isoloba* (je eine Art) und *Heterophyllum* (4 Arten) — das Gebiet besiedelt, während das Subgenus *Temnoceras* nur eine Art — Sect. *Temnoceras* — in der Region aufzuweisen hat.

Enge Beziehungen zu anderen Arten oder Artengruppen des karibischen Raumes besitzen *P. lilacina* (Sect. *Isoloba*), deren Verwandte in den Coastal-Plains siedeln, und *P. agnata* (Sect. *Agnata*), die mit den westkubanischen Sippen *P. albida* und *P. filifolia* verwandtschaftlich verbunden ist. Die übrigen Arten sind morphologisch ziemlich verschieden und systematisch auf Sektionsebene isoliert.

Mexiko endet geologisch in Oaxaca, in den Niederungen des Isthmus von Tehuantepec (SCHUCHERT 1935, MACHATSCHKEK 1955). Die gegenwärtigen Hochgebirge entstanden im Gefolge der Hebungen und Blockfaltungen im späten Pliozän und Pleistozän.

Im Oligozän und mittleren Miozän waren Mexiko und Zentralamerika über den Isthmus von Tehuantepec hinweg landfest verbunden, vom oberen Miozän bis ins untere Pliozän aber durch die Isthmusüberflutung getrennt, die erst um die Wende vom oberen Pliozän zum Pleistozän endgültig wieder aufgehoben wurde. In der für unsere Betrachtung entscheidenden Periode des alten zentralamerikanisch-westindischen Landkerns — im oberen Miozän und unteren Pliozän — war der Isthmus von Tehuantepec offen.

Schon vorher — im mittleren Miozän also — müssen die Vorfahren der heute in Mexiko und auf den Großen Antillen verbreiteten, miteinander verwandten Sippen des Subgenus *Isoloba* im karibischen Raume beheimatet gewesen sein. Die Differenzierung in das mexikanische und westindische Teil-Areal setzte im oberen Miozän ein.

Das disjunkte Areal von *P. crenatiloba* mit seinen auffälligen Lücken am Isthmus von Tehuantepec und in der Nicaragua-Senke — unerklärlich auf Grund der gegenwärtigen physiographisch-klimatisch-edaphischen Verhältnisse — ist zweifellos alter Prägung (Abb. 33, S. 112; Abb. 19, S. 50). Es geht mindestens auf das mittlere Miozän zurück, als die zentralamerikanische Landbrücke bis zum Isthmus von Panama geschlossen war. Die heutige Zersplitterung hängt sicherlich mit den Miozän-Pliozän-Schwankungen in der Kariben-Region zusammen.

Etwa zur gleichen Zeit entstanden ist das Verbreitungsgebiet der *Orcheosanthus*-Gruppe. Nach der Trennung des zentralamerikanisch-westindischen Landkerns vom Festland und damit von Mexiko im oberen Miozän setzte die Ausdifferenzierung der *Orcheosanthus*-Arealtypen aus dem im mittleren Miozän bereits ausgeprägten Areal des Subgenus *Pinguicula* ein, dessen relativ einheitlich karibische Arealgestalt in ein kleines kubanisches Rest-Areal und ein größeres mexikanisches Teil-Areal geschieden wurde. Im Falle des „jungen“ *P. moranensis*-Areal vermochte es sich sekundär auszuweiten, indem um die Wende Plio-Pleistozän der wieder landfeste Isthmus von Tehuantepec nach Süden überschritten und damit ein Teil des alten Subgenus-Areal wieder in Besitz genommen werden konnte, während die „älteren“ *Orcheosanthus*-Typen in ihren mexikanischen Arealen „hängen“ blieben.

In ähnlicher Weise dürfte sich die Arealbildung auch bei *P. lilacina* abgespielt haben, die, durch die texanisch-mexikanische Halbwüsten- und Prärienregion vom Coastal-Plain-Areal und damit von ihren Verwandten getrennt, gleichfalls den Isthmus von Tehuantepec nach Süden in jüngerer Zeit zu überschreiten vermochte.

#### c) Das Coastal-Plain-Areal:

In diesem kleinen Verbreitungsgebiet zwischen 95° W und 78° W, das seinen ehemaligen Zusammenhang mit dem zentralamerikanisch-westindischen Gebiet nicht verleugnen kann, kommen nur 6 relativ nahverwandte Arten vor, die die Sect. *Isoloba* bilden. Eine Art — *P. pumila* — erreicht die Bahamas.

Von diesen Sippen scheinen *P. pumila* und *P. ionantha* wegen ihrer abweichenden Chromosomenzahl einen besonderen Entwicklungszweig darzustellen, obwohl sie morphologisch mit den übrigen Arten — *P. primuliflora*, *P. caerulea*, *P. lutea*, *P. planifolia* — eine Vielzahl von Merkmalen gemeinsam besitzen.

Schwerpunkt des Verbreitungsgebietes ist die Region um Tallahassee an der „Florida-Wurzel“, die als Landkern praktisch — unter Einbeziehung des Orange-Counties — seit dem Oligozän besteht und seit dem unteren Miozän bis heute ständig mit Mexiko verbunden ist. Die Hauptmasse Floridas ist erst in jüngster Zeit — Post-Pleistozän — besiedlungs„reif“ (SCHUCHERT 1935) geworden.

Eine direkte Verbindung Floridas mit Kuba und den übrigen Großen Antillen lehnt die Mehrzahl der Geologen ab. Ebenso wenig soll ein Zusammenhang mit den Bahamas, die im Pleistozän völlig untergetaucht und daher ohne jedes pflanzliche Leben waren, bestanden haben (SCHUCHERT 1935 — in dieser Teilfrage herrschen erhebliche Meinungsverschiedenheiten).

Das Coastal-Plain-Verbreitungsgebiet ist der nach Süden abgedrängte Rest eines alten *Isoloba*-Areal aus dem mittleren Miozän, das erst im Pliozän (?) vom mexikanisch-zentralamerikanischen Teil-Areal isoliert wurde.

Die Besiedlung der Bahamas durch *P. pumila* ist wegen der Unsicherheit der geologischen Befunde nicht eindeutig erklärbar (Wind, Vögel, Wellen?).

Die Arealbildung im nordkaribischen Raume stützt die These der Geologen, daß zumindest für die Zeit seit dem Pliozän eine Verbindung Florida-Kuba nicht bestanden hat, ja sie ist, wenn es sie überhaupt gab, für die Verbreitung der Gattung *Pinguicula* unerheblich gewesen. Verbreitung und Verwandtschaftsverhältnisse sprechen für eine Arealbildung rund um den Golf von Mexiko, aber nicht über ihn hinweg.

#### d) Das Südamerika-Areal:

Die ausführlichen Erörterungen über das Südamerika-Areal haben die strenge Gebundenheit der Pinguikeln an die andinen Regionen aufgezeigt (siehe S. 48). Die gegenwärtige Verbreitung steht offensichtlich in engstem Zusammenhange mit der Geschichte des Andenzuges selbst.

Die Andenauffaltung begann im Miozän und erreichte ihren Höhepunkt im Plio-Pleistozän (MACHATSCHEK 1955). Die Hauptbauzeit der Vulkane fällt in das Pleistozän (MEYER 1907).

Verbindungen Nord- und Südamerikas über die zentralamerikanische Landbrücke sind für das untere Eozän und für die Periode vom mittleren Pliozän bis zur Gegenwart nachgewiesen (RUTTEN 1935, SCHUCHERT 1935, MACHATSCHEK 1955), zwischen dem alten zentralamerikanisch-westindischen Landkern und Südamerika aber bereits seit dem oberen Miozän (SCHUCHERT 1935).

MEYER (1907), besonders intensiv aber DIELS (1937) und STEFFEN (1940) haben sich mit dem Problem der Herkunft der hochandinen Flora beschäftigt. In neuerer Zeit sind es besonders PENLAND (1941), WEBER (1958), LAUER (1959) und TROLL (1959) gewesen, die sich mit der Einwanderung der borealen Elemente nach Südamerika befaßt haben.

DIELS (1937: 40) umriß das Problem besonders klar: „In beiden Gebieten (Südamerika-Neuseeland — von mir hinzugefügt) nämlich gibt es unter den Oreophyten zahlreiche Gattungen, die eine sehr universale Verbreitung über die Erde aufweisen, über viele Länder zerstreut gefunden werden, aber nun gerade in den Anden und den australischen Gebirgen mit besonderer Stärke am Aufbau der Flora der baumfreien Zonen mitwirken. Von diesen so erfolgreichen Pflanzentypen sind nun fast alle auch in der Nordhemisphäre vertreten, z. B. *Ranunculus*, *Geranium*, *Epilobium*, *Cerastium*, *Viola*, *Plantago*, *Gentiana*, *Pinguicula*, *Galium*, *Valeriana*, *Senecio*, *Luzula*, mehrere Gattungen der Gramineen ... Sie bestätigen, daß die hochandine Flora der Hauptsache nach nicht der altamerikanischen Tropenflora entstammt, sondern aus weiterreichenden Wurzeln hervorgegangen ist.“ Im Pliozän sei eine starke Einwanderungswelle aus dem Norden nach Südamerika über Mittelamerika hinweggegangen. Diese „nordische Invasion“ habe erhebliche Kraft besessen und den ganzen Erdteil umfaßt. Sie sei von größter Bedeutung für die floristische Besiedlung der im Tertiär aufgefalteten Anden gewesen.

Es ist auffällig, daß in Südamerika nur Pinguikeln aus einem engen Verwandtschaftsbereich vorkommen, jene bereits an anderem Orte (siehe S. 48) erwähnten fünf Arten der Sektion Ampullipalatum. Offenbar erfaßte die „nordische Welle“ im Falle der Gattung *Pinguicula* eben nicht deren boreale Vertreter, die es damals vielleicht noch gar nicht in diesem Sinne gab (siehe S. 67), sondern nur diejenigen Typen, die im südlichen karibischen Raume, und zwar südlich des Isthmus von Tehuantepec im zentralamerikanisch-westindischen Landkern, siedelten. Die große Arealzersprengung im oberen Pliozän isolierte die Typen voneinander. Im Bereich der mittelamerikanischen Landbrücke blieben nur Vertreter des Subgenus *Temnoceras* zurück, das auch heute noch in diesem Gebiete das größte Areal einnimmt. Vielleicht sind die Vorfahren von *P. elongata*, dem nördlichsten Typ der Südamerikaner, bereits seit der Wende Miozän—Pliozän im venezolanischen Raume nördlich des tertiären Amazonas-Meeres zu Hause. Jedenfalls haben von der Möglichkeit, die durch die Andenauffaltung neu geschaffenen Lebensräume zu besiedeln, nur Sippen eines engen Verwandtschaftskreises Gebrauch gemacht, der karibischen Ursprungs ist.<sup>8</sup>

<sup>8</sup> LAUER (1959) hat auf die große Bedeutung des Nicaragua-Grabens für die Pflanzenwanderung aufmerksam gemacht. Er sieht in ihm eine wirksame Schranke für die Ausbreitung der Pflanzen sowohl in nördlicher als auch südlicher Richtung. Die Arealbildung innerhalb der Gattung *Pinguicula* steht nicht im Widerspruch zu seiner Auffassung, bestätigt sie aber nur insofern, als der gesamte zentralamerikanische Raum mit seinen Senkungsfeldern als bedeutende pflanzengeographische Barriere angesehen werden muß.

Das gegenwärtig disjunkte Andenareal ist ein Produkt der Eiszeiten (MEYER 1907, DIELS 1937). Die Wüstengebiete in der Region des Humboldt-Stromes sind präglazial überwunden worden: die Wüste Atacama besteht seit dem Tertiär. Sie war selbst zur Eiszeit arid bzw. semiarid.

AUER (1958) kam auf Grund seiner Untersuchungen über die Geschichte der Flora von Fuego-Patagonien zu dem Ergebnis, daß die gegenwärtig dort verbreiteten Arten bereits zwischen und vor den Eiszeiten existiert haben. Der feuerländisch-patagonische Regenwald ist präglazialer Herkunft.

Die Analyse des neotropischen Teilareals unter historischen Aspekten läßt folgende Schlußfolgerung zu: Der Raum um das Karibische Meer, heute im Norden begrenzt durch die Fall-Linie und die mexikanische Sonora, im Süden durch die kolumbisch-venezolanischen Andenkette, ist ein altes Arealzentrum der Gattung *Pinguicula*. Spätestens im mittleren Miozän haben sich in ihm die Areale der Sippen herauskristallisiert, die heute als Sektionen kategorisiert sind. Die Hauptentfaltungszeit der Artenareale fällt in das späte Pliozän.

#### e) Das Eurasien-Areal:

Das Eurasien-Areal ist das größte Areal der Gattung. Seine beträchtliche Ausdehnung verdankt es den drei Arten *P. vulgaris*, *P. villosa* und *P. alpina*, die — verschiedenen Formenkreisen entstammend — die Holarktis „erobert“ haben. Die übrigen eurasiatischen Sippen leben innerhalb enger Grenzen: in den Gebirgen am Nordrand des Mittelmeeres siedeln 11 Arten, zwei kommen in Ostasien vor, und eine Art hat im nordpazifischen Raume zusage Lebensbedingungen gefunden (siehe S. 176—179).

Für die historische Betrachtung ist die Verteilung der Sippen in der Mediterranregion von besonderer Bedeutung.

Ich habe bereits (siehe S. 36) auf die Verbreitung der Sippen des Subgenus *Pinguicula* in diesem Entwicklungszentrum hingewiesen und nachzuweisen versucht, daß die zytologischen Daten für ein relativ junges Alter des von *P. vulgaris* besiedelten borealen Teilareals sprächen, daß das eigentliche „mediterrane“ Arealzentrum dagegen im Tertiär entstanden sei.

Streng stenochor sind *P. nevadensis* (iberische Sierra Nevada), *P. corsica* (Korsika), substenochor *P. vallisneriifolia* (SO-Spanien) und *P. leptoceras* (Alpen-Apuanen). Areale von größerer Ausdehnung, häufig beträchtlich aufgesplittert, nehmen *P. longifolia* (Zentralpyrenäen, Causses, Alpes Maritimes, Apuanen, Abruzzen), *P. grandiflora* (SW-Irland, Asturien, Pyrenäen, Zentralmassiv, W-Alpen) und *P. balcanica* (Balkanhalbinsel) ein.

Morphologisch stehen sich diese Sippen sehr nahe und sind in der Sektion *Pinguicula* zusammengefaßt. Ihr Wuchsformtyp ist temperiert.

Ähnlich der Karibenregion ist das Mittelmeergebiet eine Zone unruhiger Vergangenheit. P. TERMIER (1912), KOSSMAT (1921), STILLE (1927), RICHTER (1939), FURON (1941), H. & G. TERMIER (1952), MACHATSCHEK (1955) u. a. haben ein detailliertes Bild von den ständigen Veränderungen in der Verteilung von Land und Meer, hervorgerufen durch orogenetische Prozesse, isostatische Krustenbewegungen und Meeresrestransgressionen, entworfen, so daß die Grundzüge der mediterranen Paläogeographie einigermaßen festliegen.

Die Analogien mit der geologischen Vergangenheit der Karibenregion sind frappierend. Der Grundstein für die heutige Geographie wurde im mittleren Miozän gelegt, als das frühtertiäre westmediterrane Kontinentalgebiet des Tyrrenis und der griechisch-ägäisch-kleinasiatische Festlandsblock zusammengebrochen waren. Die kurzfristigen Meeresregressionen im oberen Miozän wurden im Pliozän — wenigstens im westlichen Mittelmeerraum — abgelöst durch die erneute Fixierung der bereits im unteren und mittleren Miozän entstandenen Land-See-Verteilung (FURON 1941). Die Landkerne Pyrenäenhalbinsel, Zentralfrankreich, Westalpen, Italien, Balkanhalbinsel, Kleinasien behaupteten sich, Korsika, von Sardinien getrennt, hing über die Ligurenbrücke mit dem Festland zusammen, Zypern dagegen löste sich endgültig vom syrischen Festland.

Die gegenwärtigen Areale von *P. corsica*, *P. nevadensis*, *P. vallisneriifolia*, *P. longifolia* und *P. balcanica* gehen auf einen Verteilungstyp zurück, der spätestens im mittleren Miozän, als der Tyrrenis-Kontinent noch bestand, geprägt worden sein muß und der noch jetzt durch die Randlage der stenochoren Sippen *P. corsica* und *P. nevadensis* in seinem westlichen Teil begrenzt wird.

Aus diesem tertiären Areal, das den gesamten Nordrand des Mittelmeergebietes umfaßte, gliederten sich etwa im Pliozän, als das einheitliche Gebiet — in Zusammenhang mit den alpinen und dinarischen Auffaltungen — in Bewegung geriet, die Einzelareale aus, vornehmlich die, die gegenwärtig von den vikariant verbreiteten, tetraploiden Sippen der Sektion *Pinguicula* eingenommen werden.

In diese — sehr summarische — Vorstellung von den Arealbildungsprozessen im europäischen Mittelmeerraum fügen sich die Ergebnisse der Arealanalyse der *Isoloba*-Typen zwanglos ein, mit dem Unterschied, daß sie mindestens so alt wie die ältesten *Pinguicula*-Arealen vom Typ *P. corsica* sein müssen.

*P. lusitanica* besiedelt die atlantische Westküste Europas und mit einem östlichen Vorposten das Rhonedelta. Ihre nächsten Verwandten sind im Raume nördlich des Golfes von Mexiko heimisch.

*P. hirtiflora* und *P. crystallina* — beide nahverwandt und in der Sektion *Cardiophyllum* vereinigt — finden sich in der Ostmediterraneis, wobei *P. hirtiflora* sowohl in Süditalien als auch auf der Balkanhalbinsel zerstreut vorkommt, während *P. crystallina* ein Endemit Zyperns ist.

Das *Isoloba*-Areal ist sehr zerrissen. Die großen Lücken und die zytologischen Daten erweisen sein hohes Alter. Das streng ozeanische *P. lusitanica*-Areal ist der Rest eines altweltlich-westmediterranen *Isoloba*-Arealen frühmiozäner Prägung, das sich spätestens im mittleren Miozän bis nach Kleinasien ausgedehnt haben muß, um dann im Pliozän zu zerbrechen und sich in die disjunkten Teilareale der Gegenwart aufzulösen.

Das eben entworfene Bild von der Vergangenheit der *Pinguicula*-Arealen in Europa ist sehr skizzenhaft. Im einzelnen bleiben viele Fragen offen.<sup>9</sup> Bei Anlegen eines strengen Maßstabes lassen sich folgende Thesen vertreten.

Die Gattung *Pinguicula* ist in der Mittelmeerregion spätestens seit dem mittleren Miozän zu Hause. Damals bestanden bereits die Areale, die heute von den Sektionen eingenommen werden. Die Artareale entwickelten sich in zwei Etappen: das Gros bildete sich im oberen Pliozän aus, das Verbreitungsgebiet von *P. vulgaris* erhielt seine gegenwärtige Konfiguration im Gefolge der Eiszeiten.

#### f) Das Miozänareal der Gattung *Pinguicula*:

Die Arealentwicklung in den beiden Hauptverbreitungszentren der Gattung *Pinguicula* stimmt in ihren wesentlichen Zügen überein. In der Karibenregion und der europäischen Mittelmeerregion muß die Gattung mit ihren taxonomischen Haupttypen — den Sektionen — bereits im Miozän verbreitet gewesen sein. Hier wie dort schält sich die Masse der Artareale im Pliozän heraus.

Diese Übereinstimmung ist gewiß nicht zufällig. Sie deckt sich mit den Ergebnissen der taxonomischen Analyse.

In beiden Teilarealen sind — wenn auch in ungleichem Maße — alle taxonomischen Grundtypen — die Subgenera — vertreten. Die Merkmale sind etwa gleichmäßig verteilt (siehe S. 47).

Die Regionen um die Mittelmeere zu beiden Seiten des Atlantik haben einst eine gemeinsame und ± einheitliche *Pinguicula*-Flora besessen. Es bleibt uns nur übrig, eine landfeste Verbindung der beiden Arealzentren über die Nordatlantis für das Miozän zu postulieren. Ohne diese Annahme sind die gemeinsamen Züge der Arealbildung in der Neuen und Alten Welt nicht zu erklären.<sup>10</sup>

Die Gattung *Pinguicula* nahm im Miozän ein Areal ein, das noch heute von der Mehrzahl der Arten besiedelt wird. Es läßt sich geographisch etwa so umgrenzen: In der Neuen Welt bilden die kolumbisch-venezolanischen Bergketten die Südgrenze, die Nordgrenze wird im pazifischen Bereich durch die mexikanisch-kalifornischen Trockenräume gebildet, während an deren Ostrand und an der Atlantikküste das Verbreitungsgebiet weit nach Norden reicht und sich über die Nordatlantis bis ins atlantische Europa ausdehnt, wo es den Nordrand des Mittelmeergebietes — vor allem dessen Westteil — umgreift.

Dieses Areal ist nicht identisch mit dem Ursprungszentrum der Gattung überhaupt. Die historische Arealanalyse liefert wohl Hinweise auf die Verbreitung der Sippen seit dem Tertiär, sie kann aber nichts Endgültiges über den zeitlichen Ursprung der Gattung oder über deren alt- oder neuweltliche Herkunft aussagen.

<sup>9</sup> Weitere Einzelheiten finden sich bei den Analysen der Artareale im speziellen Teil.

<sup>10</sup> Gegen die Landbrückenhypothese wendet sich EINARSSON (1964). Ich kann mich jedoch zu einer „longe distance dispersal“-Theorie nicht bekennen.

## Inhaltsstoffe, Nutzen

### a) Inhaltsstoffe:

Das Enzym, das die Beutetiere aufschließt, ist „Pinguicula-Tryptase“ (DERNBY 1916/1917; siehe S. 37).

Die antiseptische Wirkung der *Pinguicula*-Extrakte beruht auf der Anwesenheit der Trans-Zimtsäure neben starken Phenolen (CHRISTEN 1961).

WIESNER (1927) fand ein Labenzym, auf das bereits GREEN (1893) hingewiesen hatte.

Saccharose, Schleime und gerbstoffähnliche Substanzen (Catechin?) kommen nach KEEGAN (1914) vor.

Eiweißkristalloide entdeckte RUSLOW (1881) in den Drüsenhaaren, zuckerfreien, aber Schleimstoffe enthaltenden Nektar STADLER (1876).

### b) Nutzen:

CLUSIUS (1583) wußte nichts von einer medizinischen Nutzung des Fettkrautes durch die österreichischen Hirten und Bauern, erfuhr aber von einem Londoner Arzt, daß die Pflanze in England, zu Sirup verarbeitet, Euterrisse bei Kühen heilen sollte.

Nach DALECHAMP (1586) sollte die zerstoßene „Wurzel“, auf das schmerzende Organ gelegt, bereits nach dreitägigem Gebrauch Ischias heilen, die aufgelegte zerriebene „Wurzel“ dagegen schmerzlindernd wirken.

CAMERARIUS (1588) kannte die Pflanzendroge als Wundmittel und als Gliedwasser.

RAY (1686) bezweifelte die Angaben DALECHAMP's und berichtete, daß die Leute in Wales aus dem Kraut einen Sirup als Purgans gewannen, daß darüber hinaus mit Krautextrakten Verschleimungen, Schnupfen und Leberleiden erfolgreich bekämpft werden könnten und daß die Weiber den Sirup gleich Gummi zum Haareflechten gebrauchten.

Über die eigentümliche Nutzung der Blätter zur Gewinnung der haltbaren Dick-, Zäh- oder Langmilch (Tätmiölk oder Sätmiölk) bei den Lappen — über frische Blätter wird eben gemolkene Milch geseiht — erging sich ausführlich LINNÉ (1737). Heute werden für diese Milchgerinnung nicht mehr irgendein Labenzym, sondern an den Blättern haftende Mikroben — Streptokokken, Milchsäurestäbchen, Hefezellen, *Oidium lactis* — verantwortlich gemacht (BERGER 1954).

Auf spezielle Nutzungsweisen deuten gewisse Volksnamen der Pflanze, so z. B. zittroch chrawt (Zitrocha = Impetigo), Geschwulstkraut oder Stiergras (MARZELL 1925).

CHRISTEN (1961) kennt folgende volksmedizinische Anwendungsweisen des Fettkrautes: „geheilt“ werden Wunden, Geschwülste, Zitrocha, Ischias, Tabes, Phthisis, Brust- und Lungenleiden, Lebererkrankungen, Magenleiden; Schmerzen werden gelindert, Verstopfungen beseitigt. „Zusammenfassend läßt sich sagen, daß zwar viele dieser alten Anschauungen und Vorstellungen über die Heilwirkung von *Pinguicula* allgemein auf Aberglauben beruhen, daß aber doch eine ganze Reihe von wertvollen, durch die heutige medizinische Forschung bestätigte Erfahrungen von der vortrefflichen Beobachtungsgabe des Volkes zeugt“ (CHRISTEN 1961: 92). Er konnte aus der Droge — Dialysate und Extrakte von *Pinguicula* werden zusammen mit *Drosera*-Präparaten industriell erzeugt und medizinisch verwendet — Trans-Zimtsäure isolieren und dadurch die antiseptischen Eigenschaften der Pflanze, aber auch ihre Wirksamkeit bei Magen-, Brust- und Lungenleiden, bei Phthisis und vor allem bei Pertussis erklären.

## Das natürliche System und die Entwicklungsgeschichte der Gattung *Pinguicula*

Die Bemühungen der Systematik gipfeln in dem Bestreben, die sippengeschichtlichen Zusammenhänge aufzudecken und damit das natürliche System der Organismenwelt bzw. einer Organismengruppe zu schaffen. Sie sind verknüpft mit der Suche nach der „Stammform“, nach dem „Typus“ oder der „phyletischen Gestalt“ einer Abstammungsgemeinschaft. Im Falle der Gattung *Pinguicula* lassen wir uns dabei von dem Gedanken

leiten, daß als „Maßstab“ für die Ermittlung der Stammbaumzusammenhänge der Merkmalskomplex Blüte dienen kann, da er keine oder nur unmerkliche funktionelle Abwandlungen erfahren hat. An ihm können die übrigen Merkmale gemessen werden (siehe S. 40).

a) Die Wertigkeit der Merkmale:

Der Merkmalskomplex Blüte wird ergänzt durch die taxonomisch „wertvollen“ Charaktere Wuchsformtyp, Chromosomenzahl, Lebensweise und Verbreitung. Sie sind — auf die Arten bezogen — in einer Tabelle (siehe S. 60) zusammengestellt<sup>11</sup> und in einem Schema (Abb. 21, S. 62) anschaulich gemacht worden, das auch die Merkmalsverknüpfungen verdeutlicht. Tabelle und Schema lassen in bestimmten Artengruppen gleichförmig wiederkehrende Merkmalskombinationen — durch „Formeltypen“ ausgedrückt — erkennen.

Formeltyp 1: „Isoloba“: Grundkörper A DE G H LN O.

Die Merkmalsformel umfaßt die Merkmale: Krone tubiflor mit ganzrandigen oder ausgerandeten Kronlappen, Blütenfärbung unter Beteiligung gelber Farbtöne, Kronröhre zylindrisch, Röhrenhaare in drei Streifen angeordnet, Gaumen vorhanden oder fehlend, Sporn  $\pm$  kurz, mit dem Tubus einen  $\pm$  festen Winkel bildend. 20 Arten besitzen diese Formel (Nr. 1—20 der Tabelle), die sich um die Sippen *P. pumila*, *P. agnata*, *P. lignicola*, *P. heterophylla* und *P. hirtiflora* scharen. Wesentliche Abweichungen vom Grundkörper weisen auf: *P. benedicta* — Merkmale B (Krone zweilippig), HI (Tubus mit Tendenz zur Trichterform) —, *P. hirtiflora* und *P. crystallina* — Merkmale B HI und P (Sporn in der Richtung des Tubus). Es handelt sich um „intermediäre“ Merkmalsbildungen (CASPER 1963 c), die zwar durchaus eigenwertig sind, aber trotzdem ihren Platz innerhalb des Formeltyps „Isoloba“ finden.

Der Formeltyp 1 erfährt eine Differenzierung in größere Gruppen durch die Hinzufügung der Merkmale Wuchsformtyp (R-S), Kronlappenform (A-B) und Gaumenbildung (L-M-N).

Formeltyp 1a „Isoloba s. s.“: A DE G H L O S — Arten 1—8

Formeltyp 1b „Agnata“: A D G H N O S — Arten 9—14;

unter Einschluß von *P. benedicta* F.-Typ 1b' — B D G HI N O S

Formeltyp 1c „Heterophyllum“: A D FG H N O R — Arten 15—18

Formeltyp 1d „Cardiophyllum“: B E G HI M P S — Arten 19—20

Formeltyp 2: „Temnoceras“: Grundkörper C E G K MN Q.

Die Merkmalsformel umfaßt die Merkmale: Krone zweilippig mit ungleichförmigen, ausgerandeten Kronlappen, Blütenfärbung unter Beteiligung gelber Farbtöne, Kronröhre schief-konisch, Röhrenhaare in drei Streifen angeordnet, Gaumen vorhanden oder — ganz selten — fehlend, Tubus allmählich in den kurzen, sackförmigen Sporn übergehend. 9 Arten besitzen diese Formel (Nr. 21—29 der Tabelle), die sich um die Sippen *P. crenatiloba*, *P. calyptrata* und *P. alpina* scharen. Abweichungen vom Grundkörper finden sich bei *P. crenatiloba* im Merkmal N — Gaumen angedeutet oder fehlend.

Der Grundkörper wird ergänzt durch die Merkmale R-S-U — die Wuchsformtypen —, wodurch der Formeltyp 2 folgende Gliederung erfährt:

Formeltyp 2a „Temnoceras“: C E G K (N) Q S — Art 21

Formeltyp 2b „Ampullipalatum“: C DE G K M Q S — Arten 22—26

Formeltyp 2c „Micranthus s. s.“: C E G K M Q U — Arten 27—29

Formeltyp 3: „Pinguicula“: Grundkörper D F I N P.

Die Merkmalsformel umfaßt die Merkmale: Kronlappen ganzrandig, Blütenfärbung ohne Beteiligung gelber Farbtöne, Kronröhre trichterig, gaumenlos, Röhrenhaare nicht in drei Streifen angeordnet, Sporn in der Richtung der Kronröhre, relativ lang. 17 Arten (Nr. 30—46 der Tabelle) entsprechen ihr. Sie scharen sich um die Sippen *P. jackii*, *P. moranensis*, *P. vulgaris* und *P. villosa*. Abweichungen vom Grundkörper finden sich nur bei *P. villosa* im Merkmal G — gelbe Farbtöne in der Blüte.

<sup>11</sup> Die Grundlage für die hier wiedergegebene Übersicht ist — von geringfügigen Änderungen abgesehen — die Tabelle 1 aus CASPER 1963 c. Jedem Merkmal ist ein Buchstabe zugeordnet. Eine bestimmte Merkmalskombination wird durch eine entsprechende Buchstabengruppe („Merkmalsformel“) ausgedrückt. Merkmal und Formel sind auf S. 46/47 erläutert.

Tab. 6. Merkmalsformeln.

Nr.	Art	Merkmalsformel								Chromosomenzahl
1	<i>P. lusitanica</i>	A	E	G	H	L	O	S	2n = 12	
2	<i>P. pumila</i>	A	D	G	H	L	O	S	2n = 22	
3	<i>P. lilacina</i>	A	DE	G	H	L	O	S	—	
4	<i>P. ionantha</i>	A	E	G	H	L	O	S	2n = 22	
5	<i>P. primuliflora</i>	A	E	G	H	L	O	S	2n = 32	
6	<i>P. planifolia</i>	A	E	G	H	L	O	S	2n = 32	
7	<i>P. caerulea</i>	A	E	G	H	L	O	S	2n = 32	
8	<i>P. lutea</i>	A	E	G	H	L	O	S	2n = 32	
9	<i>P. agnata</i>	A	D	G	H	N	O	S	—	
10	<i>P. albida</i>	A	D	G	H	N	O	S	—	
11	<i>P. filifolia</i>	A	D	G	H	N	O	S	—	
12	<i>P. benedicta</i>	B	D	G	HI	N	O	S	—	
13	<i>P. lignicola</i>	A	D	G	H	N	O	S	—	
14	<i>P. cladophila</i>	A	D	G	H	N	O	S	—	
15	<i>P. heterophylla</i>	A	D	FG	H	N	OP	R	—	
16	<i>P. acuminata</i>	A	D	FG	H	N	OP	R	—	
17	<i>P. parvifolia</i>	A	D	FG	H	N	OP	R	—	
18	<i>P. imitatrix</i>	B	D	FG	HI	N	OP	R	—	
19	<i>P. hirtiflora</i>	B	E	G	HI	M	P	S	2n = 16	
20	<i>P. crystallina</i>	B	E	G	HI	M	P	S	—	
21	<i>P. crenatiloba</i>	C	E	G	K	(N)	Q	S	2n = 16	
22	<i>P. elongata</i>	C	D	G	K	M	Q	R	—	
23	<i>P. calyptrata</i>	C	E	G	K	M	Q	S	—	
24	<i>P. involuta</i>	C	E	G	K	M	Q	S	—	
25	<i>P. chilensis</i>	C	E	G	K	M	Q	S	—	
26	<i>P. antarctica</i>	C	E	G	K	M	Q	S	—	
27	<i>P. alpina</i>	C	E	G	K	M	Q	U	2n = 32	
28	<i>P. variegata</i>	C	E	G	K	M	Q	U	—	
29	<i>P. ramosa</i>	C	E	G	K	M	Q	U	—	
30	<i>P. jackii</i>	B	D	F	I	N	P	S	—	
31	<i>P. gypsicola</i>	C	D	F	I	N	P	R	2n = 22	
32	<i>P. cyclosecta</i>	C	D	F	I	N	P	R	—	
33	<i>P. colimensis</i>	C	D	F	I	N	P	R	—	
34	<i>P. moranensis</i>	C	D	F	I	N	P	R	2n = 44	
35	<i>P. macrophylla</i>	C	D	F	I	N	P	R	—	
36	<i>P. oblongiloba</i>	C	D	F	I	N	P	R	—	
37	<i>P. vallisneriifolia</i>	B	D	F	I	N	P	T	—	
38	<i>P. longifolia</i>	B	D	F	I	N	P	T	2n = 32	
39	<i>P. nevadensis</i>	B	D	F	I	N	P	U	—	
40	<i>P. corsica</i>	B	D	F	I	N	P	U	2n = 16	
41	<i>P. leptoceras</i>	B	D	F	I	N	P	U	2n = 32	
42	<i>P. grandiflora</i>	B	D	F	I	N	P	U	2n = 32	
43	<i>P. balcanica</i>	B	D	F	I	N	P	T	2n = 32	
44	<i>P. vulgaris</i>	B	D	F	I	N	P	U	2n = 64	
45	<i>P. macroceras</i>	B	D	F	I	N	P	U	—	
46	<i>P. villosa</i>	B	D	G	I	N	P	U	2n = 16	

Der Grundkörper wird ergänzt durch die Merkmale B und C — Kronlappenform und -größe — sowie durch den Merkmalskomplex Wuchsformtyp: R-S-T-U.

- Formeltyp 3 a „Homophyllum“: B D F I N P S — Art 30  
 Formeltyp 3 b „Orcheosanthus“: C D F I N P R — Arten 31—36  
 Formeltyp 3 c „Pinguicula s. s.“: B D F I N P T U — Arten 37—45  
 Formeltyp 3 d „Nana“: B D G I N P U — Art 46

DE CANDOLLE (1844) ordnete von den ihm bekannten 32 Arten 4 seiner Sektion Orcheosanthus, eine Art der Sektion Brandonia, den Rest der Sektion Pionophyllum zu. Sektion Orcheosanthus entspricht unserem Formeltyp 3 b, Sektion Brandonia wird durch *P. lutea* — Formeltyp 1 a — verkörpert, Sektion Pionophyllum enthält die Mehrzahl der Arten und folglich so unterschiedliche Formeltypen wie z. B. „Isoloba s. s.“, „Ampullipalatum“ und „Pinguicula s. s.“. Sie umfaßt heterogene Typen, die miteinander nicht „verwandt“ sind.

BARNHART (1916) schied mit Recht die Sippen unseres Typs 1 a (A DE G H L O S) als eigenwertige Gruppe — Subgen. *Isoloba* — aus der DE CANDOLLE'schen Untergattung aus und zog die Sektion Brandonia ein,

indem er *P. lutea* folgerichtig der gleichen Abstammungsgemeinschaft zuwies. ERNST (1961) dagegen behielt die DE CANDOLLE'sche Sektion Pionophyllum — im wesentlichen im alten Umfange — bei, schloß sich aber BARNHART an, als er dessen Untergattung Temnoceras (*P. crenatiloba*) als Sektion übernahm. Ich führte die Gedankengänge BARNHART's weiter, indem ich auch den Formeltyp 2 (C E G K M N Q) aus der Sektion Pionophyllum entfernte und zusammen mit *P. crenatiloba* in der Untergattung Temnoceras vereinte. Die Sippen um *P. hirtiflora* ordnete ich dem Subgen. Isoloba bei — in Anlehnung an Gedankengänge SCHINDLER's (1907/08) —, da sie durch ihren Formeltyp 1 d sich der Gruppe um *P. pumila* nähern (CASPER 1962, 1963 c).

Damit verbleiben in der Sektion Pionophyllum — meine Sektion Pinguicula — nur die Formeltypen 3 c — *P. vulgaris* und Verwandte — und 3 d — *P. villosa* —, denen der Grundkörper D F I N P gemeinsam ist und die mit den Sippen um *P. jackii* — Formeltyp 3 a — und *P. moranensis* — Formeltyp 3 b — ähnliche Merkmalskombinationen besitzen.

Damit war eine Grundlage für eine natürliche Gattungsgliederung gewonnen, die die „Formeltypen“ taxonomisch den Kategorien Subgenus bzw. Sektion gleichsetzte und dementsprechend bewertete (CASPER 1963 c).

ERNST (1961) hatte darauf verzichtet, seine riesige Sektion Pionophyllum zu gliedern, wies aber darauf hin, daß leicht drei Hauptgruppen zu unterscheiden seien, wenn man das Merkmal Gaumen berücksichtigte. Er gliederte drei Gruppen aus:

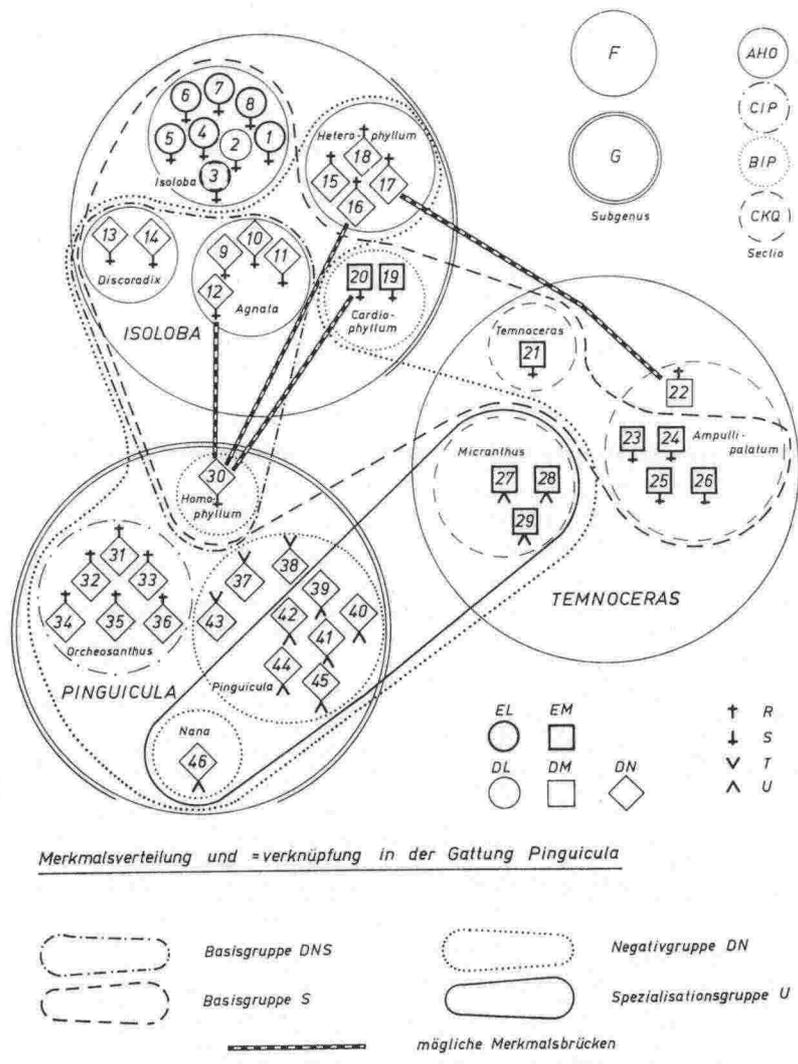
- Gruppe 1: kein Gaumen (Merkmal N)
- Gruppe 2: Gaumen ohne Gaumenleiste (Merkmal M)
- Gruppe 3: Gaumen mit Gaumenleiste (Merkmal L)

Würde die ERNST'sche Gruppierung konsequent durchgeführt, so müßten zu seiner Gruppe 1 — Negativgruppe N des Schemas (Abb. 21, S. 62) — die Formeltypen 1 b, 1 c, 2 a, 3 a, 3 b, 3 c und 3 d gerechnet werden. So unterschiedliche Sippen wie *P. agnata* und *P. lignicola* auf der einen und *P. moranensis* und *P. vulgaris* auf der anderen Seite würden eine „Abstammungsgemeinschaft“ bilden. Es ist sehr schwer, die „Natürlichkeit“ oder „Unnatürlichkeit“ von Artengruppen zu beurteilen, die auf das Fehlen bestimmter Charaktere gegründet sind (Negativgruppen REMANE's 1952). In unserem Falle werden die Schwierigkeiten noch dadurch vermehrt, daß die Negativgruppe N gleichzeitig eine Basisgruppe zu sein scheint; es gibt Gründe für die Annahme, daß der Gaumen eine „späte“ Erwerbung der Gattung ist (ERNST 1961; vgl. auch S. 66). Auf keinen Fall ist das Merkmal Gaumen in einer so heterogenen Gruppe wie der ERNST'schen Sektion Pionophyllum ein natürliches Einteilungsprinzip. Innerhalb niederer Kategorien — z. B. den Sektionen meiner Fassung — ist es allerdings von großer Bedeutung.

Gleichfalls „unnatürlich“ wäre ein System, das sich auf die Verteilung bestimmter Primitivmerkmale in der Gattung stütze. So könnte eine Basisgruppe D-N-S (Abb. 21, S. 62) — Kronlappen ganzrandig, Gaumen fehlend, Wuchsformtyp tropisch — die Formeltypen 1 b, 1 c und 3 a umfassen, d. h. die Arten um *P. agnata* und *P. jackii*, wobei die „intermediäre“ *P. benedicta* als „Merkmalsbrücke“ dienen könnte. Doch selbst wenn man zugäbe, daß der Formeltyp der *P. benedicta* ein „Modell“ für die Entwicklung des Formeltyps „Homophyllum“ aus dem Formeltyp „Agnata“ oder umgekehrt lieferte, so sind die trennenden Merkmale doch so stark, daß an eine taxonomische Einordnung der *P. jackii* in die Sektion Agnata überhaupt nicht zu denken ist. Das heutige Merkmalsverteilungsbild hat sich eben schon zu weit von dem der Ausgangstypen entfernt.

Die im Schema (Abb. 21, S. 62) angedeuteten Verknüpfungen durch das Merkmal S — Wuchsformtyp tropisch-homophyll, ein Primitivmerkmal — führten in letzter Konsequenz dazu, die Formeltypen 1 a, 1 b, 1 c, 1 d, 2 a, 2 b und 3 a in einen Topf zu werfen. Sippen wie *P. lutea*, *P. agnata*, *P. lignicola*, *P. hirtiflora*, *P. crenatiloba*, *P. calyptrata* und *P. jackii* müßten in eine einzige Kategorie eingeordnet, verwandte Arten wie *P. elongata* und *P. calyptrata* dagegen getrennt werden.

Als Beispiel einer Spezialisationsgruppe habe ich die Verknüpfung durch das Merkmal U — Wuchsformtyp temperiert-homophyll — gewählt (Abb. 21, S. 62). Dabei werden *P. alpina*, *P. vulgaris* und *P. villosa* miteinander vereint, die *P. vulgaris* relativ nahestehenden Arten *P. balcanica* oder *P. vallisneriifolia* dagegen voneinander geschieden.



Merkmalverteilung und -verknüpfung in der Gattung *Pinguicula*

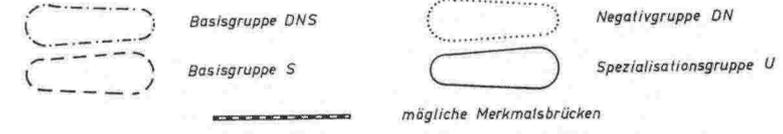


Abb. 21. Merkmalverteilung und -verknüpfung in der Gattung *Pinguicula*.

Die angeführten Beispiele zeigen, daß jeder Versuch, durch Bevorzugung eines einzigen Merkmals oder eines charakterarmen Merkmalskomplexes zu einer natürlichen Ordnung der Arten zu gelangen, scheitern muß. Ich habe deshalb versucht, Merkmalskomplexe und Merkmalstendenzen zu erschließen, die eine begründete Gattungsgliederung erlauben (CASPER 1963 c). Ich glaube, sie in jenen Komplexen gefunden zu haben, die durch die Merkmalsformeln symbolisiert werden. Dabei will ich Merkmal im weitesten Sinne des Wortes verstanden wissen — unter Einbeziehung solcher Charaktere wie Standort, geographische Verbreitung, zytologische Verhältnisse usw. Merkmal ist letztlich alles, was mit dem Organismus in irgendeiner Weise zusammenhängt. Jedes Merkmal ist systematisch wichtig. Es kommt darauf an, ihm seinen gebührenden Platz und Rang zuzuweisen (CASPER 1963 b).

Freilich ist der Mangel ausreichender zytologischer Daten deutlich spürbar, vor allem dann, wenn es um die natürliche Umgrenzung der höheren Kategorien geht. Während die Gliederungen auf der Ebene der Sektion einigermaßen natürlich sein und die Sektionen selbst echte Sippen repräsentieren dürften, kann dies von der Kategorie der Untergattung nicht in gleichem Maße behauptet werden. Vielleicht werden künftige zytologische Untersuchungen eine Revision der hier vorgetragenen Konzeption der Untergattung notwendig machen (vgl. die ähnlich gelagerten Verhältnisse bei *Cyclamen*; SCHWARZ 1964).

b) Übersicht über die Sippen oberhalb der Art:

A. Kräuter mit tropischem Wuchsformtyp; Krone fünfteilig, selten zweilippig, mit untereinander  $\pm$  gleichförmigen Kronlappen, die durch Einschnitte  $\pm$  tief geteilt oder ausgerandet oder auch ganzrandig sein können. An der Färbung der Krone sind gelbe Farbtöne beteiligt. Die Kronröhre ist zylindrisch, am Schlunde oft etwas trichterig erweitert, etwa so lang wie die Kronlappen, mit oder ohne Gaumen. Die Röhrenhaare sind in drei Streifen angeordnet. Der Sporn ist vom Tubus deutlich abgesetzt, meist viel kürzer oder höchstens so lang wie dieser und bildet mit ihm einen  $\pm$  festen Winkel. Die Fruchtkapseln sind meist kugelig oder eiförmig und überragen den Kelch kaum . . . . . subgen. **Isoloba** BARNHART

I. Wuchsformtyp tropisch-homophyll; Krone isolob mit tief ausgerandeten, seltener ganzrandigen Kronlappen; Kronröhre zylindrisch mit kräftig entwickeltem Gaumen mit Gaumenleiste; Sporn kurz, von der Röhre abgewinkelt. Arten Nr. 2, 4—8 in den Coastal-Plains der USA, je eine Art in Mexiko (Nr. 3) und im atlantischen Bereich Europas (Nr. 1) . . . . . sect. **Isoloba**

a) Krone klein (7—11 mm lang), Kronlappen ausgerandet, Kronröhre zylindrisch, mit kräftig entwickeltem, nicht aus dem Tubus herausragendem Gaumen mit Gaumenleiste. Chromosomenzahl  $2n = 12$ . Eine Art (Nr. 1) im atlantischen Europa und Nordafrika . . . . . subsect. **Pumiliformis** CASPER

b) Krone mittelgroß (10—18 mm lang), Kronlappen schwach ausgerandet oder ganzrandig, Kronröhre zylindrisch mit kräftig entwickeltem, nicht aus der Kronröhre herausragendem Gaumen mit Gaumenleiste. Chromosomenzahl  $2n = 22$  (nur von einer Art [Nr. 2] bekannt). Je eine Art in den Coastal-Plains der USA (Nr. 2) und in Mexiko (Nr. 3) . . . . . subsect. **Agnatiformis** CASPER

c) Krone groß bis sehr groß (15—35 mm lang), Kronlappen tief ausgerandet bis tief eingeschnitten. Kronröhre zylindrisch, am Schlunde leicht trichterig erweitert, mit kräftig entwickeltem, aus der Kronröhre herausragendem Gaumen mit Gaumenleiste. Arten der Coastal-Plains der USA (Nr. 4—8) . . . . . subsect. **Primuliformis** CASPER

1. Krone leuchtend weiß. Basiszahl des Karyogramms 11 (Nr. 4) . . . . . ser. **Pumilioideae** CASPER

2. Stattliche Pflanzen mit sehr großen, „bunten“ Blüten. Basiszahl des Karyogramms 8 (Nr. 5—8) . . . . . ser. **Emarginatae** CASPER

II. Wuchsformtyp tropisch-homophyll; Krone isolob mit ganzrandigen Kronlappen; Kronröhre lang, zylindrisch oder zylindrisch-trichterig, gaumenlos; Sporn von der Kronröhre abgewinkelt, länger als breit. Arten (Nr. 9—12) des mexikanisch-westindischen Raumes . . . . . sect. **Agnata** CASPER

a) Krone typisch isolob mit zylindrischer, höchstens am Schlunde etwas trichterig erweiterter Kronröhre . . . . . subsect. **Agnata** CASPER

1. Kronröhre am Schlunde trichterig erweitert, Röhrenhaare ohne vielzellige Köpfchen; Kelchzipfel bis zur Mitte verwachsen. 1 Art in Mexiko (Nr. 9) . . . . . ser. **Agnatae** CASPER

2. Kronröhre rein zylindrisch, Röhrenhaare mit vielzelligen Köpfchen, Kelchzipfel fast bis zum Grunde getrennt. Endemiten des westlichen Kubas (Nr. 10—11) . . . . . ser. **Albidae** CASPER

b) Krone subisolob bis zweilippig, Kronröhre zylindrisch-trichterig, Röhrenhaare ohne vielzellige Köpfchen. Endemit des Ostens Kubas (Nr. 12) . . . . . subsect. **Homophylliformis** CASPER

III. Wuchsformtyp tropisch-homophyll; Krone isolob mit ganzrandigen Kronlappen. Kronröhre zylindrisch, am Schlunde trichterig erweitert, gaumenlos. Sporn kurz, sackförmig, von der Kronröhre abgewinkelt. Adventivwurzeln mit Haftscheiben. Samen langgestielt. Epiphyten auf Kuba und Haiti (Nr. 13—14) . . . . . sect. **Discoradix** CASPER

IV. Wuchsformtyp tropisch-heterophyll; Krone isolob, seltener zweilippig, mit ganzrandigen Kronlappen. Kronröhre zylindrisch, seltener trichterig, gaumenlos. Sporn von der Röhre abgesetzt, undeutlich abgewinkelt oder in Richtung der Röhre ausgestreckt, relativ lang. Arten der mexikanischen Gebirge (Nr. 15—18) . . . . . sect. **Heterophyllum** CASPER

- a) Krone typisch isolob, Kronröhre rein zylindrisch, Sporn kürzer als die Kronröhre (Arten Nr. 15—17)  
subsect. **Isolobopsis** CASPER
- b) Krone zweilippig, Kronröhre zylindrisch-trichterig, Sporn länger als die Kronröhre (Art Nr. 18)  
subsect. **Orcheosanthopsis** CASPER
- V. Wuchsformtyp tropisch-homophyll; Blätter am Vorderrande herzförmig ausgerandet; Krone zweilippig mit schrägem Saume und untereinander ungleichförmigen, ausgerandeten Kronlappen. Kronröhre zylindrisch-trichterig, allmählich in den ausgestreckten Sporn übergehend, mit Gaumen. 2 Arten im östlichen Mittelmeergebiet (Nr. 19—20) . . . . . sect. **Cardiophyllum** CASPER
- B. Kräuter mit tropischem oder temperiertem Wuchsformtyp. Krone typisch zweilippig mit besonderer Betonung der Unterlippe, deren Lappen meist ausgerandet sind und deren Mittellappen oft durch Form und Größe deutlich von den Seitenlappen unterschieden ist. An der Färbung der Krone sind gelbe Farbtöne beteiligt. Die Kronröhre ist schief-konisch mit weiter Öffnung und Gaumen ohne Gaumenleiste (Ausnahme: Nr. 21). Die Röhrenhaare sind in drei Streifen angeordnet. Der meist kurze, sackförmige Sporn geht unmerklich aus der Kronröhre hervor, deren natürliche Krümmung fortsetzend und mit ihr einen unscharf abgesetzten, stumpfen Winkel bildend (Arten Nr. 21—29) . . . . . subgen. **Temnoceras** BARNH. em. CASPER
- I. Wuchsformtyp tropisch-homophyll; Krone winzig, mit ausgerandeten Kronlappen, tief zweilippig, die Unterlippe viel größer als die Oberlippe; Kronröhre extrem kurz, allmählich in den zylindrischen, relativ langen, abgebogenen Sporn übergehend. Gaumen angedeutet oder fehlend. Eine Art in Mexiko und Zentralamerika (Nr. 21) . . . . . sect. **Temnoceras** (BARNHART) CASPER
- II. Wuchsformtyp tropisch-homophyll oder -heterophyll. Krone typisch zweilippig, mit ausgerandeten, seltener ganzrandigen Kronlappen, Kronunterlippe betont. Die konische Kronröhre geht unmerklich in den kurzen, sackförmigen Sporn über. Gaumen deutlich ausgeprägt. 5 Arten (Nr. 22—26) in Südamerika  
sect. **Ampullipalatum** CASPER
- a) Wuchsformtyp tropisch-heterophyll; Krone schwach zweilippig, groß, mit ganzrandigen Kronlappen; Kronröhre konisch, relativ lang. Art der Tropengebirge Venezuelas und Kolumbiens (Nr. 22)  
subsect. **Heterophylliformis** CASPER
- b) Wuchsformtyp tropisch-homophyll; Krone deutlich zweilippig, mittelgroß bis klein, mit ausgerandeten Kronlappen; Kronröhre typisch konisch (Nr. 23—26) . . . . . subsect. **Alpiniformis** CASPER
1. Gaumen in der Kronröhre inseriert. Kleinblütige Andensippen (Nr. 23—25) ser. **Andinae** CASPER
2. Gaumen auf dem Basisteil des Mittellappens der Kronunterlippe inseriert. 1 Art im äußersten Süden Südamerikas (Nr. 26) . . . . . ser. **Antarcticae** CASPER
- III. Wuchsformtyp temperiert-homophyll; Krone typisch zweilippig, mit besonders stark betonter Unterlippe, deren Mittellappen von den Seitenlappen in Form und Größe sehr verschieden und oft ausgerandet ist; Kronröhre konisch, allmählich in den kurzen, sackförmig-konischen oder zylindrischen Sporn übergehend; Gaumen deutlich ausgeprägt. 3 Arten (Nr. 27—29) in Eurasien sect. **Micranthus** CASPER
1. Gaumen auf der Basis des Mittellappens der Kronunterlippe inseriert. Blütenstiel verkahlend. Arktisch-altaisch-alpische Art (Nr. 27) . . . . . ser. **Alpinae** CASPER
2. Gaumen in der Mitte des Mittellappens der Kronunterlippe inseriert. Blütenstiel dicht drüsig. Ostasiatische Arten (Nr. 28—29) . . . . . ser. **Variiegatae** CASPER
- C. Kräuter mit tropischem oder temperiertem Wuchsformtyp. Krone deutlich zweilippig mit stets ganzrandigen Kronlappen. An der Färbung der Krone sind — mit einer Ausnahme: *P. villosa* — keine gelben Farbtöne beteiligt. Die Kronröhre ist ausgeprägt trichterförmig, ihre Länge schwankt; sie ist gaumenlos, die Röhrenhaare sind nicht in drei Streifen angeordnet. Der Sporn ist etwa so lang wie die Kronröhre oder auch länger, jedoch stets schmaler als sie und bildet mit ihr keinen festen Winkel, sondern erstreckt sich — gerade oder eingekrümmt —  $\pm$  in der Richtung der Kronröhre. Sippen der Nordhemisphäre (Nr. 30—46)  
subgen. **Pinguicula**

- I. Wuchsformtyp tropisch-homophyll; Krone zweilippig, die Unterlippe die Oberlippe nur wenig überragend; Kronröhre breit-trichterig, kurz; Sporn sehr kurz. Endemit auf Kuba (Nr. 30)  
sect. **Homophyllum** CASPER
- II. Wuchsformtyp tropisch-heterophyll; Krone tief zweilippig, fast fünfteilig, da sich Unter- und Oberlippe nur wenig voneinander unterscheiden und oft in einer Ebene ausgebreitet sind; Kronröhre sehr kurz, breit-trichterig; Sporn sehr lang, die Kronröhre an Länge weit übertreffend. Arten in den Gebirgen Mexikos und Zentralamerikas (Nr. 31—36) . . . . . sect. **Orcheosanthus** DC.
- a) „Winter“blätter länglich-spatelig, nicht in eine Spitze auslaufend; „Sommer“blätter in eine Spitze verschmälert, die Ränder stark zurückgeschlagen und bewimpert,  $\pm$  aufrecht (Nr. 31)  
subject. **Violiformis** CASPER
- b) „Winter“blätter länglich-spatelig, nicht in eine Spitze auslaufend; „Sommer“blätter nicht in eine Spitze auslaufend, die Ränder nicht oder nur leicht zurückgekrümmt, dem Grunde  $\pm$  anliegend (Nr. 32—34) . . . . . subject. **Orchidopsis** CASPER
1. Kronlappen breit-gerundet oder kreisförmig; etwa so lang wie breit, einander deckend (Nr. 32—33)  
ser. **Cyclosectae** CASPER
2. Kronlappen verkehrt eiförmig oder keilig, länger als breit, einander nicht deckend (Nr. 34)  
ser. **Caudatae** CASPER
- c) „Winter“blätter lanzettlich oder breit-eiförmig, in eine lange Spitze auslaufend; „Sommer“blätter länglich-eiförmig oder spatelig oder kreisförmig, dem Grunde  $\pm$  anliegend (Nr. 35—36)  
subject. **Caudatopsis** CASPER
- III. Wuchsformtyp temperiert-homophyll oder temperiert-heterophyll; Krone zweilippig mit schrägem Saume, die Unterlippe größer als die Oberlippe, Kronröhre trichterig, von wechselnder Länge; Sporn in Richtung der Kronröhre, von wechselnder Länge. Arten der temperierten Zone der Nordhemisphäre (Nr. 37 bis 45) . . . . . sect. **Pinguicula**
1. Wuchsformtyp temperiert-heterophyll, Blätter verlängert, am Rande gewellt, bandförmig; Krone tief zweilippig, Lappen länger als breit; Kronröhre sehr kurz, Sporn sehr lang. Felsbewohner im westlichen Mittelmeergebiet (Nr. 37—38) . . . . . ser. **Longifoliae** CASPER
2. Wuchsformtyp temperiert-homophyll, Blätter klein, fast kreisrund; Krone klein; Zipfel der Kelchunterlippe linealisch-stumpf, bis zu  $\frac{2}{3}$  ihrer Länge verwachsen. Endemit der Sierra Nevada (Nr. 39)  
ser. **Hispanicae** CASPER
3. Wuchsformtyp temperiert-homophyll; Blätter elliptisch oder eilänglich, Krone mittelgroß; Zipfel der Kelchunterlippe länglich-lanzettlich, höchstens bis zur Hälfte ihrer Länge verwachsen; Endemiten Korsikas und der Alpen (Nr. 40—41) . . . . . ser. **Montanae** CASPER
4. Wuchsformtyp temperiert-homophyll, Blätter eilänglich; Krone groß, Lappen so lang wie breit, Unterlippe die Oberlippe nur wenig überragend; Sporn lang (Nr. 42) ser. **Grandiflorae** CASPER
5. Wuchsformtyp temperiert-heterophyll, Blätter der präfloralen Rosette breit-eiförmig, die der postfloralen Rosette elliptisch-länglich; Krone mittelgroß, Zipfel der Kelchunterlippe kurz, breit-eiförmig. Eine Art in den Gebirgen der Balkanhalbinsel (Nr. 43) ser. **Balcanicae** CASPER
6. Wuchsformtyp temperiert-homophyll, Blätter eilänglich bis elliptisch; Krone mittelgroß, Kronunterlippe länger als die Oberlippe. „Nordisch“ verbreitete Arten (Nr. 44—45)  
ser. **Septentrionales** CASPER
- IV. Wuchsformtyp temperiert-homophyll, Blätter an den Rändern stark eingeschlagen; Krone sehr klein, zweilippig, blaß-violett mit gelben Flecken, Kronlappen breit-keilig; Kronröhre trichterig, Blütenstiel zottig behaart. Isolierte circumpolare Art (Nr. 46) . . . . . sect. **Nana** CASPER

c) Die „Stammform“:

Die Rekonstruktion des „systematischen Typus“ oder der „phyletischen Gestalt“ ist identisch mit der Antwort auf die Frage nach dem „Aussehen“ der phylogenetischen Urform einer Abstammungsgemeinschaft. Der „systematische Typus“ als Ahnenform ist eine ehemals real existierende Art, ist ein Lebewesen mit allen Merkmalen und Eigenschaften, die es „lebensfähig“ machen. Unser Bild, das wir von der Stammform eines Sippenverbandes zu zeichnen suchen, wird immer mehr vor unseren Augen verschwimmen, wird immer „merkmalsärmer“ sein, je zeitlich ferner deren spezielle Ausgestaltung zurückliegt und je tiefgreifender die Veränderungen waren, die sie im Laufe der geologischen Epochen wandelten. Viele Einzelzüge, die die heute lebenden Arten auszeichnen und voneinander unterscheiden, deren Progressionen unerforschlich scheinen und unter Umständen als „Anpassungen“ gedeutet werden, müssen vom „Typus“ abstrahiert werden, obwohl sie in dieser oder jener Form ihm als „angepaßtem“ Wesen zukamen.

Die Rekonstruktion der *Ur-Pinguicula* stößt auf nicht geringe Schwierigkeiten. Paläobotanische Zeugen kennen wir nicht. Die gegenwärtige räumliche und zahlenmäßige Verteilung der Gattung auf bevorzugte Gebiete in der Alten und Neuen Welt läßt auf eine wechselvolle Geschichte schließen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die großen geologischen Umwälzungen im späten Tertiär in den Mittelmeerräumen zu beiden Seiten des Atlantik und die Klimaverschlechterungen in weiten Teilen des Verbreitungsgebietes zu einer Dezimierung gerade der „Primitiv“-Sippen geführt haben, von denen nur noch Reste auf uns gekommen sind.

Dennoch gibt eine vergleichende Betrachtungsweise Anhaltspunkte genug, um dem systematischen Typus auf die Spur zu kommen. Das biologische Sein der Gattung wird beherrscht von der Carnivorie. Sie drückt dem Gestalt-Typus *Pinguicula* ihren Stempel auf und schränkt von vornherein tiefgreifende Umbildungsprozesse habitueller Natur ein (siehe S. 40). Diese haben auf einem phylogenetisch höheren Niveau — auf supragenerischer Ebene — stattgefunden, als der Typus der Lentibulariaceen entstand und sich in die heutigen Gattungen differenzierte. Der Artbildungsprozeß wurde von diesen Vorgängen nicht ergriffen.

Die *Ur-Pinguicula* war eine carnivore Landpflanze, die habituell den heutigen Formen gänzlich entsprach. Ihre Wuchsform war tropisch-homophyll, d. h. der gestauchte, aufrechte Schaft erhob sich nicht über die dem Untergrund  $\pm$  anliegende, aus vielen gleichförmigen Blättern zusammengesetzte Rosette, die durch zarte Adventivwürzelchen im Boden verankert wurde und am Ende ihrer Vegetationsperiode in die generative Phase überging, die daraufhin ohne längere Unterbrechung der Entwicklung von der vegetativen Phase abgelöst wurde.

Die Blüte, einzeln auf einem  $\pm$  langen Stiel sitzend, war von typisch tubiflorem, bilateral-symmetrischem Bau, die Zahlenverhältnisse glichen den heutigen. Da der reine tropische Wuchsformtyp in der Gegenwart nur bei den Vertretern der Untergattungen *Isoloba* und *Temnoceras* ausgeprägt ist, liegt die Vermutung nahe, daß auch der isolobe Kronentyp primitiv ist. Die *Ur-Pinguicula* hätte dann eine Krone mit ganzrandigen, untereinander relativ gleichförmigen Kronlappen und mit einer normal entwickelten, zylindrischen und gaumenlosen,<sup>12</sup> am Schlunde nur wenig dilatierten Kronröhre besessen, die kurz und abgewinkelt gespornt war. In diesem Falle müßte die bei den „*Isolobae*“ pseudo-radiäre bzw. verwischt-zygomorphe Krone als „primitiv“, die typisch zygomorphe Krone der *vulgaris*-Typen dagegen als „abgeleitet“ angesehen werden. Im Tubiflorenbereiche aber liegen die Verhältnisse im allgemeinen gerade umgekehrt (SCHWARZ, mündlich). Abgeleitet sind innerhalb der Gattung zweifellos die extrem zygomorphen Kronen der Vertreter der altweltlichen *vulgaris*-Gruppe oder die der *Orcheosanthus*-Formen, abgeleitet indes auch die extrem „isoloben“ Kronen der *lusitanica*-Verwandtschaft mit ausgerandeten Kronlappen. Die Möglichkeit einer Spezialisationskreuzung ist nicht auszuschließen: dem offenbar primitiven tropischen Wuchsformtyp entspricht nicht unbedingt die isolobe Krone. Vielleicht kommt der *P. jackii*-Kronentyp, der etwa die Mitte zwischen dem extrem zygomorphen und extrem isoloben Kronentyp hält, dem der *Ur-Pinguicula* am nächsten.

<sup>12</sup> Die „schwächste“ Stelle der Rekonstruktion ist das Merkmal Gaumen. In der Sektion *Isoloba* trägt es progressive Züge und erweckt den Eindruck einer „Neuerwerbung“. Es ließe sich aber auch die Ansicht verteidigen, daß die *Ur-Pinguicula* einen einfachen Gaumen ohne Gaumenleiste besessen hätten, der dann bei den gaumenlosen Typen reduktiv verlorengegangen wäre.

Die Früchte dürften vielsamige Kapseln von eikugeliger Gestalt gewesen sein, die vom persistierenden Kelch  $\pm$  umhüllt wurden.

Die *Ur-Pinguicula* war in tropischen Klimaten beheimatet und erfuhr — vielleicht im Zusammenhange mit der wechselvollen geologischen Geschichte ihrer Heimat — Umformungen, die mit spezifischen Merkmalsabwandlungen verknüpft waren, deren genetische Potenzen der Stammform bereits zukamen. Es gibt keine Hinweise darauf, daß irgendwelche *Ur-Pinguicula* unverändert auf unsere Zeit gekommen wären. Alle heutigen Vertreter der Gattung erwecken den Eindruck hochentwickelter Typen, deren Ausgangszentrum verlorengangenen ist.

#### d) Die Entwicklungsgeschichte der Gattung *Pinguicula*

Das Ursprungszentrum des Geschlechtes, die Heimat der *Ur-Pinguicula*, liegt in den nördlichen Tropen der Neuen Welt, in einem Raume, der entweder mit dem heutigen Verbreitungszentrum rund um das amerikanische Mittelmeer identisch ist oder unmittelbar nördlich davon liegt. Hier finden sich noch heute „Übergangsglieder“ zwischen den natürlichen Gruppen, hier ist das gesamte genetische Potential „gesammelt“, hier ist das Fettkraut mindestens seit dem frühen Tertiär zu Hause.<sup>13</sup>

Schon im Miozän eroberte die zunächst artenarme und räumlich beschränkte Gattung ein Großteil ihres gegenwärtigen Areals. Die ursprünglich an tropische Klimate gebundenen Sippen fanden überall da eine Existenzgrundlage, wo offene, konkurrenzarme Standorte in verwandten Klimaten gegeben waren, in Gebieten, die unter dem Einfluß eines ozeanischen Klimas standen. Wir müssen damit rechnen, daß schon damals die ozeanischen Räume zu beiden Seiten des Atlantik besiedelt waren, vielleicht auch die zu beiden Seiten des nördlichen Pazifik. Auf jeden Fall schälten sich im Miozän die morphologischen Grundtypen der Gattung heraus. Der tropische Wuchsformtyp wurde beibehalten.

Morphologisch unterschieden sich diese Grundtypen noch wenig vom *Ur-Pinguicula*-Schema, wenngleich angenommen werden muß, daß die drei Haupttypen — *Isoloba*, *Temnoceras*, *Pinguicula* — bereits ausdifferenziert waren.

Von einschneidender Bedeutung war die Entstehung abweichender Wuchsformtypen, die wohl nur im Zusammenhange mit der wechselvollen Geschichte der Spätmiozän-Pliozän-Epoche gesehen werden kann. Geologisch-klimatische Veränderungen führten zu Arealmosaikbildung und Typenisolierung. Sekundäre Entwicklungszentren entstanden.

Am wenigsten waren die *Isoloba*-Typen dem Wechsel der Verhältnisse gewachsen. Sie konnten ihren angestammten tropischen Wuchsformtyp nur geringfügig wandeln und wurden auf räumlich beschränkte Areale zurückgedrängt. In Westindien blieben primitive Typen — Sektion *Agnata* — zurück und entwickelten Epiphyten — Sektion *Discoradix*. In Mexiko und Zentralamerika gerieten sie in wechselfeuchte, subtropische Klimate und brachten den tropisch-heterophyllen Wuchsformtyp hervor — Sektion *Heterophyllum*. In den Coastal-Plains, in Mexiko und im abgesprengten westeuropäisch-atlantischen Teilareal entwickelten sich die gaumenbesitzenden *Isoloba*-Formen beträchtlich — Sektionen *Isoloba* und *Cardiophyllum*.

Größere „Leistungen“ vollbrachten die *Temnoceras*-Typen. Sie vermochten ihr Areal bis zur Südspitze Südamerikas auszudehnen, ohne ihren Wuchsformtyp zu ändern — Sektion *Ampullipalatum* — und siedelten auch in den Gebirgsregionen Ostasiens, wo sie — offenbar in jüngerer Zeit (Pliozän?) — gezwungen waren, den temperierten Wuchsformtyp zu entwickeln, wodurch sie in den Stand versetzt wurden, im Gefolge der pleistozänen Kälteperioden die gemäßigten Räume des nördlichen Eurasiens zu erobern (Sektion *Micranthus*).

Am „wandlungsfähigsten“ erwiesen sich die *Pinguicula*-Typen. Obwohl sie in den westindischen Tropen nur noch ein winziges Reliktareal besiedeln — Sektion *Homophyllum* mit tropisch-homophyllem Wuchsformtyp —, vermochten sie in den benachbarten mexikanisch-zentralamerikanischen Gebieten wie die *Isoloba*-Formen

<sup>13</sup> Im Miozän und Pliozän sanken die Durchschnittstemperaturen kontinuierlich ab. Damit verbunden war eine allgemeine Nord-Süd-Depression tropischer bzw. subtropischer Klimate besonders im Bereiche des nordamerikanischen Kontinents. Im Frühtertiär reichte die Tropenzone viel weiter nach Norden. Das gegenwärtige Tropenformen-Areal des Geschlechtes könnte folglich — vom Ur-Areal aus betrachtet — ein Randareal sein. Das Ur-Areal müßte dann noch weiter nördlich angesetzt werden.

unter dem Einfluß eines subtropisch-wechselfeuchten Klimas den tropisch-heterophyllen Wuchsformtyp vielfältig hervorzubringen — Sektion Orcheosanthus — und darüber hinaus im europäischen Teilareal temperierte Wuchsformtypen zu entwickeln — Sektion Pinguicula —, die sich als so lebenskräftig erwiesen, daß sie im Gefolge der Eiszeiten in die nördlich gemäßigten Räume der Neuen Welt vorzustößen vermochten — *P. macroceras*, *P. vulgaris* — und den größten Anteil an der gegenwärtigen Arealausdehnung der Gattung haben.

Die Entwicklungsgeschichte der Fettkräuter verlief folglich in mehreren Phasen. Zunächst wurden — in der ersten Phase — das Tropen-Areal erweitert und neue Blütentypen unter Beibehaltung der tropischen Wuchsform — die Untergattungen — entwickelt. Danach — in der zweiten Phase — erfolgte die Differenzierung der Wuchsformtypen innerhalb der nunmehr „gefestigten“ Untergattungen: die Sektionen entstanden, die neue Siedlungsräume besetzten. Schließlich — in der dritten Phase — erfuhren einige Sektionen eine neuerliche Artbildungswelle — die Sektionen Isoloba, Orcheosanthus, Pinguicula —, die zur Eroberung der nördlich gemäßigten Zone führte.

*Pinguicula* ist ein tertiäres, neuweltlich-tropisches Florenelement. In wiederholten Entwicklungsschüben haben sich aus ihrer Stammform Abwandlungstypen herausgeschält, die zwar in ihrer biologisch-ökologischen Grundstruktur gegenüber dem Ausgangstyp unverändert erscheinen, die aber durch die Bildung spezifischer Wuchsformtypen in die Lage versetzt sind, die Grenzen des angestammten Tropenareals zu überschreiten und in praktisch allen Klimazonen an zusagenden Örtlichkeiten Fuß zu fassen. Noch in jüngster Vergangenheit haben Artbildung und Arealausweitung stattgefunden: die Gattung ist phylogenetisch durchaus „lebendig“.

## II. Spezieller Teil

### Kritisch-systematische Monographie der Sippen

#### Pinguicula

L., Spec. pl. ed. I. (1753) 17; Gen. pl. ed. 5. (1754) 11

*Brandonia* RCHB., Consp. (1828) 127; *Isoloba* RAF., Fl. Tellur. IV. (1836) 58

Herbae scaposae terrestres perennes parvae, radicibus adventitiis filiformibus numerosis. Folia radicalia rosulata integerrima sessilia vel subpetiolata pingua, marginibus plerumque  $\pm$  involutis vel rarius revolutis, superne glandulis stipitatis et sessilibus quasi viscidula. Pedicelli erecti  $\pm$  circinati uniflori aphylli ebracteati. Flores terminales in speciebus diversis colore et magnitudine diversissimi. Calyx quinquepartitus persistens parum bilabiatus, labio supero trifido vel tripartito, labio infero bifido vel bipartito vel parum emarginato. Corolla hypogyna bilabiata vel rarius subregularis lobis integerrimis vel emarginatis vel incisionibus  $\pm$  profunde divisis, labio supero bilobo, labio infero trilobo, fauce aperta, cum vel sine palato, tubo cylindrico-infundibuliformi intus piloso infra saccato atque in calcar contracto. Stamina imae corollae inserta geminata breves, filamentis complanatis parum incurvis, antheris approximatis subglobosis vertice rima dehiscentibus thecarum coniunctione unilocularibus. Pollen polycolporatum prolate sphaeroidis. Ovarium uniloculare ovoideo-globosum pilosum. Stylus brevissimus crassus. Stigma sessile bilabiatum, labio infero maximo  $\pm$  rotundato vel cristato vel lamelliformi saepe fimbriato supra antheras revoluta, labio supero minimo. Placenta centralis libera stipitata ovulis multis. Capsula erecta ovato-globosa unilocularis valvis duabus lateralibus vel irregulariter dehiscens. Semina scobiformia numerosa minutissima oblonga rugosa embryone monocotyledoneo vel dicotyledoneo.

Hab. in locis apertis humidis; per regiones extratropicas hemisphaerii borealis late dispersa, praesertim in montibus et maritimis plagarum solis iniqui Novae Hispaniae, Americae centralis et Indiae occidentalis; disjunctim America meridionali secus Andium juga usque ad regiones antarcticas incolens.

Typus generis: *P. vulgaris* L.

#### Subgenus *Isoloba*

BARNHART, Mem. N. York Bot. Gard. VI (1916), em. CASPER, Bot. Jb. 82 (1963) 329

Herbae perennes foliis uniformibus vel biformibus radicalibus rosulatis hibernantes; corolla colore rubente-carnoso vel caeruleo vel albido semperque luteo provisa, quinquepartita raro subbilabiata lobis subaequalibus („isoloba“ ut dicitur) incisionibus  $\pm$  profunde divisis vel emarginatis vel integerrimis; tubus cylindricus fauce saepe infundibuliformiter dilatatus, corollae lobos subaequans, cum vel sine palato, pilis singulatis vel capitatis in lineis triabus ordinatis; calcar basi  $\pm$  abrupte contractum tubo multo brevius vel maxime eum subaequans, cum tubo angulum distinctum formans; capsula globoso-ovoidea calycem persistentem  $\pm$  subaequans.

Typusart: *P. pumila* MICHX.

Syn.: Sect. Pionophyllum DE CANDOLLE, Prodr. VIII (1844) 28, pr. p.!: BARNHART, Mem. N. York Bot. Gard. VI (1916) pr. p.!: ERNST, Bot. Jb. 80 (2) (1961) 151, 153 pr. p.!: — Sect. Brandonia DE CANDOLLE, Prodr. VIII (1844) 28.

Diese artenreichste und vielgestaltige Untergattung des ganzen Geschlechtes zeichnet sich vornehmlich durch die typisch tubiflore Blüte aus, deren Kronlappen untereinander ziemlich gleichgestaltet sind und gleichmäßig divergieren; Zweilippigkeit und Zygomorphie — in Kelch, Androeceum, Narbe und Sporn deutlich aus-

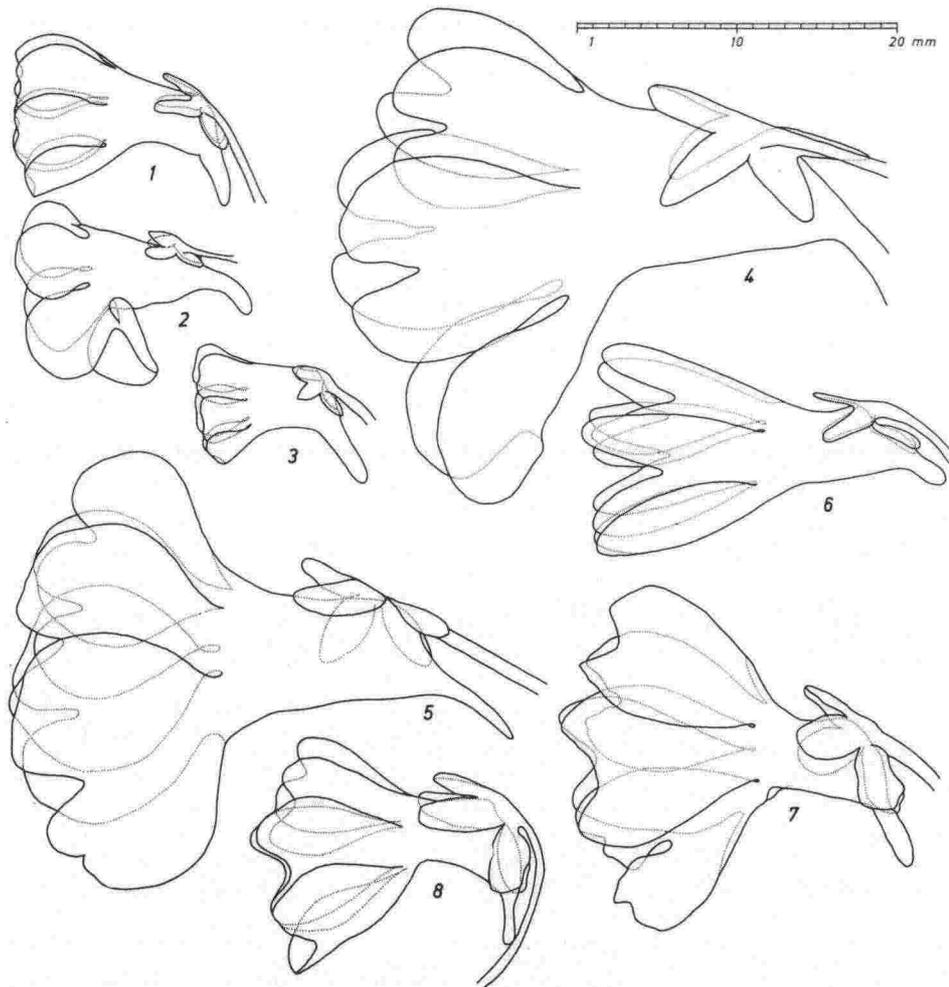


Abb. 22. Kronentypen des Subgenus *Isoloba*. — Fig. 1: *P. pumila*. — Fig. 2: *P. lilacina*. — Fig. 3: *P. lusitanica*. — Fig. 4: *P. caerulea*. — Fig. 5: *P. lutca*. — Fig. 6: *P. planifolia*. — Fig. 7: *P. primuliflora*. — Fig. 8: *P. ionantha*.

geprägt — erscheinen äußerlich verwischt. Der Sporn ist ziemlich kurz, von der zylindrischen Röhre meist deutlich abgesetzt und bildet mit ihr einen  $\pm$  festen, stumpfen Winkel. Die Röhrenhaare sind in drei Streifen angeordnet. Zu blaßrötlichen, blauen und weißen Blütenfarben gesellen sich regelmäßig gelbe Farbtöne. Für die Unterteilung der Untergattung ist die spezifische Ausgestaltung des Gaumens bzw. dessen Fehlen sowie die unterschiedliche Ausprägung des tropischen Wuchsformtypes maßgebend (Abb. 22, S. 70).

Die Arten der Untergattung sind hauptsächlich im Raume rund um das amerikanische „Mittelmeer“ verbreitet. Nur wenige überschreiten die Tropen oder die von ihnen beeinflussten Klimazonen nach Norden und Osten: drei Arten erreichen das europäisch-mediterrane Arealzentrum und damit gemäßigte Klimate. Dennoch bewahren sie ihren angestammten tropischen Wuchsformtyp.

#### 1. Sect. *Isoloba*

CASPER, Bot. Jb. 82 (1963) 330

*Folia* uniformia; *corolla* „isoloba“ lobis subaequalibus profunde emarginatis vel raro integerrimis; *Tubus* cylindricus cum palato et cymatio palati; *calcar* breve basi abrupte contractum cum tubo angulum distinctum formans.

Typusart: *P. pumila* MICHX.

Artengruppe mit den typischen Merkmalen der Untergattung: „Tubiflorie“ ausgeprägt. Besonders ausgezeichnet durch den kräftig entwickelten Gaumen mit Gaumenleiste und den kurzen, von der Röhre stumpf abgewinkelten Sporn.

Der Arealschwerpunkt liegt in den südöstlichen Küstengebieten der Vereinigten Staaten von Nordamerika, eine Art kommt in Mexiko vor und eine Art dringt in die atlantischen Bereiche Westeuropas vor.

Subsect. *Pumiliformis* subsect. nov.

*Corolla* parva (7—11 mm longa), lobis emarginatis; *tubus* cylindricus, cum palato et cymatio palati. Chromosomata  $2n = 12$ . Una species in ericetis maritimis Europae occidentalis et Africae septentrionali-occidentalis.

Kleinblütige und kleinblättrige Sippe in den Küstenbereichen Westeuropas und Nordwestafrikas mit bisher niedrigster Chromosomenzahl innerhalb der Gattung.

1. *P. lusitanica* L. Spec. pl. ed. 1 (1753) 17

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis filiformibus numerosis. Folia 5—12, radicalia rosulata circuitu oblongo-ovata subpetiolata integerrima margine valde involuta superne glanduloso-viscosa glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis singularibus vestita margine basin versus pilis subulatis secundum nervum medianum pilis obiecta (6) 10—24 (29) mm longa 3—8 mm lata luteo-virentia venis purpureis. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—8 teretes erecti glandulis stipitatis plus minusve dense obiecti (35) 60—150 (250) mm alti uniflori. Flores parvi (5) 7—9 (11) mm longi (calcar incluso) subnutantes. Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis modice dense vestitus; labium superum trilobum lobis usque ad  $\frac{1}{4}$  longitudinis connatis ovato-oblongis obtusiusculis multum divergentibus  $\pm 2$  mm longis  $\pm 1$  mm latis; labium inferum usque ad  $\frac{1}{3}$  longitudinis bilobum lobis multum divergentibus. Corolla subisoloba pallide lilacina vel carnea vel rubescens vel pallide lutea venis lilacinis extus glandulis stipitatis singularibus obiecta lobis subrotundato quadratis late emarginatis  $\pm 2$  mm longis basin versus pilis longis pluricellulate capitatis. Tubus cylindricus corollae lobos multo longior lutescens rubro-striatus intus pilosus cum palato et cymatio palati. Palatum semilenticiforme parum emarginatum  $\pm 1$  mm longum non exsertum pilis brevibus cellula terminali subglobosa; cymatio antico pilis pruniforme capitatis; utrimqueseCUS cymatii pilis similibus. Calcar basi conicum medio cylindraceum apice crassiore obtusum vel subrotundatum lutescens 1,5—4 mm longum corolla duplo brevius cum tubo angulum subrectum vel obtusum formans. Stamina 1,5 mm longa; antherae reniformes; pollen (4) 5—6 colporatum. Ovarium subglobosum  $\pm 1,5$  mm diametro glandulis stipitatis  $\pm$  dense obiectum. Stigma bilabiatum, labiis multo inaequalibus; labium inferum suborbiculatum infra papillatum. Capsula subglobosa calycem subaequans. Semina scobiformia numerosa subcylindrica 0,5—0,65 mm longa 0,2—0,26 mm lata alveolata.

Chromosomata  $2n = 12$ .

Floret IV—X.

Holotypus: Lusitania (non in herbario LINNAEI).

Hab. in uliginosis regionis orae Europae occidentalis et Africae septentrionali-occidentalis; a Marocco et Lusitania usque ad Normanniam, Hiberniam, Angliam, Scotiam occidentalem, insulas Orkney; in Gallia ad orientem versus usque ad Ligerem fluminem; locus disiunctus in regione ostii Rhodani.

Syn.: *P. vulgaris* MAULNY, Plant. observ. envir. Mans (1786) — AUBRY, Exerc. d'hist. nat. l'école centr. dép. Morbihan (1801/03) 7 — *P. alpina* THORÉ, Ess. chlor. dép. Landes (1803) 12 — BERGERET, Fl. Bass.-Pyr. I (1803) 17 — BROTERO, Phytogr. lusit. select. (1816) — *P. villosa* LIGHTFOOT, Fl. scot. I (1777) 77 — HUDSON, Fl. Angl. éd. II (1778) 8 — RENAULT, Flore dép. Orne (1804) 128 — *P. subaequalis* STOKES, Bot. Comment. I (1830) 123.

Icon.: SOWERBY and SM. Engl. Bot. 3 (1794), t. 145 — ROEMER, Script. (1796), t. 1 — LOISELEUR, Fl. Gall. (1806), t. 1 — BROTERO, Phytogr. lusit. select. (1816), t. 1 — REICHENBACH, Pl. crit. I (1823), t. 84.

Icon. nostr.: Abb. 1, Fig. 3 (flos); Abb. 3, Fig. 1 (pili); Abb. 22, Fig. 3 (flos).

Tab. distr. geogr.: PRAEGER in Proc. roy. Irish Acad. 24 B (1902) 38 — GOOD, The geography of the flowering plants ed. II (1953) 226, fig. 55 — CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 32, Abb. 6.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 23, S. 73.

**Specimina visa:**

**Ireland:** MAYO: Clare Island (PRAEGER-DBN); Old Head Louisburg (M. C. KNOWLES-DBN); Inishtuck (PRAEGER-DBN). GALWAY: (WRIDGE-BIRM); Connemara (C. BUCKNALL-BIRM); Urrisbeg (C. LINDMAN-S; OSTENFELD-C); Recess (W. WEST-BIRM); Tuam, W. Killower Lake (PRAEGER-DBN); Oughterard (PRAEGER-DBN). CLARE: Effernan Bog (HOGERT-DBN). TIPPERARY: Clonmel (BARRINGTON-DBN). KERRY: Killarney (BARRY-DBN; OSTENFELD-C). CORK: Macroom (BALL-DBN); Marsh Great Island (S. CAROLL-DBN). DONEGAL: Dunlewy (SALKELD-DBN). W. OMAGH: Tyrone, Glen Hordial (KNOWLES-DBN). FERMANAGH: Carrol Glen (PRAEGER-DBN). LEITRIM: Manor Hamilton (VORWELL-DBN). KILKENNY: Lough Cullin (PRAEGER-DBN). WATERFORD: Clonea (PRAEGER-DBN). DOWN: Slieve Roosley (LETT-DBN); Slieve Donard (DBN). DUBLIN: Mountains (N. NIVEN-E; D. MOORE-DBN). WICKLOW: Annamoe (BABINGTON-E); Gr. Sugar Loaf (BARRINGTON-DBN). CARLOW: Mt. Leinster (PRAEGER-DBN); Base of Blackstairs (PRAEGER-DBN).

**Schottland:** WEST COAST: (HOOKER-RO). TOBARMORY: (SOMERVILLE-E). HEBRIDEN: Stornoway Loch (CAMPBELL-E); Lewis, Ballalan (WEST-BIRM); Harris (COTTON-S); Barra, Cliad (herb. E. U. Biol. Soc.-E). ISLE OF SKYE: (TORBES-E). SUTHERLAND: W. Malvich (HORN-E); Orgie (ANTHONY-E); Fart (ANTHONY-E); Tongue (MARSHALL-E); Swcraly Bärn (ANTHONY-E); Bettyhill (W. R. L.-LIVU); Scotland (MARSHALL-G). HIGHLANDS: (MAKAI-C). WESTROSS: Strome Ferry (LIVU). JURA: Lussagiven (KNOX-E); Glengarrisdale (KNOX-E). KENTYRE: Artpatrick (MACRAE-E). ISLE ARRAN: (BIRM); Glen Rosa (TERRAS-E); Brodick (EVANS-E). CLYDE ISLES: Isle of Bude, Rothesay (MARSHALL-E). ARGYLESIRE: Appin (LINDSAY-E); Inverarnan (MAC-TIER-E); Cumbrac (E); zwischen Dunoon und Toward (E); Loch Leven (BIRM). CLOVA: (PARNELL-E). BEN OMA: (BALFOUR-P).

**England:** ISLE OF MAN: Ouchan Bog (BIRM). CORNWALL: Lands End (THOMPSON-BIRM); Devoran (LOBB-BIRM); Penzance (LEWIS-BIRM); Helston (BIRM). DEVONSHIRE: Bideford (RUPELL-BIRM); Dartmoor (WATERFALL-E), Hay Ior rocks (W. WEST jun. et G. S. WEST-BIRM); Teignmouth (BIRM); Chayford (W. B. W.-BIRM); Somerset (CLARK-BIRM); Budleigh-Salterton (BIRM); Sidmouth (MURCHISON-E). DORSETSHIRE: Fitch Field (BACKHOUSE-E); Conshlutia Hill (SALTER-E); Hants, Lynshurst Bog (BIRM); Moreton Heath (J. W. WHITE-LD); Isle of Purbeck (E); Cofse Castle (E); Hants, Bournemouth (FISHER-W); Matley Bog (W. W.-BIRM); Southampton, Shirley Common (CLARK-BIRM); Salisbury-Alderbury (BLOW-E). ISLE OF WIGHT: Colwell Heath (STRATTON-BIRM); W. Guinet Bay (WART-E).

**Frankreich:** FINISTERE: Crozon (THIEBAUT-CLF, W); Le Huelgoat (MINOT-W). COTES-DU-NORD: Lamotte (DUPUY-WU); Dinan (MOBILE-G). ILLE ET VILAINE: Bout de Lande (ZT); Rennes (DEBOOZ-ZT). MANCHE: Cherbourg (CORBIERE-M; LE JOLIS-C); Beailieu (PONTARLIER-LAU); Napoléon-Vendée (GODRON-ZT); La Roche Sur-Yon (PONTARLIER-LD, W); Alençon (BEAU-DOUIN-W); Saint-Fraimbault-de-Prières (CORILLION-CLF). SARTHE: Le Mans (MERIOT-G); St. Lionard (F. AD-CLF). MAINE-ET-LOIRE: Angers (GENEVIER-TL); Malagnet (SERANDIÈRE-TL; herb. J. LANGE-C); Saumur, Marson (REVEILLÈRE-TL); La Breille (REVEILLÈRE-LISU, TL); Guepin (BROGNIART-P). LOIR-ET-CHER: Romorantin (MARTIN-CLF, W, WU, PRC; THEVENEAU-W); Millancay (MARTIN-TL); Prunières (herb. E. DRAKE-P); Verre (MARTIN-BIRM); Malpalu, Beuvion (FRANCHET-P); Nouant-le-Fuzelier (MORTILLY-G). INDRÉ-ET-LOIRE: Bossay, de La Tuilerie (ARISTOBILE-CLF, TL); Tours, Ambillou (DELAUNAY-TL, PRC); St. Symphorien (RALLET-S); Semblancay (BLANCHET-W); Vienne, Montmorillon (CHABOISSEAU-W; BG). LOIRET: Orléanais (DUBOCHE-TL); Orléans, La Gonchère (HILAIRE-CLF). CHER: (LE GRAND-WU); Marais des Poillots (FELIX-TL); Oizon (DE KERSERS-CLF); Le Noyer (BUCHET-CLF); Culan (MARTIN-CLF); Vierzon (BOREAU-TL); Aubigny (JUGLAR-W, G). LOIRE: Biallé (TL). DORDOGNE: Lagudall (LAVERNELLE-ZT). GIRONDE: St. Laurent (RAMEY-P; DELBOZ-ZT); Bordeaux (ENDRESS-E, C; PREIS-PRC); Arlac (DUCOT-CLF); Gradignan (DEYSSOR-TL); Arès (NEYRAUT-ZT; P. et S. JOVEV-C); La Teste (VERGUIN-M, LAU; NEYRAUT-W, WU, C); Caudos (NEYRAUT-H). LANDES: La Mothe (PITARD-G); Boucau-neuf (ENDRESS-E, RO). LOT ET GARONNE: Sables (DUFFOUR-TL). BASSES-PYRÉNÉES: Bayonne (AUTHEMAN-W); St. Martin (ZT); entre St. Martin d'A. et St. Jean-Pied-de-Port (VILLARET-LAU); Orthez (herb. G. DE NIEHE-BRNU); Olhette (GOMBAULT-S); Vialer (DURAND-TL); Bidarray (GOMBAULT-S); Valle Speira ad Col de Speghny (BUBANI-PRC, WU, RO). HAUTES PYRÉNÉES: Lac de Lourdes (herb. H. SUDRE-TL). BOUCHES-DU-RHÔNE: Marais d'Audience en „coustiere“ de la Crau (MOLINIER-MARS).

**Portugal:** SERRA DO GEREZ: (FELGUEIRAS-COI); ROMARIZ et L. G. SOBRINHO-LISU); Lernte (ROMARIZ et L. G. SOBRINHO-LISU); Altergana (SOBRINHO et ROMARIZ-LISU). POREJO: (CARVALHO-COI). MINHO: Salgueiro (SINCLAIR-E). PORTO: S. Gens (JOHNSON-GOET, LISU; SAMPAIO-W, WU, G); Monte Serra (LJÄGREN-S); Leca da Palmeiri (LEBOISDONSEAU-LISU). Ilhavo: Eninta da Valenta (J. MATOS, A. MATOS et A. MARQUES-COI). AGUEDA: Areias (A. FERNANDES, R. FERNANDES et F. SOUSA-COI). Santa Comba-Dao: (J. et A. MATOS et A. MARQUES-COI). Beira Litoral: Figueira da Foz (SOBRINHO-S). Mata do Feja (SOUSA-COI); Velho, Montemór (MATOS-C). COIMBRA: Mata d'Antanol (FERREIRA-ZT); Carregal (FERREIRA-COI); Lousa, Arneiro (J. et A. MATOS-COI). Sabonga: Poiaras (GONCALVES-COI). Pinhal de Leiria: (FELGUEIRAS-COI). ESTREMADURA: Villa Nova de Ourem (DAVEAU-COI, LISU, C); Cintra, Pinhal do Escuento (RAINHA-MA, S); Serra do Cintra (DAVEAU-LISU; MEDINA-COI); Monsarrat (DA CUNHA-LISU). Arrentella: Pinhal do Marco (DAVEAU-COI); Seixal (DAVEAU-LISU). Poceirao: Pegoas (DAVEAU-LISU). Vendas Novas: Vale do Falagueiro (FERNANDES et SOUSA-S, COI). Inter Comporta et Melides (LISU). ALGARVE: Serra da Picota Mondique (BOURGEAU-GOET, C, LD). Mata Nacional do Pinhal do Urso (DA CUNHA et SOBRINHO-LISU).

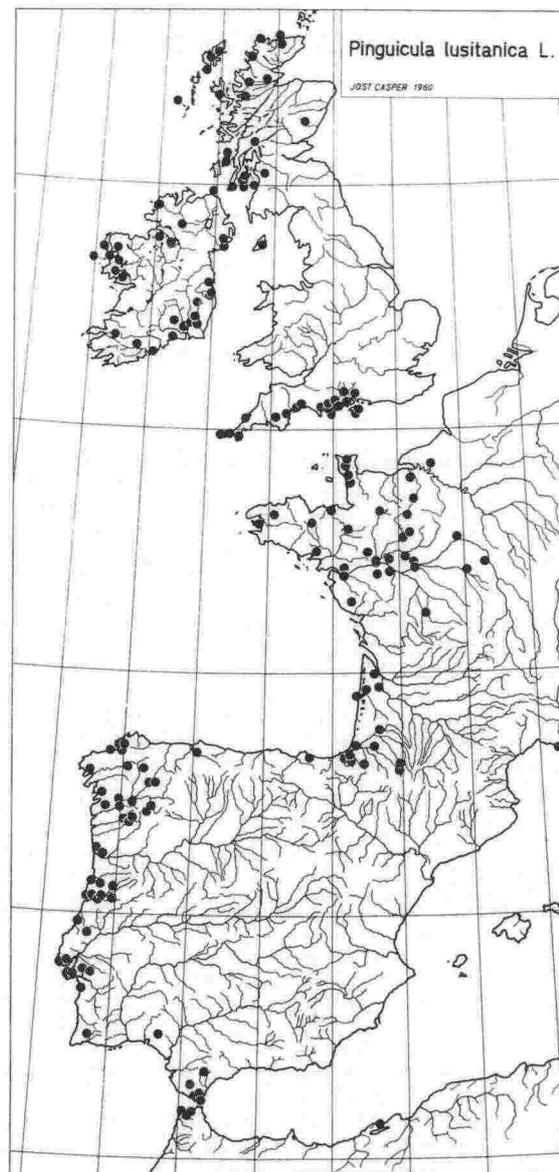


Abb. 23. Areal von *P. lusitanica*.

Spanien: ASTURIEN: Sierra del Chorro (DURIEU-LE); Colunga (HERONIMO-BC 53080). GALICIEN: (MERINO-MA); Coruna, Lamas Zas (BELLOT et CASASECA-G); Carnota (BUCH-H); Pontevedra, Arosa (GEZE-TL). ANDALUSIEN: Sierra de Palma (REVERCHON-E, P; PORTA et RIGO-WU); Picacho de Alcala de los Gazules (BOURGEAU-P); Connillas (LAINZ-BC 117285). ALGECIRAS: Sierra de la Luna (NILSSON-LD, C). Cadix: Cobre (LINDBERG-LD, H). Aguazales de Don Antonio de Urquiola: Mt. Amloto (GUINEA-MA).

Nordafrika: MAROKKO: Tanger (GRAM-C); Kap Spartel (JAHANDIEZ-LD); Djebel Kebir (RO); inter Tandja et El Araix FONT QUER-MA, G). ALGERIEN: Oran-Djebel Santo (D'ALLEIZETTE-CLF).

*P. lusitanica* ist in mehr als einer Hinsicht eine bemerkenswerte Sippe. Sie ist relativ lange bekannt, wurde lediglich in wenigen Fällen mit anderen Arten ihres Verbreitungsgebietes verwechselt und von LINNÉ (1753) in ihrem Artrang bestätigt. Ihre Sonderstellung innerhalb der europäischen *Pinguicula*-Vertreter wurde frühzeitig erkannt, doch blieb es BARNHART (1916) vorbehalten, die taxonomischen Konsequenzen zu ziehen. Er gliederte *P. lusitanica* auf Grund ihres Blütenbaus in seine Untergattung *Isoloba* ein.

Die isolobe Krone, deren Lappen untereinander fast gleichgestaltet sind und gleichmäßig divergieren, der von der zylindrischen Kronröhre deutlich abgesetzte und mit ihr einen festen Winkel bildende Sporn sowie der kräftig entwickelte Gaumen mit Gaumenleiste sind Charaktere, die in dieser Ausprägung keine andere europäische Art aufzuweisen hat.

Vergleichbar im altweltlichen Teilareal sind ihr überhaupt nur die beiden ostmediterranen Cardiophyllum-Sippen *P. hirtiflora* und *P. crystallina*, deren Blütenfärbung, Ausrandung der Kronlappen, Gaumen und tropischer Wuchsformtyp auf den Isoloba-Komplex hinweisen, die aber hinsichtlich der Kronröhren- und Spornbildung erheblich abweichende Züge besitzen. Dennoch ist SCHINDLER (1907/08) eindeutig im Recht, wenn er *P. hirtiflora* und *P. crystallina* dem Entwicklungsbereich um *P. lusitanica* zuordnet.

Morphologisch enger schließt sich *P. lusitanica* an die Coastal-Plain-Typen des Subgenus Isoloba an. Es dürfte selbst dem Kenner nicht leicht fallen, *P. pumila* von *P. lusitanica* auf Anhieb zu unterscheiden. Um so mehr überrascht es, daß *P. lusitanica* mit  $2n = 12$  Chromosomen zytologisch so gar nicht zu *P. pumila* passen will, wo  $2n = 22$  Chromosomen gezählt wurden. Dieser „Widerspruch“ zwischen Zytologie und Morphologie verliert allerdings etwas an Schärfe, wenn man berücksichtigt, daß der Formenkreis Isoloba zytologisch überhaupt uneinheitlich zu sein scheint (siehe S. 34). Hier müssen künftige zytologische Untersuchungen ansetzen.

In ihrer Verbreitung ist *P. lusitanica* auf die atlantischen Bezirke Westeuropas und Nordwestafrikas beschränkt, wo sie Moore, feuchte Heiden und Küstenfelsen der planaren bis collinen Stufe besiedelt (Abb. 23, S. 73; ohne Orkney-Inlands-Teilareal). Vom Kap Spartel in Marokko und vom Djebel Santo in Algerien über die Sierra de la Luna und Sierra de Palma in Andalusien erstreckt sich ihr Areal über fast ganz Lusitanien, wo sie als Pflanze der Litoralregion oft mit *Drosera intermedia* vergesellschaftet ist (QUINTANILHA 1926). Über Galicien und Cantabrien gewinnt sie Anschluß an die Pyrenäen, wo sie in den niederen Lagen noch im Département Hautes Pyrénées vorkommt. In ganz Westfrankreich (nördlich bis Dünkirchen) ist sie häufig. DE CANDOLLE (1807) rechnet sie hier zum Verbreitungstypus von *Erica ciliaris* (vgl.: LEMÉE 1931, CARIÉ 1958). Östlich der Loire kommt sie nicht mehr vor. MOLINIER gibt sie aus der Crau-Ebene, zwischen Arles und Marseille, an (vgl. Mém. Soc. bot. France 1950—51, p. 100). In Irland besiedelt sie vorwiegend die randlich gelegenen, küstennahen Gebiete der Insel, fehlt dagegen dem zentralen Teil fast gänzlich. In den Mourne Mountains steigt sie bis in eine Höhe von 1560 f. auf. In England und Schottland ist sie auf die westlichen Bezirke beschränkt. Ihr nördlichstes Vorkommen liegt unter  $58^{\circ} 58' N.$  auf den Orkney-Inseln (BENNETT 1923).

Ökologisch ist bemerkenswert, daß *P. lusitanica* mit assimilierender Blattrosette überwintert und keine Winterknospen bildet.<sup>14</sup> Die Pflanze ist Selbstbefruchter: das Stigma ist zurückgekrümmt und ragt in die Antherenfächer hinein (HENSLOW 1880).

Die engen morphologisch-taxonomischen Beziehungen der lusitanischen Sippe zu den neuweltlichen Isoloba-Typen und der extrem atlantische Charakter ihrer Verbreitung deuten auf eine alte nordatlantische Arealbildung hin (siehe S. 56—57). In gewisser Weise verkörpern diese Arten auf höherer taxonomischer Rangstufe — Kategorie der Sektion! — das atlantisch-amerikanische Florenelement („Hiberno-American-Flora“ WEBB's 1952), dem u. a. *Eriocaulon septangulare* WITH., *Sisyrinchium angustifolium* MILL., *Spiranthes romanzoffiana* CHAM. ssp. *gemmipara* (SM.) CLAPHAM und ssp. *stricta* (RYDB.) CLAPHAM, *Limosella subulata* IVES und *Najas flexilis* (WILLDENOW) ROSTK. et SCHM. zugerechnet werden.

Zur Erklärung der Disjunktion Nordamerika—Westeuropa sind verschiedene Hypothesen herangezogen worden. Eine nordatlantische Landverbindung im ausgehenden Miozän forderten beispielsweise STEFFEN (1935) und MARKGRAF (1952). A. & D. LÖVE (1958) konnten wenigstens für *Eriocaulon* und *Sisyrinchium* nachweisen, daß die in Frage stehenden britischen Arten mit denen Nordamerikas nicht identisch sind und verlagerten damit das Problem auf eine andere Ebene, etwa auf das gleiche taxonomische Niveau wie im Falle *P. lusitanica*—*P. pumila*. In gewissem Sinne kommt die Vorstellung HULTÉN's (1937, 1957), daß seine amphiatlantischen Pflanz-

<sup>14</sup> In Kultur verhält sie sich oft wie ein annuelles Kraut.

zen in Europa und Nordamerika Relikte circumpolarer Areale wären, meiner Hypothese nahe, daß die eigentümliche Arealdisjunktion Amerika—Westeuropa in der Sektion *Isoloba* auf ein altes nordatlantisches Verbreitungsgebiet zurückgeht (siehe S. 57).

*P. lusitanica* ist zweifellos ein altes Element der atlantischen Flora Europas. Sie ist ein Relikt der europäischen *Isoloba*-Flora, sicher aber ein abgeleiteter Typ dieser Formengruppe, die heute in der Neuen Welt artenreich vertreten ist. Ob die Arealgestalt von *P. lusitanica* in jeder Hinsicht nacheiszeitlicher Prägung ist — die Frage der Überdauerung der Eiszeiten an klimatisch begünstigten Örtlichkeiten Irlands durch südlich verbreitete Pflanzen ist heftig und widerspruchsvoll erörtert worden (z. B. FORBES 1846; PRAEGER 1924, 1932, 1939; DEEVEY 1949; WEBB 1952; HESLOP-HARRISON 1953; GOOD 1953) —, mag dahingestellt bleiben. Daß sie wesentlich ausgedehnter war als heute, beweisen die abgesprengten Vorkommen im Rhone-Delta und in Algerien.

Subsect. *Agnatiformis* subsect. nov.

Corolla mediocris (10—18 mm longa), lobis integerrimis vel parum emarginatis; tubus cylindricus cum palato et cymatio palati. Chromosomata  $2n = 22$  (adhuc solum in *P. pumila* numerum inita).

Typusart: *P. pumila* MICHX.

Zwei Arten in den Küstengebieten der südöstlichen Vereinigten Staaten und in Mexiko.

2. *P. pumila* MICHX. Fl. Bor.-Amer. I (1803) 11

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis filiformibus numerosis. Folia numerosa radicalia rosulata integerrima ovato-oblonga basin versus abrupte angustata subrotundata vel subemarginata margine paulum involuta superne glanduloso-viscosa glandulis sessilibus stipitatisque  $\pm$  dense vestita basin versus imprimis secundum nervi mediani pilis longis subulatis (7) 10—19 (26) mm longa (3) 5—8 (12) mm lata laeteviridis vel obscure-virentia. Hibernacula nulla. Pedicelli (1) 3—6 (12) erecti teretes glandulis stipitatis  $\pm$  dense obtecti (36) 55—125 (182) mm alti uniflori. Flores mediocres (8) 12—18 (20) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus obscure-viridis vel fusco-ruber extus glandulis stipitatis dense vestitus; labium superum usque ad basin fere trilobum lobis lineari-oblongis subrotundatis subtruncatis vel subemarginatis 1,5—2,5 mm longis; labium inferum usque ad dimidium bilobum lobis triangulari-oblongis 1—1,5 mm longis. Corolla subisloba pallide-violacea vel pallide caerulea vel rosea vel albescens raro lutea extus glandulis stipitatis modice densis obtecta lobis obovatis vel subcordatis  $\pm$  0,75 mm late emarginatis aequae longis ac latis. Tubus subcylindricus violaceus vel luteus saepe venis rubro-fuscis (3) 4—6 (7) mm longus (2) 3—4 (5) mm latus intus pilosus cum palato et cymatio palati. Palatum conicum non exsertum sulphureo-luteum  $\pm$  2 mm longum  $\pm$  0,7 mm latum dense pilosum pilis breviter stipitatis clavate capitatis; cymatium antice pilis stipitatis moruliformiter capitatis rubro-luteis in duabus lineis utrimquesecus cymatii palati pilis irregulariter capitatis. Calcar cylindrico-subulatum acutiusculum vel obtusum fusco-purpureum vel luteum (2) 3—5 (7) mm longum cum tubo angulum subvalidum subobtusum formans. Stamina 1,5 mm longa; antherae albido-luteae; filamenta albida; pollen (4) 5—6 (7) colpdatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis dense obtectum. Stigma bilabiatum violaceo-albidum; labium inferum suborbiculatum superne papillatum inferne pilosum. Capsula subglobosa 4—5 mm diametro calyce incluso. Semina scobiformia numerosa fusiformia 0,3—0,5 mm longa 0,2—0,3 mm lata alveolata.

Chromosomata  $2n = 22$ .

Floret XI—VII.

Holotypus: in humidis apricis Georgiae (MICHX. — non vidi).

Hab. in sabulosis humidis regionis pinetorum („low pine land“, „pine barrens“, „palmetto-pine-woods“ ut dicitur) in planitiebus maritimis („Coastal Plain Province“ ut dicitur) Americae borealis inter ortum solis et meridiem spectantis; ab oriente civitatis Texas (Co. Warren) per meridiem civitatum Louisiana et Mississippi usque ad civitatem Alabama; a civitate North Carolina (Burgaw) per civitates South Carolina, Georgia, Florida usque ad Bahama insulas (Andros) dispersa.

Syn.: *P. australis* NUTT. J. Acad. nat. sci. Philadelphia 7 (1834) 103 — *Isoloba pumila* (MICHX.) RAF. Fl. Tellur. 4 (1838) 59 — *P. floridensis* CHAPM. Fl. southern U. S. ed. 2 (1883) suppl., 635 — *P. violacea* MICHX., nom. nud., ex LAM. J. hist. nat. I (1792) 409 (cf. REHDER in J. Arnold Arb. 4 [1923] 5) — *P. p.* var. *Buswellii* MOLDENKE, Phytologia I (1934) 98.

Icon.: GODFREY & STRIPLING in Amer. Midland Nat. 66 (1961) 398, Fig. 1.

Icon. nostr.: Abb. 3, Fig. 2, S. 17 (pili); Abb. 8, Fig. 5, S. 24 (flos); Abb. 22, Fig. 1, S. 70 (flos); Taf. 1 (habitus).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 24, S. 76.

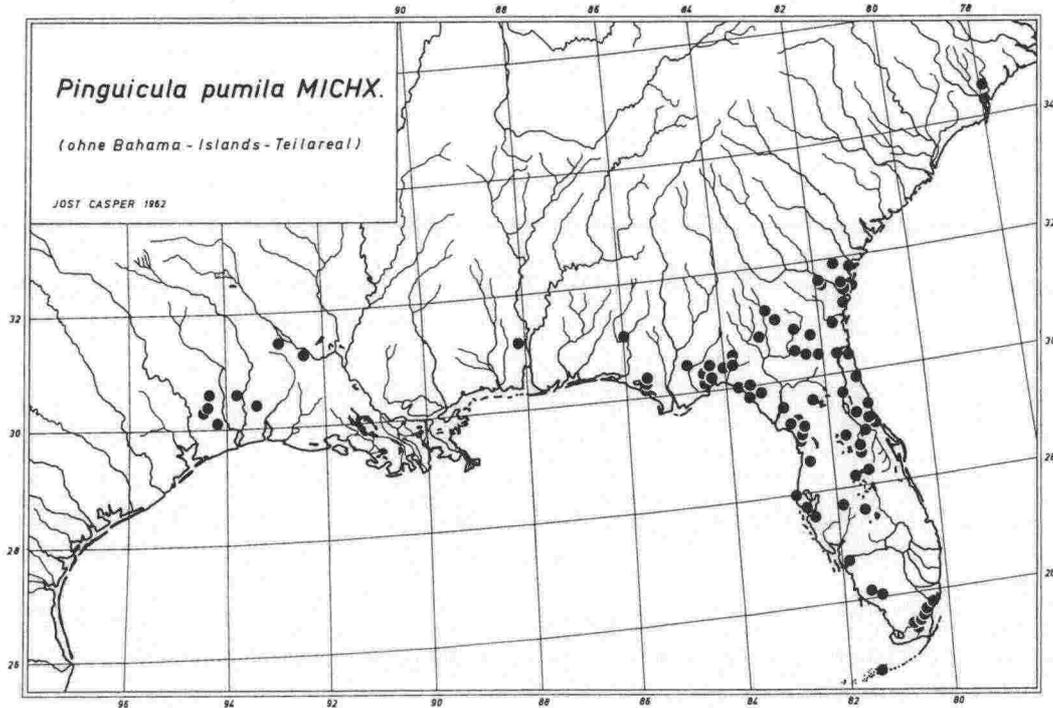


Abb. 24. Areal von *P. pumila*.

**Specimina visa:**

Texas: Warren (TEX 182437); HARDIN CO.: (TEX 134115), Kountze (TEX 134113), Fletcher (DS 204158, MO 814492), 6 mi. s.w. of Kountze (TEX 134102), Beaumont (TEX 134116); NEWTON CO.: 30 mi. s. of Newton (TEX 134112), 10 mi. n. of hwy 63-Farm Road, 612 junction (TEX 137693).

Louisiana: Calcasieu Parish, Dequincy (PH 10235); Chopin, Natchitoches Parish (MO 794456); Alexandria (NY, herb. TORREY, leg. STALE).

Alabama: Citronell (ILL, coll. MOFFATT); GENEVA CO.: 3 mi. n.e. of Samson (NA 247730).

North Carolina: Holly Shelter Swamp, E of Burgaw (CM 15767); Wilmington (CM 4819); COLUMBUS CO.: Delco (NA 199401); PENDER CO.: Holly Springs Bay (GA 51609).

Georgia: LOWNDES CO.: 9 mi. s.e. of Valdesta (GA 16654), Lake Park and Twin Lakes (GA 28470); COFFEE CO.: Willacoochee (MO 1764251); CLINCH CO.: 2 mi. n. of Homerville (UC 888026); CHARLTON CO.: Chesser's Island, Okefinokee Swamp (HARPER Nr. 790, PH 846246), 1 mi. n.e. of Camp Cornelia (GA 13937); CAMDEN CO.: 2 mi. s. of Woodbine (ILL, coll. MOLDENKE nr. 158; MO 1002254); Jesup (MO 773427); LIBERTY CO.: Hinesville (CM 13433); BRYAN CO.: 9 mi. s.e. of Richmond Hill (BH, coll. MOORE jr., LAWRENCE nr. 744; GA 54570); WAYNE CO.: s.w. of Jesup (GA 23473), 5 mi. s. of Jesup (GA 51607); MC INTOSH CO.: 5 mi. s. of Eulonia (ILL, coll. AHLES & BELL nr. 7801), n. of Darien (GA 30735, CM 13283), Sapelo Island (TEX 167274); GLYNN CO.: 8 mi. and 5 mi. w. of Brunswick (GA 24826 + 13964), 8 mi. n. of Brunswick (NA 8160).

Florida: BAY CO.: Lynn Haven (NY 2304), St. Andrew (MIN 191323), Southport, St. Andrew Bay (NY 2251), Apalachicola (MO 788381); LIBERTY CO.: Stosford (NY, SMALL, MOSIER & MATTHAUS 12848), Tallahassee (CM 2116, MIN 502525); FRANKLIN CO.: St. James (FSU 22765); LEON CO.: 9 mi. w. of Tallahassee (FSU 31522); WAKULLA CO.: U. S. 98 to Shell Point, St. Mark's Wildlife Refuge (UC M 112524, FSU 40361 + 40362), Wacissa River (ILL, coll. LIGHTHIE), 2 mi. e. of Newport (FSU 63143, FSU 54063), 2,5 mi. e. of Newport (FSU 56014), near Crawfordville (FSU 7788); JEFFERSON CO.: North side of Aucilla River, s. of Lamont (2024 BH); TAYLOR CO.: 14 mi. s.e. of Perry (UC M 113099), Keaton & Adams Beach (BH, coll. WEST & ARNOLD), 4 mi.

n.e. of Fenholloway (MO 1201786), near Athena (FSU 43001), near Covington (FSU 63145), 1 mi. s. of Salem (FSU 31519); DIXIE CO.: 8 mi. s. of Old Town (FSU 39118); COLUMBIA CO.: (MO 1764247); LEVY CO.: 1 mi. s. of Otter Creek (FSU 56287), 5,5 mi. w. of Bronson (FSU 63188), n. of Gulf of Hammock (F 1438185), 4 mi. n. of Citrus County line (NY, COOLEY, WOOD & WILSON 5985); BAKER CO.: (MIN 191318), Macclenny (MO 1764242); DUVAL CO.: Jacksonville (ILL, coll. CURTISS 6104 + 1829; GA 36940, VT, MO 766885, MIN 191317, UC 102921); ALACHUA CO.: 8 mi. s. of Gainesville (BH 3294, UC 888024), Palatka (CM 6210); MARION CO.: 2 mi. e. s. e. of Lynne (FSU 36768); ST. JOHNS CO.: St. Petersburg (PH 628499), St. Augustine (ILL, coll. REYNOLDS; VT, MO 1764250, UC 27926); FLAGLER CO.: s. of Haw Creek (ILL, coll. HOOD); VOLUSIA CO.: (NY, coll. PIERSON 7041), near Enterprise Junction (MO 720701), along Barberville-Ormond (FSU 13555); CITRUS CO.: between Lecanto and Crystal River (BH 3311), 4 mi. n. w. of Lecanto (BH 3306, UC 888023); HERNANDO CO.: May Prairie (NY, coll. COOLEY & MONACHINO), Dunedin (MO 1764248); LAKE CO.: Eustis (CM 2116, UC 102920, DS 216852, MO 1764244, MIN 191316); ORANGE CO.: Bithlo (BH, coll. MACDANIELS); OSCEOLA CO.: 9 mi. w. s. w. of Kissimmee (GA 51610), w. of Deer Park (MO 1001899), s. e. of St. Cloud (BH, coll. MOORE jr. et al. nr. 5820), 3—4 mi. s. e. of Fort Meade (CM 6346 + 19330); MANATEE CO.: (MO 1764249; NY, herb. ROTHROCK); HIGHLANDS CO.: Sebring (GA 31024); LEE CO.: Fort Myers (CM 5771, MO 801070); COLLIER CO.: (BH, coll. MOORE jr. nr. 7099), along old Tamiami Trail (ILL, coll. MOLDENKE nr. 981 a); DADE CO.: Miami (CM 2032), East of Naranja (PH 569724), 1 mi. n. of Royal Palm State Park (NA 16133), Cutler (NA 238058), near Royal Palm Hammock (BH 6259), 5 mi. s. w. of Florida City (BH, coll. CRAIGHEAD nr. 1232); MONROE CO.: Big Pine Key (NA 114297, UC M 026285, MO 1187052), Halcyon-Beach (F 1492540).

Bahama-Islands: Red Bays, Andros (NY, coll. J. I. & A. R. NORTHROP nr. 572).

*P. pumila* zeichnet sich vor allen anderen SE-nordamerikanischen *Pinguicula*-Arten durch die große Variabilität ihrer Merkmale aus. Unzweifelhaft ist sie die habituell kleinste Sippe des Formenkreises, ihre Blattrosetten können aber unter besonders günstigen Feuchtigkeitsbedingungen mehr als doppelt so groß wie gewöhnlich sein (WOOD & GODFREY 1957). Entsprechend veränderlich sind die Blütengröße sowie die Färbung der Krone. Blaue oder weiße Kronlappen, blaue oder gelbe Kronröhren, rötliche oder gänzlich gelb gefärbte Blüten kommen zum Teil innerhalb einer einzigen Population vor. Dennoch ist kaum zweifelhaft gewesen, was MICHAUX (1803) unter seiner *P. pumila* verstanden wissen wollte. Und nur einmal (MOLDENKE 1934) wurde eine gelbblühende Form vom Collier County, Florida, als var. *buswellii* aus dem Sippenverband ausgegliedert.<sup>15</sup>

Die Sonderstellung der *P. pumila* drückt sich morphologisch in der spezifischen Ausbildung des zapfenförmigen, aus dem Kronschlund nicht herausragenden Gaumens, in der dichten Behaarung des Kelches, in den mit maulbeer-morgensternartigen Köpfchen versehenen Röhrenhaaren und in dem verhältnismäßig „langen“, zylindrisch-pfriemlichen, stumpf-spitzlichen Sporn aus.

Auf die Ähnlichkeit von *P. pumila* mit *P. lusitanica* habe ich bereits hingewiesen (siehe S. 74). Um so wichtiger erscheint die chromosomale Differenz: *P. lusitanica* mit  $2n = 12$  Chromosomen steht zytologisch bisher völlig isoliert, *P. pumila* mit  $2n = 22$  Chromosomen „gehört“ zytologisch zu *P. ionantha* ( $2n = 22$ ), die aber morphologisch *P. planifolia* ( $2n = 32$ ) und *P. primuliflora* ( $2n = 32$ ) näher steht.

Vegetative Vermehrung durch blattbürtige Pflänzchen ist beobachtet worden (WOOD & GODFREY 1957).

Das Areal der Sippe erstreckt sich vom südöstlichen North Carolina bis zur Südspitze Floridas (Big-Pine-Key) und zu den Bahamas (Andros) und dehnt sich westlich bis in das zentrale Louisiana und das östliche Texas aus (Abb. 24, S. 76). Es überspannt 17 Längengrade und rund 12 Breitengrade: es ist das größte Verbreitungsgebiet, das eine Coastal-Plain-Sippe besiedelt. Wenn die von mir eingesehenen Belege einigermaßen die gegenwärtigen Verbreitungsverhältnisse widerspiegeln, dann ist das Areal bizentrisch mit einer Lücke zwischen  $88^{\circ}$  und  $92^{\circ}$  wL, die etwa dem Mündungsgebiet des Mississippi entspricht. Ich habe für diese auffällige Disjunktion keine zureichende Erklärung.

Innerhalb des Verbreitungsgebietes bevorzugt *P. pumila* offene, sandig-humose, feuchte Örtlichkeiten in den „pine-lands“, „pine-barrens“, „pine-palmetto (*Pinus-Sabal palmetto*)-flatwoods“ der Küstenebenen an Straßenrändern, Tümpelufeln oder Wassergräben; seltener besiedelt sie grasige Plätze am Rande der Savannen.

HARSHBERGER (1958) bezeichnet die Flora der „coastal plain“ als sehr jung, da das Küstenland erst seit dem Pleistozän ständig aus dem Meere aufgetaucht sei. Dann müßten die heute die Küstenebenen besiedelnden Sippen entweder durch Mutation „or otherwise“ (p. 212) seit dem Pleistozän entstanden oder aus anderen Gebieten, z. B. Westindien, in diese eingewandert sein. Zweifellos gab es während der Pliozänzeit in den da-

<sup>15</sup> Wenn man die MOLDENKE'sche „Sippe“ überhaupt gesondert kategorisieren will, dann höchstens als f. *buswellii*. Ich sehe davon im Einvernehmen mit WOOD & GODFREY (1957) ab.

maligen Küstenregionen des südöstlichen Nordamerika ähnliche Pflanzenformationen wie heute (HIRMER 1942) und damit Möglichkeiten für die Existenz von Fettkräutern z. B. des *Isoloba*-Typs. Dann ginge wohl das gegenwärtige Areal auf postpleistozäne Einwanderung zurück — und daran kann nicht gezweifelt werden —, die Sippen selbst dürften aber wesentlich älter sein (siehe S. 54). Das Verbreitungsgebiet der *P. pumila* ist in seiner gegenwärtigen Konfiguration folglich sehr jung. Da die Art außerhalb ihres Areals lediglich zu mexikanischen und westeuropäischen Sippen taxonomische Beziehungen besitzt, dürfte sie einem Formenkreise entstammen, der im Pliozän im mexikanisch-südostnordamerikanischen küstennahen Raum siedelte. Auf keinen Fall kommen westindische Elemente als Ausgangsmaterial in Frage (siehe S. 55).

### 3. *P. lilacina* SCHLECHT. et CHAM. in *Linnaea* 5 (1830) 94

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis filiformibus numerosis. Folia numerosa radicalia rosulata rotundata-ovato vel obovata obtusa integerrima margine vix involuta in statu sicco tenuissime membranacea basin versus cuneatim angustata superne glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis disperse vestita basin versus utrimque nervi mediani pilis nonnullis subulatis adpersa (15) 20—35 (45) mm longa (9) 12—17 (23) mm lata. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—9 erecti filiformes glandulis stipitatis modice dense basi apiceque dense obsiti (35) 50—120 (170) alti uniflori. Flores mediocres (8) 10—15 (17) mm longi (calcari incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis disperse obsitus; labium superum usque ad  $\frac{2}{3}$  longitudinis trilobum lobis oblongis obtusis vel acutiusculis; labium inferum usque ad dimidium bilobum lobis ovato-lanceolatis acutiusculis. Corolla subisoloba lilacina albido-lilacina pallide caerulea vel albescens fauce lutea extus glandulis stipitatis singularibus oblecta lobis obovatis obtusis vel subrotundatis integerrimis vel plane vel leviter emarginatis paulum longioribus quam latis 4—5 mm longis 3—4 mm latis. Tubus subcylindricus 3—4 mm latus cum palato et cymatio palati intus disperse pilosus pilis longis clavate capitatis infra palati pilis similibus crassioribus in striis triabus retro conversis. Palatum semilenticiforme  $\pm$  1 mm longum  $\pm$  1,5 mm latum luteum saepe leviter emarginatum pilis tenuibus brevibus dense oblectum. Calcar breve cylindricum obtusum subrectum saepe sursum versus (1,5) 2,5—3 (4) mm longum quartem totius corollae longitudinis partem subaequans cum tubo angulum obtusum subvalidum formans. Stamina  $\pm$  1,5 mm longa; antherae  $\pm$  0,5 mm longae; pollen (4) 5—6 (7) colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis modice dense obsitum. Stigma bilabiatum labium inferum papillatum. Capsula subglobosa  $\pm$  2 mm diametro calycem non superans. Semina scobiformia numerosa fusiformia 0,5—0,6 mm longa 0,2—0,25 mm lata alveolata.

Chromosomata ignota.

Floret X—IV (V—IX?).

Holotypus: Mexico (SCHIEDE 113 — !HAL).

Isotypus: Mexico (SCHIEDE et DEPPE 113 — !LE).

Hab. in graminosis umbrosis ad latera montium humida praesertim in saxis humidis regionis temperatae vel frigidae (700—2400 m); in Mexico, Guatemala et Honduras (?) hinc inde.

Syn.: *P. obtusiloba* Dc. Prodr. 8 (1844) 30 — *P. scopulorum* T. S. BRANDEGEE in Zoë 5 (1908) 257 — non *P. lilacina* SEEMANN Bot. Voy. „Herald“ (1852/54) 324.

Icon.: A. Dc. in Moç. et Sessé, Calq. dess. fl. Mex. (1874), t. 1071, f. 1.

Icon. nostr.: Abb. 3, Fig. 3, S. 17 (pili); Abb. 22, Fig. 2, S. 70 (flos); Abb. 40, Fig. 1, S. 148 (habitus).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 25, S. 79.

#### Specimina visa:

Mexiko: Mexique (GHIESBREGHT 1848-G); Mexiko (ex herb. FISCHER-LE); Misantla (SCHIEDE & DEPPE nr. 1159-HAL; F 1468540); in umbrosis pr. Jalapam (ex herb. CHAMISO nr. 444-HAL); P. de Jalapa (coll. LINDEN nr. 161-G); Mirador (LIEBMANN, pl. mex. nr. 2677-C); Vera Cruz, Zacuapan, Barranca de Jenampe (C. A. PURPUS nr. 1871-UC 139705); Tamaulipas, San Juan (leg. KEMP-NY); Nueva Leon, Dulces Nombres (leg. MEYER & ROGERS nr. 2761-G), near Monterey (leg. CANBY & JOURNEY nr. 185-PH); Oaxaca, Cordillera (GALEOTTI 1840-LE); Chihuahua, San Ignacio — San Javier (ORTEGA nr. 1208-MEXU); Sinaloa, Capadero, Sierra Tacuichamona (GENTRY nr. 5528-DS 278856, NA 161402, UC); Guerrero, Chilpancingo (F 1393389).

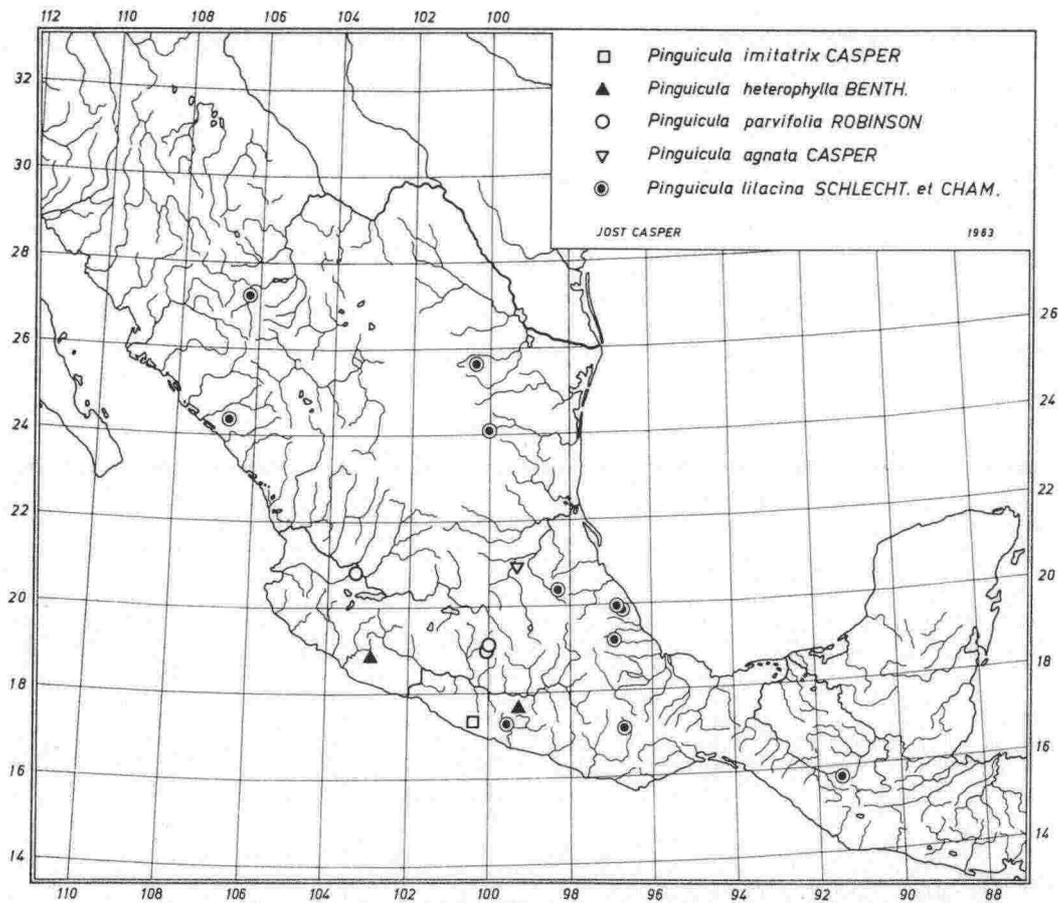


Abb. 25. Areale von *P. imitatrix*, *P. heterophylla*, *P. parvifolia*, *P. agnata* und *P. lilacina*.

*P. lilacina* wurde von SCHLECHTENDAL & CHAMISSO (1830) auf Grund der Sammelnummer 113 SCHIEDE's & DEPPE's beschrieben. Bereits zwei Jahre später verglich SCHLECHTENDAL den Belegbogen mit der Nummer 1159 der beiden Sammler und wurde auf die auffällig veränderten Größenverhältnisse aufmerksam, die ihn veranlaßten, die letztere Sammelnummer mit einem Fragezeichen zu versehen.

Offenbar gilt von *P. lilacina* das gleiche wie von *P. pumila*: die Größe der gesamten Pflanze, Blatt- und Blütengröße, Blütenstiel- und Spornlänge schwanken erheblich (ERNST 1961). Bei einigen Pflanzen gibt es Blütenstiele von 40—50 mm Höhe, bei anderen dagegen lassen sich solche von 120—150, ja sogar 170 mm messen. Winzige Blüten von 8—10 mm Länge (nr. 1159) treten neben solche von 13—15, ja 17 mm Länge. Ähnliches gilt vom Sporn, dessen Länge zwischen 1,5 und 4 mm variiert.

Dennoch läßt die eindeutige Beschreibung der Autoren keinen Zweifel an den Wesenszügen ihrer Sippe. Die verkehrteirunden bis eirunden, keilartig verschmälerten Blätter, die subreguläre Krone mit ihrer zylindrischen Kronröhre, der kräftig entwickelte, in der Regel halblinsenförmige, dicht behaarte Gaumen mit Gaumenleiste und die drei Streifen dicker Haare im Tubus kennzeichnen *P. lilacina* zur Genüge.

Nun hat DE CANDOLLE (1844) neben *P. lilacina* noch eine *P. obtusiloba* aus Mexiko in seine Monographie aufgenommen, die er auf Grund einer Abbildung MOÇINO's & SESSÉ's beschrieben hat. Sie ist in den Calq. dess. fl. Mex. (1874), tab. 1071, f. 1 (Abb. 40, Fig. 1, S. 148) abgebildet. ERNST (1961) gründete auf sie seine *P. obtusiloba*, die ihm offenbar in einer Sammelnummer EHRENBERG's vorgelegen hat. Beim Vergleich des Beleges mit der Pause DE CANDOLLE's, die auf ein Original der MOÇINO-SESSÉ'schen Bildsammlung zurückgeht, fielen ihm gewisse Unstimmigkeiten auf: die von ihm gesehenen Pflanzen hätten „meist größere Blätter“. „In der Abbildung“ wäre „von der stark verschmälerten Basis der Blätter nichts zu erkennen. Sie“ wären „daher nicht verkehrteirund,

sondern verkehrteirund-spatelig“ (ERNST 1961: 174). Auch hätte er nichts von einer Kronzipfelausrandung feststellen können, die wahrscheinlich nur eine Zufälligkeit der Originalabbildung wäre.

Ich habe demgegenüber bereits an anderer Stelle betont (CASPER 1963 a), daß die ERNST'sche Gleichsetzung der Sammelnummer EHRENBURG's, die leider verschollen ist, mit der DE CANDOLLE'schen *P. obtusiloba* nicht schlüssig ist. Vielmehr war HEMSLEY (1882) besser beraten, als er DE CANDOLLE's *P. obtusiloba* in die Synonymie der *P. lilacina* verwies. In der Tat lassen sich aus den Diagnosen kaum bedeutende Differenzen herauslesen, es sei denn, man faßte die Kennzeichnung von Tubus und Sporn als „puberulus“ und die des Blütenstieles und Kelches als „pilosus“ bei *P. obtusiloba* buchstäblich auf! Dabei vergäße man aber, daß DE CANDOLLE als Typus nur eine Zeichnung vorlag, die offensichtlich keinen Unterschied zwischen „Behaarung“ und „Drüsenbehaarung“ erkennen ließ.<sup>16</sup> Auch geht es nicht an, die „foliis utrinque nigro punctulatis“ der SCHLECHTENDAL & CHAMISO zu überwerten: die im getrockneten Zustand dünnen, zarten, durchscheinenden Blätter lassen die zahlreichen sitzenden Drüsen als feine Punkte  $\pm$  deutlich hervortreten. Das gilt auch für BRANDEGEE's (1908) *P. scopulorum*, die hauptsächlich durch das Fehlen der mysteriösen „schwarzen Punkte“ auf den Blättern von *P. lilacina* unterschieden sein soll.

Vielleicht gehört *P. clivorum* STANDLEY & STEYERMARK (1944) aus Guatemala ebenfalls hierher. Leider lag mir kein blühendes Material vor. Die Beschreibung der vegetativen Organe deckt sich weitgehend mit der von *P. lilacina*, die Diagnose von Kronenlappen und Sporn dagegen weicht erheblich ab. Vielleicht ist *P. clivorum* ein ähnlich intermediärer Typ wie *P. benedicta*. Ich werde die fragliche Sippe anhangsweise als species dubia behandeln.

*P. lilacina* ist bisher vorwiegend aus Mexiko bekannt geworden. ERNST (1961) lag die Sippe in einer Sammelnummer P. C. STANDLEY's aus Honduras vor. Die wenigen Belege gestatten nicht, ein detailliertes Bild der tatsächlichen Verbreitungsverhältnisse zu entwerfen. Immerhin ist bedeutsam, daß die Sippe zu den wenigen mexikanischen Fettkräutern gehört, die den Isthmus von Tehuantepec nach Süden überschreiten (Abb. 25, S. 79). Im Norden erreicht ihr Areal den 27. Breitenkreis.

Die spärlichen Angaben über die Standortverhältnisse kennzeichnen *P. lilacina* als einen Bewohner feuchter Felsen, steiler Ufer- und Berghänge in Schluchten der Kiefern-Eichenwaldstufe auf granitischem Untergrund. Als Begleiter werden in einem Falle „mixed pine and cacti“ genannt (PAXSON, WEBSTER & BARKLEY nr. 17; M 803, F 1393389).

Wie die meisten mexikanisch-zentralamerikanischen Fettkräuter ist *P. lilacina* nur unzureichend bekannt. Ihre Isoloba-Verwandschaft steht außer Zweifel, ihre Beziehungen zu *P. pumila* sind offenkundig.

#### Subsect. *Primuliformis* subsect. nov.

Corolla magna vel maxima (15—35 mm longa), lobis profunde emarginatis vel profunde incis; tubus cylindricus fauce parum infundibuliformiter dilatatus cum palato exserto et cymatio palati. Quinque species in maritimis Americae borealis.

Typusart: *P. lutea* WALT.

Stattliche, schöne Fettkräuter der Atlantik- und Golfküstenregionen der SE-Staaten der USA, die sich durch ihre großen, farbkraftigen Blüten mit stark entwickeltem, aus der Kronröhre herausragendem Gaumen auszeichnen. Die tief eingeschnittenen Kronlappen lassen die Blüten an die von *Primula* anklingen.

#### Ser. *Pumilioideae* ser. nov.

Corolla alba vel pallide violacea.

Chromosomata  $2n = 22$ .

Reihe mit einer im Nordwesten Floridas endemischen Art, die durch ihre Chromosomenzahl mit *P. pumila* verwandt zu sein scheint, in der Mehrzahl ihrer morphologischen und habituellen Charaktere aber eher mit den Sippen der folgenden Reihe übereinstimmt.

<sup>16</sup> Im Herbarium MOÇIÑO & SÉSÉ (MA; zur Zeit F) ist kein Beleg zu DE CANDOLLE's *P. obtusiloba* vorhanden!

4. *P. ionantha* GODFREY in GODFREY & STRIPLING in Amer. Midl. Nat. 66 (1961) 405

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis numerosis filiformibus. Folia numerosa radicalia rosulata oblonga apice rotundata basin versus angustata plana integerrima superne glanduloso-viscosa glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis modice dense vestita 35—80 mm longa, (9) 15—20 (25) mm lata laetevirentia. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—5 (9) erecti glandulis stipitatis parce obtecti 95—200 (250) mm alti uniflori. Flores mediocres (12) 15—20 (23) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus atro-olivaceus plerumque plus minusve purpurascens extus glandulis stipitatis vestitus; labium superum trilobum lobis oblongis rotundatis circa 4 mm longis; labium inferum bilobum lobis ovato-triangularibus obtusis  $\pm$  3 mm longis. Corolla subisoloba pallide violacea vel alba extus glandulis stipitatis parce vestita lobis obovatis leviter emarginatis longioribus quam latis 7—9 (11) mm longis, 6—7 (9) mm latis. Tubus subcylindricus cum fauce plus saturate violaceo et venoso intus pilosus pilis albidis longe stipitatis clavate capitatis cum palato luteo et cymatio palati (4) 5—7 (8) mm longus 3—5 mm latus. Palatum conicum vel anguste cylindricum 4—6 mm longum 1,5—2 mm crassum exsertum antico luteum pilis luteis longe stipitatis clavate rubro-capitatis postico violaceum pilis singularibus vestitum; cymatium palati pilis breviter stipitatis suborbiculate vel late oblonge rubescente capitatis vestitum. Calcar breve subcylindricum obtusum flavum vel olivaceum (2) 4—5 (6) mm longum cum tubo angulum obtusum vel subrectum formans. Stamina  $\pm$  1,5 mm longa; filamenta pallide violacea vel albida; antherae pallide luteae; pollen (3) 4—5 (6)-colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis obtectum. Stigma bilabiatum labio infero violaceo vel pallide violaceo. Capsula depresso-globosa, 5 mm diametro calyce incluso. Semina scobiformia numerosa oblongo-cylindrica brunnea 0,6—0,8 mm longa alveolata.

Chromosomata  $2n = 22$ .

Floret II—IV (?).

Holotypus: Franklin County, Florida: shallow water, depression in flatwoods, 11 miles S of Sumatra; with *P. planifolia*; March 26, 1960 (GODFREY 59362-GH).

Hab. in sabulosis humidis et madidis, in vadis fossarum et paludum regionis pinetorum („pine flatwoods“ ut dicitur) in planitiebus maritimis („Coastal Plain Province“ ut dicitur) Americae borealis ad meridiem spectantis; in occidente civitatis Florida (Cts. Liberty, Franklin, Gulf et Bay) dispersa.

Syn.: *P. primuliflora* WOOD & GODFREY in Rhodora 59 (1957) 219 pr. pte.!

Icon.: GODFREY & STRIPLING in Amer. Midl. Nat. 66 (1961) 406, fig. 6.

Icon. nostr.: Abb. 3, Fig. 4, S. 17; Abb. 22, Fig. 8, S. 70 (flos).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 26, S. 83.

**Specimina visa:**

Florida: FRANKLIN CO.: 15 mi NE of Eastpoint (FSU 31517), 11 mi S of Sumatra (FSU 60991-Isotyp), 2 mi NW of Carabelle (FSU 63146), 2,5 mi N of Carabelle (FSU 55950), 3 mi N of Carabelle (FSU 60989-Paratyp), 4 mi NW of Carabelle (FSU 63148); LIBERTY CO.: 8 mi S of Telogia (FSU 60988), 6 mi N of Vilas (FSU 22259); GULF CO.: 6,5 mi S of Wewahitchka (FSU 60987); BAY CO.: 11 mi E of Panama City (FSU 54598).

Erst 1960 entdeckte GODFREY (GODFREY & STRIPLING 1961) in den Counties Franklin und Liberty im Nordwesten Floridas die blaßviolett- oder weißblühende *P. ionantha*. Sie fand sich in flachen, stehenden Gewässern auf feuchtem Sandboden der „pineland depressions“, häufig in breiten Drainage-Gräben neben Straßen oder Eisenbahndämmen in individuenreichen Populationen, die oft mit *P. planifolia* vermischt waren.

Die Sippe hatte WOOD & GODFREY (1957) bereits früher in zwei Sammelnummern vorgelegen, war damals aber verkannt und mit *P. primuliflora* vereint worden. Von ihr ist *P. ionantha* durch eine Reihe wesentlicher Charaktere deutlich unterschieden: so durch die Kronlappen, die länger als breit und einförmig violett bis weiß gefärbt sind, durch die tiefe Violett-färbung der Schlundregion, durch die violette Kronröhre und die weißen seitlichen Röhrenhaare sowie die Querstreifen in den Alveolen der Samenoberfläche. Bedeutend sind die zytologischen Differenzen: *P. ionantha* besitzt wie *P. pumila*  $2n = 22$  Chromosomen, *P. primuliflora* dagegen  $2n = 32$  Chromosomen.

Das Areal der *P. ionantha* ist auf ein kleines Gebiet zu beiden Seiten des Unterlaufs des Apalachicola Rivers beschränkt: es ist das kleinste aller Coastal-Plain-Typen. Es wird überdeckt von dem östlichen Teilareal der *P. planifolia*, während das der *P. primuliflora* sich nach Westen zu eng anschließt (Abb. 26, S. 83).

Zytologisch gehört *P. ionantha* zum engeren Entwicklungsbereich um *P. pumila*, morphologisch aber eindeutig zum Formenkreis der Primuliformes.

Ser. *Emarginatae* CASPER in Bot. Jb. 82 (1963) 330

Corolla maxima „variegata“.

Chromosomata  $2n = 32$ .

Typusart: *P. lutea* WALT.

Reihe mit den stattlichsten und schönsten Fettkräutern des Subgenus *Isoloba*. Im Bau der Krone und in der Chromosomenzahl einheitlich. Vier Arten in den Küstenregionen der südöstlichen Vereinigten Staaten von Nordamerika.

### 5. *P. primuliflora* WOOD & GODFREY in Rhodora 59 (1957) 219

Perennis. Rhizoma simplex breve, radicibus adventitiis filiformibus numerosis. Folia 8—16 radicalia rosulata circuitu  $\pm$  oblonga basi spatulata apice rotundata integerrima margine paulum involuta in statu adulto plana superne glanduloso-viscosa glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis modice dense vestita (25) 40—80 (90) mm longa (5) 10—20 (25) mm lata laete virentia. Hibernacula nulla. Pedicelli (1) 2—4 (6) erecti crassiusculi glandulis stipitatis sparse obtecti (80) 90—170 (280) mm alti uniflori. Flores sat magni (15) 17—24 (26) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus acriter viridis extus glandulis stipitatis disperse vestitus; labium superum usque ad basin fere trilobum lobis late ovato-oblongis apice rotundatis 4—6 mm longis 2—3 mm latis; labium inferum bilobum lobis semicoarctatis late ovato-triangularibus apice rotundatis  $\pm$  3 mm longis. Corolla subisoloba violaceo-caerulea in fauce flavo-maculata lobis obovatis vel suborbicularibus aequae longis ac latis (8) 10—13 mm longis 10—14 mm latis apice emarginatis crenis 2—3 mm profundis inter se tegentibus. Tubus subcylindricus paulum compressus flavus venis brunneis 4—6 (8) mm longus 3—5 mm latus (in sicco) intus pilosus pilis pluricellulatis stipitatis clavato-capitatis flavis cum palato et cymatio palati. Palatum conico-aciculare conspicuum 4—6 mm longum ex tubo 3—5 mm exsertum antico pilis pluricellulatis clavato-capitatis flavis dense vestitum postico pilis crassis pyriformiter capitatis rubro-flavis vestitum abrupte contractum in calcar. Calcar subcylindricum flavum vel flavum venis brunneis extus sparse glandulis stipitatis vestitum (2) 3—4 (5) mm longum cum tubo angulum obtusum ( $135^\circ$ — $150^\circ$ ) formans. Stamina  $\pm$  2 mm longa; antherae flavae; filamenta albida; pollen (4) 5—6 (7)-colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis nonnullis obtectum. Stigma bilabiatum album labio infero maximo antheres tegente. Capsula depresso-globosa 5 mm diametro calycem non superans. Semina scobiformia numerosa subcylindrica truncata brunnea 0,5—0,7 mm longa.

Chromosomata  $2n = 32$ .

Floret II—IV.

Holotypus: Florida: Escambia Co.: on banks of stream, at very edge of water, and amongst *Sphagnum* in shrub bog, Bayou Marcus Creek, west of Pensacola, Mar. 26, 1956 (GODFREY 54599! — FSU 24356).

Hab. in umbrosis scaturiginibus vel in fossis aqua fluente in sphagnetis rarius in sabulosis humidis planitierum maritimarum („Coastal Plain Province“ ut dicitur) Americae borealis in meridiem spectantis; a civitate Mississippi per meridiem civitatum Alabama et Georgia usque ad occidentem civitatis Florida („Florida Panhandle“) dispersa.

Icon.: WOOD & GODFREY in Rhodora 59 (1957) 218, fig. 1—7. — GODFREY & STRIPLING in Amer. Midl. Nat. 66 (1961) 404, fig. 5. Icon. nostr.: Abb. 3, Fig. 5, S. 17 (pili); Abb. 22, Fig. 7, S. 70 (flos); Taf. 2, Fig. 1 (habitus).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 26, S. 83.

**Specimina visa:**

Mississippi: HARRISON CO.: Saucier (GA 44073), Palmer Creek (FSU 24089); JACKSON CO.: Harleston (coll. DIENER nr. 838, ILL); WAYNE CO.: Bogs (MO 1764292); STONE CO.: Wiggins (TEX 134126); Biloxi (MO 783680).

Alabama: Mobile (MO 1764293), Spring Hill (MO 977608; coll. SCHNECK, ILL); COVINGTON CO.: 16 mi SW of Andalusia (GA 51608); GENEVA CO.: Geneva (GA 51598, 51595); BALDWIN CO.: Perdito R. at route 90 (DS 399887), between Lillian and Elberta (FSU 34041); W of Mobile, along Big Creek (MO 976002).

Georgia: EARLY CO.: S of Hilton (GA 33190; F 1331324).

Florida: ESCAMBIA CO.: Bayou Marcus Creek, W of Pensacola (FSU 24356), South Fork of Lindsey Creek (leg. GAINES et GAINES nr. 266, NY); SANTA ROSA CO.: 3 mi E of Jay (FSU 24570); OKALOOSA CO.: 1 mi E of Crestview (FSU 23347); WALTON CO.: Cluster Springs (FSU 54547, FSU 22346, FSU 63144), 3 mi S of De Funiak Springs (FSU 34040), 12 mi S of De Funiak Springs (FSU 22395); HOLMES CO.: 4,5 mi W of Millers Crossroads (UC M 113047, FSU 39642); BAY CO.: 1 mi S of Fountain (coll. AHLES & BELL nr. 7773, ILL).

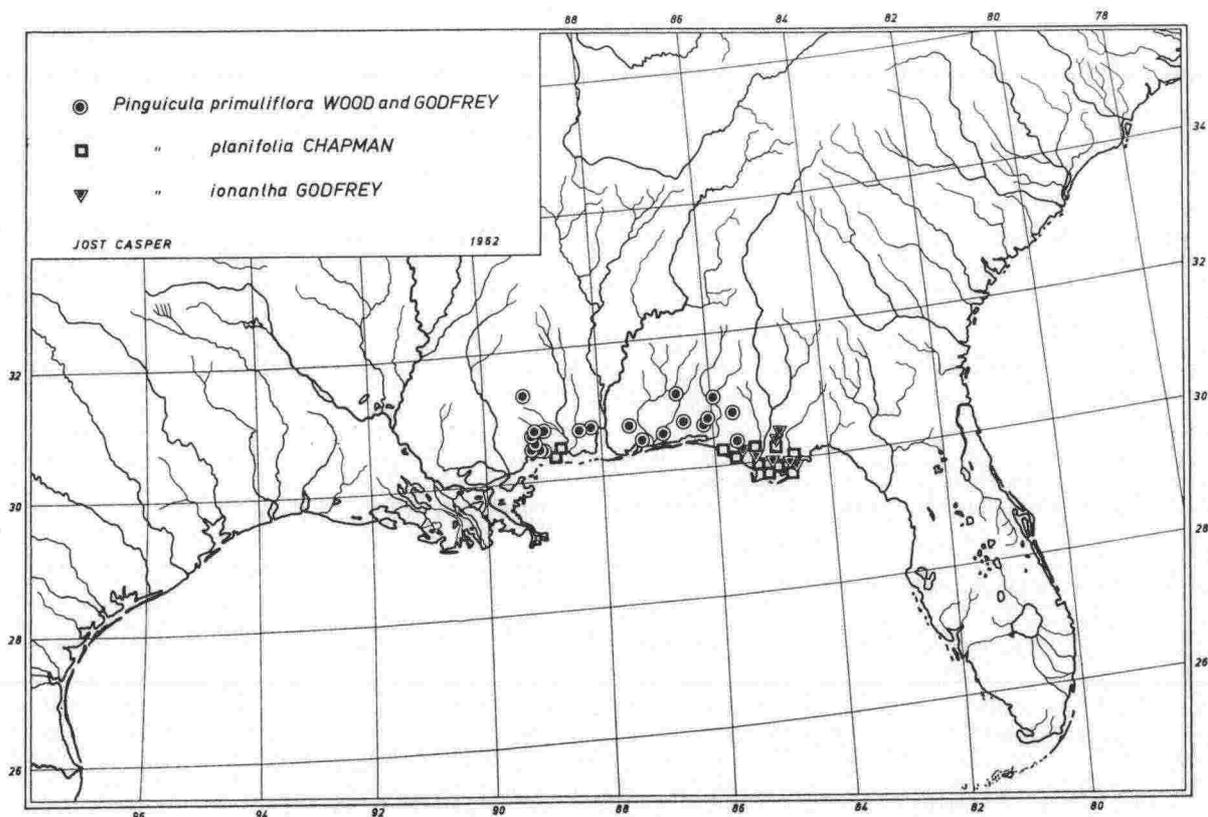


Abb. 26. Areale von *P. primuliflora*, *P. planifolia* und *P. ionantha*.

Im Jahre 1957 vermehrten WOOD & GODFREY die vier bis dahin bekannten Isoloba-Arten der Coastal-Plains um ihre schöne *P. primuliflora*, deren morphologische Eigentümlichkeiten in der „bunten“, blau-weiß-gelben Färbung der Krone, dem zapfenförmig-zugespitzten und aus dem Schlunde weit herausragenden Gaumen, den charakteristischen Röhrenhaaren, den flach ausgeschnittenen und ausgebreiteten Kronlappen, der schmalen und kurzen Kronröhre sowie dem immerhin 4—5 mm messenden Sporn bestehen.

Die Autoren wiesen darauf hin, daß unterentwickelte Individuen habituell sehr an *P. pumila* erinnerten, daß aber die charakteristische Gaumenausbildung, die Besonderheiten der Gaumen- und Röhrenbehaarung sowie die querstreifenlosen Alveolen der Samenoberfläche eigentlich jede Verwechslung bei genauer Analyse ausschlossen. Auch gewisse Anklänge an *P. planifolia* wären wohl vorhanden, verlören aber an Wert, wenn man das Augenmerk auf den bei dieser Art wesentlich kürzeren Sporn — etwa 2—3 mm lang —, auf die violett gefärbte Krone und vor allem auf die sehr tief und scharf eingeschnittenen Kronlappen richtete.

Zytologisch schließt sich *P. primuliflora* mit ihren  $2n = 22$  Chromosomen an die schon länger bekannten Sippen um *P. lutea* an (GODFREY & STRIPLING 1961).

Unter Berücksichtigung des Gesamtareals aller Primuliformes liegt das Verbreitungsgebiet von *P. primuliflora* eigentümlich zentral: es beginnt unmittelbar an der Ostgrenze der Verbreitung von *P. ionantha* und dehnt sich etwa bis an den Westrand des Mississippi-Mündungsgebietes aus. Die Sippe schließt einen Teil der auffälligen Areallücke der *P. pumila*. Ihre Westgrenze fällt etwa mit der von *P. lutea* bzw. *P. planifolia* zusammen (Abb. 26, S. 83).

Die Eigenart von *P. primuliflora* wird durch die Umstände ihres Vorkommens unterstrichen. Sie ist auf ausreichende Feuchtigkeit in besonderem Maße angewiesen und verträgt stehendes Wasser kaum. An quelligen, beschatteten Örtlichkeiten findet sie sich zusammen mit *Sphagnum* und *Pallavicinia*. An feuchten, grasigen Rändern der Straßengraben wurde sie zusammen mit *Eriocaulon*, *Lachnocaulon*, *Drosera*, *Helenium brevifolium*, *Selaginella* und *Mayaca* angetroffen. An anderen Stellen wiederum wuchs sie in *Sphagnum*- und *Mayaca*-Polstern am Fuße von *Nyssa biflora* in flachen, von klarem Fließwasser durchspülten Tümpeln, die von *Magnolia*, *Ilex*, *Kalmia*, *Viburnum* und *Rhus vernix* überwachsen waren. Auch *Orontium* und *Nymphoides* sind als Begleiter festgestellt worden.

Selten sind Standorte auf den feuchten, sandigen Böden der pine-lands. Hier kann sich die Sippe nicht optimal entwickeln.

#### 6. *P. planifolia* CHAPM. Fl. south. U. S. ed. 3 (1897) 303

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis funiformibus numerosis. Folia numerosa radicalia rosulata oblongo-elliptica vel oblongo-spathulata apice rotundata basi angustata in statu adulto plana margine vix involuta; superne glanduloso-viscosa, glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis modice dense vestita; (40) 45—95 (120) mm longa, (10) 12—19 (28) mm lata fusco-viridia vel rubro-viridia. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—3 (4) erecti proceri glandulis stipitatis modice dense apicem versus dense obtecti (157) 230—310 (333) mm alti uniflori. Flores maximi (20) 22—26 (33) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus subfuscus vel rubro-fuscus extus glandulis stipitatis disperse vestitus; labium superum trilobum lobis usque ad basin fere divisus oblongis 4—5 mm longis  $\pm 2$  mm latis; labium inferum bilobum  $\pm 3$  mm longum lobis  $\frac{2}{3}$  longitudinis coalitis oblongis vel ovato-triangularibus apice rotundatis. Corolla subisoloba violaceo-caerulea raro albescens in fauce obscure violacea extus glandulis stipitatis singularibus vestita lobis oblongo-obovatis (7) 10—16 (19) mm longis (6) 7—10 (12) mm latis usque ad  $\frac{1}{2}$  longitudinis incisione obtusa vel acutiuscula seiunctis. Tubus subcylindrico-infundibuliformis obscure violaceus (5) 6—8 (10) mm longus (3) 4—5 (6) mm latus intus pilosus cum palato et cymatio palati ad basin versus pilis albidis pluricellulatis stipitatis subulatis. Palatum procerum oblongo-conicum 3—6 mm longum  $\pm 2$ —3 mm crassum pilis flavis pluricellulatis stipitatis clavate vel irregulariter capitatis obtectum; cymatium palati pilis flavis vel rubro-flavis breviter stipitatis irregulariter capitatis obtectum; in duabus striis utrimque cymatii palati pilis irregulariter capitatis. Calcar subcylindrico-saccatum breve obtusum vel rotundatum subfuscum vel rubro-fuscum (1) 2—3 (4) mm longum cum tubo angulum subrectum formans. Stamina  $\pm 2$  mm longa; filamenta violacea; antherae flavae; pollen (3) 4—5-colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis modice dense obtectum. Stigma bilabiatum violaceum labio supero lacinia parva, labio infero suborbiculato. Capsula subglobosa  $\pm 5$  mm diametro calycem subaequans. Semina scobiformia numerosa fusiformia 0,5—0,7 mm longa 0,2—0,35 mm lata alveolata.

Chromosomata  $2n = 32$ .

Floret III—IV.

Holotypus: Shallow pond, West Florida (CHAPMAN? — non vidi). — Specimen sub nomine *P. australis* S. Fl. (CHAPMAN, non NUTTALL) — NY, leg. CHAPMAN; forsitan Holotypus?!

Hab. in vado ad ripas aquarum stagnorum vel fossarum, in paludibus *Sarraceniae*, in deiectis regionis pine-torum („pine-flatwoods“ ut dicitur) planitiebus maritimis Americae borealis in meridiem spectantis; in regione sinus Mexicanorum per civitates Mississippi et Florida dispersa.

Icon.: GODFREY & STRIPLING in Amer. Midl. Nat. 66 (1961) 402, fig. 4.

Icon. nostr.: Abb. 3, Fig. 6, S. 17 (pili); Abb. 22, Fig. 6, S. 70 (flos); Taf. 3, Fig. 1 (habitus).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 26, S. 83.

**Specimina visa:**

Mississippi: Ocean Springs (FSU 22752); JACKSON CO.: 8 mi NE of Ocean Springs (coll. R. L. DIENER nr. 825-ILL); Biloxi (MO 1764255).

Florida: Apalachicola (MO 1764280; leg. DRUMMOND-NY); BAY CO.: Lynn Haven (NY 2251); WALTON CO.: E of Bruce (FSU 54062), 35 mi W of Panama City (FSU 24388); GULF CO.: N of Wewahitchka (DS 399881), 5 mi N of Port St. Joe (FSU 835); LIBERTY CO.: 1,5 mi N of Sumatra (FSU 54058), 6 mi SE of Telogia (FSU 63147); FRANKLIN CO.: 3 mi N of Carabelle (FSU 72038), 8 mi NE of Carabelle (FSU 63149), 15 mi NE of Eastpoint (FSU 31518, FSU 31516).

*P. planifolia* ist das am wenigsten bekannte und beachtete Fettkraut der südöstlichen Küstenebenen der Vereinigten Staaten. Obwohl bereits 1897 durch CHAPMAN beschrieben und von SMALL (1933) in sein Handbuch der „Südöstlichen Flora“ aufgenommen, wurde die Sippe eigentlich erst durch WOOD & GODFREY (1957) einem breiteren Publikum zugänglich gemacht. Auch ERNST (1961) erkannte ihren Eigenwert, der sich vor allem in den flachen, dunkelroten bis rötlich-grünen Blättern, in den tief und scharf eingeschnittenen Kronlappen sowie in den morgensternartigen Köpfchen der Haare der Gaumenleiste ausdrückt. Der Gaumen ist zapfenförmig und tritt aus dem Schlund hervor. Die Kronröhre und der Sporn sind ziemlich kurz.

Im Bau der Blätter erinnert *P. planifolia* an *P. primuliflora*, der allerdings die rote Farbtönung fehlt. Sie ist habituell meist größer und schlanker als diese. In der Zahl der Chromosomen —  $2n = 32$  (GODFREY & STRIPLING 1961) — stimmen beide Arten überein.

*P. planifolia* ist häufig zusammen mit *P. ionantha* angetroffen worden. Sie bevorzugt flache, stehende Gewässer an den Rändern von Gräben oder Tümpeln, sogenannte „*Sarracenia*-bogs“ und „flatwood-depressions“, wobei die Rosetten häufig untergetaucht sind. Starke Sonneneinstrahlung verträgt sie offenbar besser als *P. primuliflora*.

Das ausgesprochen küstennahe Areal der Sippe ist wenig ausgedehnt. Ein östlicher Verbreitungsschwerpunkt zu beiden Seiten des Unterlaufs des Apalachicola-Rivers und ein westlicher Vorposten bei Ocean Springs in Mississippi sind durch eine recht erhebliche Verbreitungslücke um Mobile und Pensacola getrennt (Abb. 26, S. 83). Die Verbreitungsangaben bei ERNST (1961) sind nicht eindeutig: weder WOOD & GODFREY (1957) noch GODFREY & STRIPLING (1961) kennen die Sippe aus Texas oder Alabama, und auch ich habe kein Material von dort gesehen.

Die Verbreitungsgebiete von *P. ionantha*, *P. planifolia* und *P. primuliflora* weisen innerhalb des Gesamtareals der Coastal-Plain-Typen besondere Züge auf. Sie nehmen lediglich das zwischen dem Mündungsgebiet des Mississippi und der Apalachee-Bay gelegene Teilgebiet der Küstenebenen ein. Östlich schließt sich dann das Areal von *P. caerulea* an, während die Areale von *P. pumila* und *P. lutea* das Verbreitungsgebiet der drei oben erwähnten Arten gleichsam umfassen. Ich kann mich des Eindrucks nicht erwehren, als ob die eigentümliche Artenballung in der Region der sogenannten „Florida-Wurzel“ älter sein könnte, als es nach den Ausführungen HARSHBERGER's (1958) den Anschein hat (siehe S. 54). Doch reichen unsere geologischen Kenntnisse gegenwärtig nicht aus, um dieses Problem eindeutig zu lösen.

7. *P. caerulea* WALT. Fl. Carol. (1788) 63

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis funiformibus numerosis. Folia numerosa radicalia rosulata oblonga vel ovato-oblonga basin versus angustata apice plane emarginata margine paulum involuta; superne glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis modice dense vestita basin versus et utrimque nervi mediani pilis longis subulatis (14) 21—50 (66) mm longa (6) 8—13 (23) mm lata luteo-virentia. Hibernacula nulla. Pedicelli (1) 2—4 (7) erecti crassiusculi apicem versus angustati glandulis stipitatis  $\pm$  dense obtecti basin versus pilis longis subulatis villosi (106) 160—260 (327) mm alti uniflori. Flores maximi (19) 23—32 (40) mm longi (calcaribus inclusis). Calyx bilabiatus obscure viridis vel obscure purpureus extus glandulis stipitatis dense vestitus; labium superum trilobum lobis usque ad basin versus divisus lineari-oblongis vel lanceo-

lato-oblongis rotundatis vel obtusis saepe submarginatis vel subtruncatis (3) 5—7 (8) mm longis; labium inferum usque ad dimidium bilobum lobis lanceolatis vel triangulo-ovalibus rotundatis vel acutiusculis (2) 3—4 (5) mm longis. Corolla subisoloba violaceo-caerulea vel pallide caerulea raro albescens venis obscuris conspicuis raro albida extus glandulis stipitatis disperse vestita lobis obcordatis vel obovatis incisione acutiusculo vel subrotundato usque ad  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$  longitudinis divisis subaeque longis ac latis 11—16 mm basin versus glandulis stipitatis vestitis. Tubus campanulato-ventricosus in calcar abrupte contractus brunneo-violaceus vel viride-luteus venis violaceis reticulate notatus (6) 9—12 (16) mm longus (4) 7—10 (12) mm latus intus pilosus antico glandulis stipitatis vestitus cum palato et cymatio palati. Palatum latum crassum semilenticiforme exsertum viride luteum  $\pm$  2 mm longum  $\pm$  3 mm latum pilosum pilis longis tenuibus pluricellulatis subulatis pallide-luteis; cymatium palati et utrimque ei pilis similibus postico pilis brevibus pluricellulate capitatis. Calcar subcylindricum breve subincurvatum vel subrectum obtusum vel raro acutiusculum saepe apice crassiusculum violaceum vel viride-luteum (3) 5—7 (11) mm longum (1) 1,5—2,5 (3) mm latum cum tubo angulum subvalidum obtusum formans. Stamina 3—4 mm longa; antherae luteae; filamenta albida; pollen (3) 4—6 (7) colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis dense obtectum. Stigma bilabiatum labio infero albido-luteo superne papillato inferne subulate piloso margine fimbriato. Capsula subglobosa  $\pm$  10 mm diametro calyce incluso. Semina scobiformia numerosa oblongo-conica  $\pm$  0,5 mm longa 0,2—0,3 mm lata alveolata.

Chromosomata  $2n = 32$ .

Floret II—V.

Holotypus: Herb. TH. WALTER (destructum; cf. FERNALD & SCHUBERT in Rhodora 50 [1948] 190).

Paratypus: „*Utricularia gibba*“ (TH. WALTER nr. 487 — cf. FERNALD & SCHUBERT l. c. — non vidi).

Hab.: in sabulosis et sabuloso-turfosis humidis et madidis regionis pinetorum („pine flatwoods“, „pine-oak-gum-palmetto-woods“ ut dicitur) in planitiibus maritimis („Coastal Plain Province“ ut dicitur) Americae borealis inter ortum solis et meridiem spectantis; a civitate North Carolina (Statesville) per civitatum South Carolina et Georgia usque ad civitatem Florida (Broward County) et ad occidentem versus usque ad Apalachicola fluminem dispersa.

Syn.: *P. elatior* MICHX. Fl. Bor.-Am. 1 (1803) 11 — *Isoloba elatior* (MICHX.) RAF. Fl. Tellur. 4 (1838) 59.

Icon.: BAKER, Florida wild flowers (1926) 208 — BARNHART in Addisonia 18 (1933), t. 587 — GODFREY & STRIPLING in Amer. Midl. Nat. 66 (1961) 401, fig. 3.

Icon. nostr.: Abb. 3, Fig. 7, S. 17 (pili); Abb. 22, Fig. 4, S. 70 (flos); Taf. 3, Fig. 2 (habitus).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 27, S. 87.

#### Specimina visa:

North Carolina: Statesville (MIN 191294), Raleigh (CM 13283); MOORE CO.: Pine Bluff (CM 1913), 3 mi S of Southern Pines (NA 244493), Southern Pines (PH 631694), Warsaw (BH, herb. BAILEY); ONSLOW CO.: Deppe (NA 195875), 0,75 mi SE of Deppe Fire (NA 244233), Catherine Lake (MO 1764289); PENDER CO.: 0,5 mi N of Burgaw (UC 888015), 2 mi N of Burgaw (CM 15767); NEW HANNOVER CO.: Wilmington (CM 1278, PH 751114, MO 1052406), between Shallotte and Whiteville (NA 189057).

South Carolina: CHESTERFIELD CO.: Cheraw (NA 145338); CHARLESTON CO.: 5 mi N of Mc-Clellanville (TEX 134104), Pregnall (VT, herb. BRAINERD), Summerville (ILL, coll. DU BOIS; PH 176674, UC 67606, F 1423646); JASPER CO.: 3 mi S of Ridgeland (BH, CLAUSEN & TRAPIDO nr. 3285; UC 888015), Hardyville (PH 517317); Horry CO.: ESE of Goretown (NY, BELL nr. 6271).

Georgia: MONTGOMERY CO.: Vidalia (MO 1764288 + 798549); TELFAIR CO.: 5 mi W of Mc Rae on hwy towards Abbeville (GA 59231); EFFINGHAM CO.: 19 mi W of Savannah (GA 27849, UC 789122, MO 1570577); LIBERTY CO.: Hinesville (CM 13433); BRYAN CO.: 11 mi SE of Richmond Hill (GA 54567, UC 805292); CHATHAM CO.: 12 mi SE of Richmond Hill, 18 mi S of Savannah (BH, coll. LAWRENCE nr. 11); CAMDEN CO.: Waverly (MIN 303557), 5 mi W of Woodbine (GA 14007); LONG CO.: Fountain Hole, in Altamaha River Swamp (PH 846247); WAYNE CO.: Nahunta hwy 1,5 mi S of Jesup (GA 51594 + 23486); BACON CO.: 4 mi N of Alma (PH 768904); JEFF DAVIS CO.: Hazlehurst (GA E 8879); BEN HILL CO.: 3,5 mi SW of Fitzgerald (GA 51596); COOK CO.: 3,5 mi N of Sparks (GA 16176); COLQUITT CO.: S of Moultrie (GA 18004); THOMAS CO.: Thomasville (NA 228376, GA 42943); LOWNDES CO.: 7,5 mi S of Hahura (GA 16174), 4,5 mi S of Valdosta (GA 17102); WARE CO.: Suwannee Lake (PH 768571); GLYNN CO.: 8 mi W of Brunswick (GA 51599), 5 mi W of Brunswick (GA 29260 + 13963, MO 1673828), 10 mi N of St. Mary's (MO 984025); CHARLTON CO.: Folkston (NA 12138), Chessers Island (GA 51597), 3 mi N of St. George (GA 23416), E of St. George (UC 888014).

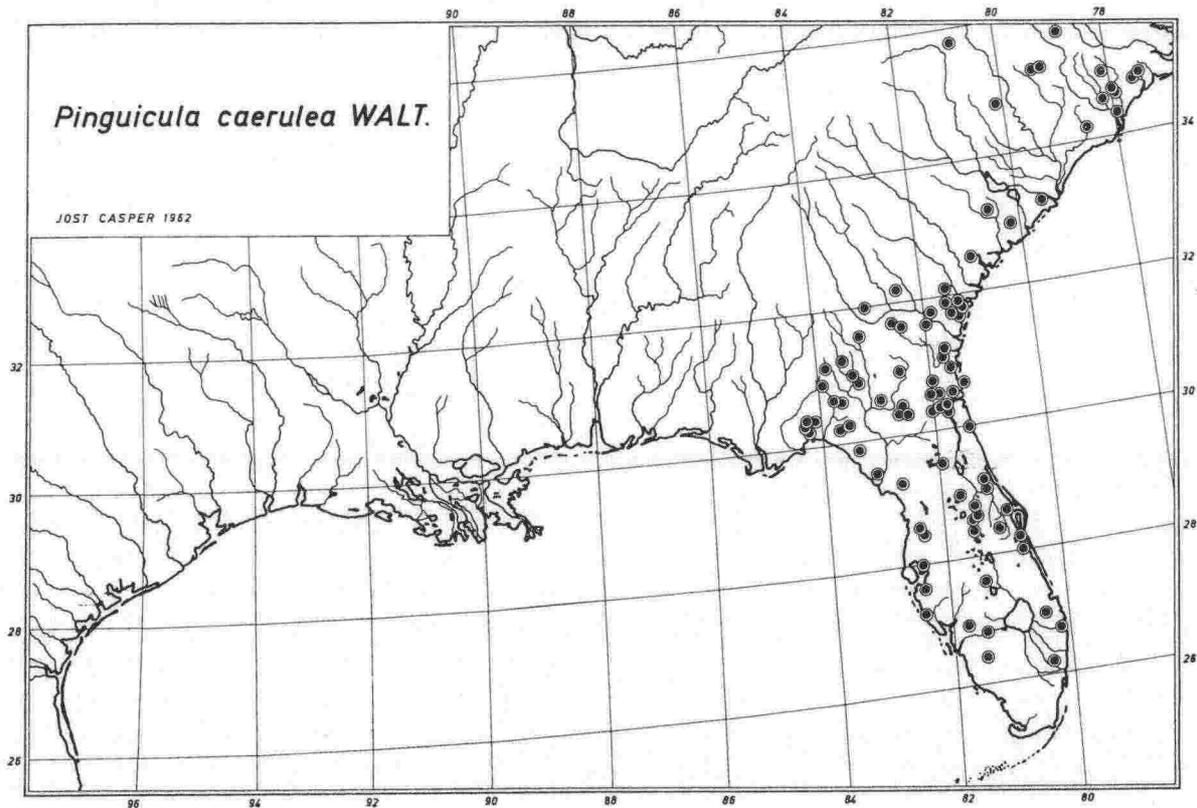


Abb. 27. Areal von *P. caerulea*.

Florida: LEON CO.: Horn Spring E of Woodville (FSU 8339), Lafayette Lake (MO 788346), St. Mark (MO 1764283, MIN 502527); WAKULLA CO.: St. Mark's Wildlife Refuge (FSU 39488), 5 mi E of Newport (FSU 30935); JEFFERSON CO.: 1 mi W of Wacissa (FSU 31662); MADISON CO.: 10 mi E of Monticello (FSU 40117), 4,5 mi W of Greenville (FSU 55886); TAYLOR CO.: Athena (FSU 43002), 1 mi S of Salem (FSU 31646), NW of Perry (BH, coll. DRESS & HANSEN nr. 2018), Fenholloway (MO 1201785), S of Jasper (UC 888013); HAMILTON CO.: 10 mi NNE of White Springs (FSU 39958); DIXIE CO.: 8 mi N of Suwannee (UC M 112516, FSU 39226), Hamkinsville (MO 850041); COLUMBIA CO.: 18 mi N of Lake City (FSU 48133), 20 mi N of Lake City (GA 42820, UC 888012, DS 369316), Lake City (MO 1764286), Okefenokee swamp (ILL), Macclenny (MIN 191295); LEVY CO.: W side of Otter Springs (FSU 31521); NASSAU CO.: Crawford (FSU 40331), Deep Creek (BH, BAILEY nr. 6855), Amelia Island (ILL); DUVAL CO.: 10 mi SW of Jacksonville (BH, coll. MAC DANIELS), 8 mi S of Jacksonville (GA 18118), 3 mi E of Baldwin (BH 3288, UC 888017), Jacksonville (CM 1697, PH 550084, GA 36234, UC 58627, MO 788347, MIN 191287); CLAY CO.: Penney Farms (MO 1193943); ST. JOHNS CO.: St. Augustine (VT, coll. REYNOLDS); VOLUSIA CO.: 19 mi W of Smyrna Beach (FSU 34577), Barberville-Ormond (FSU 14452); LAKE CO.: Eustis (CM 1268, MO 1764279, MIN 191288, PH 751021, UC 102914), Longwood (UC 888022, MIN 377585), Winter Park (PH 793978), Kissimmee (MO 1764282); ORANGE CO.: 21 mi NW of Cocoa (FSU 72524), Orlando (MO 1016892); BREVARD CO.: near Melbourne (ILL); PASCO CO.: Big Cypress (MO 982522), E central part of Sect. 4, T 25 S, R 18 E (FSU 39432; NY, COOLEY & MONACHINO nr. 5580), 1 mi N of Gower's Corners (FSU 41073; NY, COOLEY & MONACHINO nr. 5670), Titusville (BH, coll. BLANTON & O'NEILL nr. 6457); INDIAN RIVER CO.: E Florida (MO 1764287), Tampa (M 2267); MANATEE CO.: 5 mi N of Parish (ILL, MOLDENKE nr. 1054; MO 1002146), Sebring (CM 19089), Osprey (CM 2900); CHARLOTTE CO.: along State Road 2, 2 mi N of the Lee County and Charlotte County Line (F 1031024); HENDRY CO.: Labelle (NA 242484); Immokalee (VT, leg. MELL); PALM BEACH CO.: Earman (BH, leg. RANDOLPH nr. 29), W Palm Beach (CM 6210); BROWARD CO.: W of Ft. Lauderdale (BH, herb. BAILEY), Mellonville (herb. TORREY); Gardenville, Bullfrog Creek (NY 7109); Border of Everglades (NY 524).

Wenn es je Schwierigkeiten bei der wissenschaftlich exakten Benennung einer der Primuliformes-Sippen gab, dann im Falle der schönen *P. caerulea*. Lange Zeit war MICHAUX's Nomen *P. elatior* in Gebrauch. Erst als BARNHART (1933) erklärte, WALTER's (1788) Diagnose der *P. caerulea* — „tubo corollae ventricosus“ — betreffe MICHAUX's Sippe, was MICHAUX (1803) selbst bereits angedeutet hätte, wurde WALTER's Nomen allgemein angenommen (z. B. SMALL 1933, ERNST 1961).

Beim Studium der sogenannten „FRASER-series“, einem Fragment des WALTER'schen Herbariums, stießen FERNALD & SCHUBERT (1948) auf ein Belegstück no. 487 (page 104) mit dem FRASER-Etikett „*Utricularia gibba*“, das eine *Pinguicula* mit opaken Rosettenblättern und einer charakteristischen, bekannten *P. elatior*-Pflanzen ähnlichen Blüte darstellt. Damit schien ihnen BARNHART's Erklärung einzuleuchten. Sie bildeten das fragliche Belegstück ab (FERNALD & SCHUBERT 1948, pl. 113), allerdings so stark verkleinert, daß nicht auszumachen ist, ob diese *Pinguicula*-Krone tatsächlich *P. caerulea* und nicht etwa *P. lutea* wiedergibt. Trotz dieser Zweifel schließe ich mich der Auffassung FERNALD's & SCHUBERT's an, was übrigens WOOD & GODFREY (1957) auch getan haben.

*P. caerulea* ist eine stattliche und schöne Pflanze, die sich vor ihren Verwandten durch den an der Basis zottigen Schaft, durch die ansehnliche, bis 30 cm lange, blaßviolett-blaue, selten weiße Blüte mit bauchigem, grünlich-gelbem oder bräunlich-purpurnem, durch violette Adern netzig-schachbrettartig gemustertem Tubus, durch den halblinsenförmigen, dicken, grüngelben Gaumen sowie den dicken, grünlichen Sporn auszeichnet. Im übrigen fällt sie dadurch etwas aus dem Rahmen, daß ihr die typischen vielzelligen Köpffchenhaare der Röhre fehlen und die Gaumenhaare nur blaß-gelblich gefärbt sind.

Eigentümliche Züge weist auch ihr Areal auf. Es reicht nicht nur am weitesten nach Norden (North Carolina unter etwa 35° 45' N), sondern endet im Westen etwa dort, wo *P. ionantha* und *P. planifolia* ihre Ostgrenze haben: die Sippe überschreitet den Apalachicola River nicht nach Westen.

Im Süden liegt die Arealgrenze etwa auf der Höhe des 26. nördlichen Breitengrades südlich von Lake Okeechobee (Abb. 27, S. 87). WOOD & GODFREY (1957) haben dieses Verbreitungsgebiet dem von *Tephrosia hispidula* (MICHX.) PERS. nahezu gleichgesetzt.

*P. caerulea* wächst auf feuchtnassen, sandigen oder sandig-torfigen, von organischen Resten häufig geschwärzten Böden in den Niederungen der Küstenregion, in Lichtungen offener *Pinus-Quercus-Nyssa-Liquidambar-Sabal palmetto*-Waldungen oder *Pinus-Sabal palmetto*-Savannen, aber auch an Straßenrändern und Gräben, manchmal zusammen mit *Serenoa repens* oder *Pinguicula pumila*.

Die Chromosomenzahl beträgt  $2n = 32$  (GODFREY & STRIPLING 1961).

Obwohl die Art eine Reihe von Sonderzügen, unter denen besonders die trichterförmige Tendenz der Kronröhre und die Betonung der Kronunterlippe auffallen, aufweist, ist an ihrer nahen Verwandtschaft mit den übrigen Arten der Primuliformes nicht zu zweifeln.

Die schöne, stattliche Pflanze sollte Eingang in die gärtnerische Kultur finden.

#### 8. *P. lutea* WALT. Fl. Carol. (1788) 63

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis funiformibus numerosis. Folia numerosa radicalia rosulata integerrima ovato-oblonga rotundata basin versus in petiolum angustata apicem versus margine  $\pm$  involuta; superne glanduloso-viscosa glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis disperse vestita, basin versus utrimque nervi mediani et in margine pilosa pilis singularibus longis; (15) 20—65 (86) mm longa (6) 9—19 (24) mm lata luteo-viridia. Hibernacula nulla. Pedicelli (1) 2—4 (6) erecti glandulis stipitatis modice dense apicem versus dense obtecti (57) 130—340 (443) mm alti uniflori. Flores maximi (19) 23—36 (42) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus viridis extus glandulis stipitatis dense vestitus; labium superum trilobum lobis usque ad basin fere divisus oblongis raro ovalibus late rotundatis obtusis vel raro acutiusculis (3) 5—8 mm longis 2—3 mm latis; labium inferum ad dimidium longitudinis bilobum lobis ovato-triangularibus late rotundatis paulum divergentibus 2—3,5 mm longis. Corolla subsoloba sulphureo-lutea vel flava extus glandulis stipitatis disperse vestita; lobi latiores quam longi subobcordati vel obovati (6) 10—15 (16) mm longi (7) 11—18 (21) mm lati usque ad  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  longitudinis incisionibus (1—3) obtusis vel subrotundatis seiuncti basi loborum glandulis stipitatis disperse vestita. Tubus subcylindrico-infundibuliformis viride-luteus latere ventrali venis purpureis conspicuis et glandulis stipitatis disperse vestitus (6) 8—11 (15) mm longus (5) 6—9 (11) mm latus intus pilosus cum palato et cymatio palati; Palatum  $\pm$  6 mm longum flavum pilis flavis pluricellularibus longis tenuibus clavate capitatis; cymatium palati pilis crassis flavis vel rubro-luteis irregulariter capitatis. Calcar subcylindricum apicem versus angustatum obtusum vel acutiusculum rectum vel subincurvum luteum (3) 5—8 (10) mm longum 1—2 mm latum cum tubo angulum subrectum formans. Stamina  $\pm$  3 mm

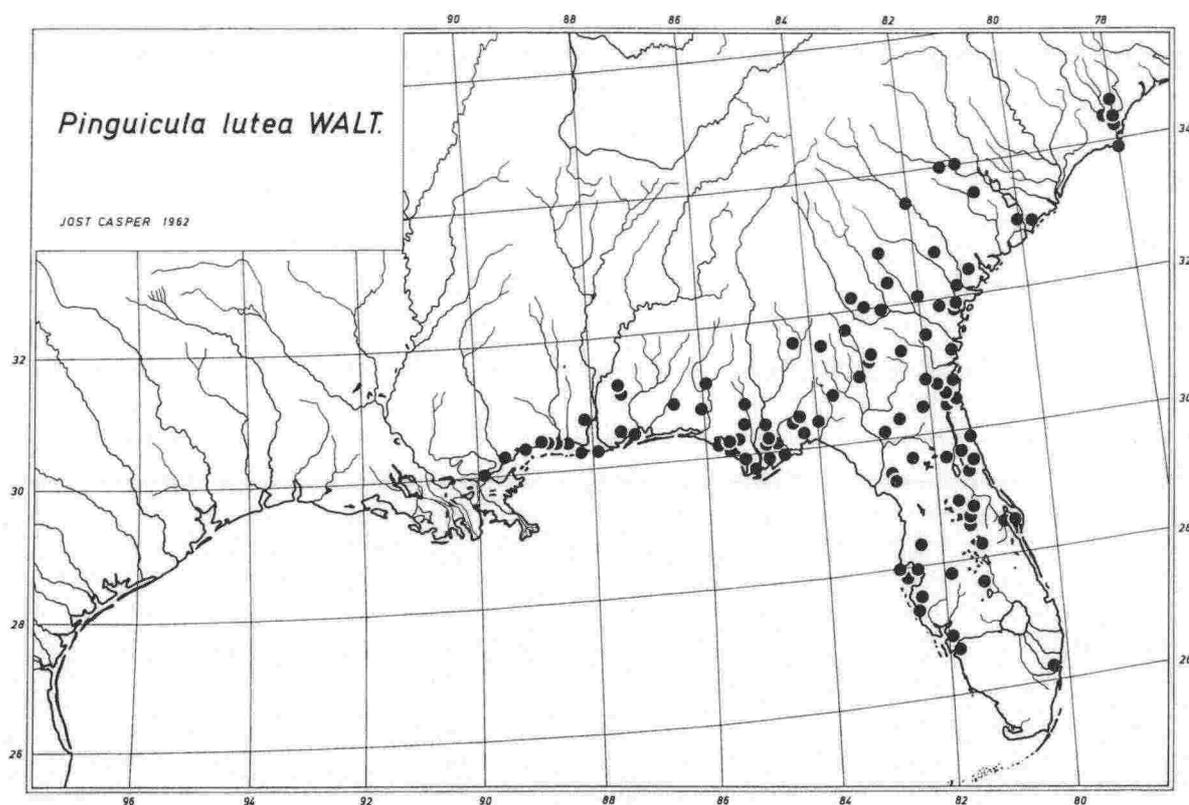


Abb. 28. Areal von *P. lutea*.

longa; filamenta albida; antherae reniformes luteae; pollen (4) 5—6 (7) colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis dense obtectum. Stigma bilabiatum flavo-albidum labiis late ovalibus fimbriatis; labio infero maximo superne papillato; labio infero subulate piloso. Capsula subglobosa 5—8 mm diametro calyce incluso. Semina scobiformia numerosa fusiformia 0,5—0,8 mm longa alveolata.

Chromosomata  $2n = 32$ .

Floret II—IV (V).

Holotypus: Herb. TH. WALTER (destructum; cf. FERNALD & SCHUBERT in Rhodora 50 [1948] 190) — „*Pinguicula lutea*“ (herb. TH. WALTER ex coll. FRASER p. 83 cf. FERNALD & SCHUBERT, l. c. — non vidi).

Hab. in sabuloso-turfosis humidis et in sphagnetis regionis pinetorum („pine barrens“, „pine-oak-woods“, „open long-leaf-pine savannah“ ut dicitur) in planitiibus maritimis („Coastal Plain Province“ ut dicitur) Americae borealis inter ortum solis et meridiem spectantis; ab oriente civitatis Louisiana (New Orleans) per meridiem civitatum Mississippi et Alabama, a civitate North Carolina (PENDER CO.) per civitates Carolina et Georgia usque ad civitatem Florida (BROWARD CO.) dispersa.

Syn.: *P. campanulata* LAM. J. Hist. Nat. Paris 1 (1792) 336 — *P. edentula* HOOK. Exot. Fl. 1 (1823), t. 16 — *Isoloba recurva* RAF. Fl. Tellur. 4 (1838) 59 — *Isoloba lutea* (WALT.) RAF. Fl. Tellur. 4 (1838) 59 — *P. lutea* var. *minor* A. DC. in Dc. Prodr. 8 (1844) 32.

Icon.: LAM. in J. Hist. Nat. Paris 1 (1792), t. 18 — Bot. Reg. 2 (1816), t. 126 — HOOKER Exot. Fl. 1 (1823), t. 16 — Bot. Mag. 117 (1891), t. 7203 — BARNHART in Addisonia 18 (1933), t. 588 — GODFREY & STRIPLING in Amer. Midl. Nat. 66 (1961) 400, fig. 2.

Icon. nostr.: Abb. 3, Fig. 8, S. 17 (pili); Abb. 22, Fig. 5, S. 70 (flos); Taf. 4 (habitus).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 28, S. 89.

#### Specimina visa:

Louisiana: New Orleans (VT).

Mississippi: Mac Mills, Pearl River (F 1431219), Pass. Christian (ILL, coll. HEADING; UC 195890), N of Biloxi (BH, herb. BAILEY nr. 7132), Ocean Springs (TEX 180611, MO 942919); JACKSON CO.: 3 mi E of Ocean Springs (ILL, coll. DIENER nr. 786), Pascagoula (M 14707).

Alabama: Mobile (MO 1764257), Dauphin Island (GA 41413), Port Mobile Co. (TEX 134111, GA 41535); BALDWIN CO.: 3—4 mi W of Perdido R. (DS 399677); GENEVA CO.: 3 mi NE of Geneva (GA 51602).

North Carolina: PENDER CO.: Holly Shelter Wildlife Management Area (UC 743918); BRUNSWICK CO.: 12 mi NW of Wilmington (UC 741345); NEW HANNOVER CO.: Wilmington (MO 1062641, CM 4819), 12 mi S of Wilmington (MO 1177760, MIN 356334), Cape Fear (MO 1036776).

South Carolina: LEXINGTON CO.: (GA 15104), Columbia (MIN 191309), Orangeburg (MO 1764277), Summerville (PH 776673, UC 67607, F 1423647, MIN 191311); BERKELEY CO.: 16 mi NE of Charleston (GA 32375); JASPER CO.: 3 mi S of Ridgeland (BH 3286, UC 888020).

Georgia: JOHNSON CO.: 2 mi W of Wrightsville (NA 111310), Wrightsville (MO 1178655), Altamaha Grit (NY, coll. HERMANN nr. 10126), Augusta (NY, herb. MEISSNER); SCREVEN CO.: 2 mi N of Sylvania (MO 1764276), Vidalia (MO 798551); DODGE CO.: 10 mi S of Eastman (GA 23480); TELFAIR CO.: 4,7 mi W of Mc Rae (GA 54568, UC 805290), 2 mi N of Lumber City (GA 51606); TATNALL CO.: 2 mi W of Reidsville (GA 29465), Reidsville (MO 1595073); EFFINGHAM CO.: 2 mi E of Springfield (GA 51600); LIBERTY CO.: Camp Stewart Res. (CM 13433); BRYAN CO.: Black Ankle District (BH 1381), 7 mi SE of Richmond Hill (GA 54569); MACON CO.: 8 mi SE of Reynolds (NA 112581); IRWIN CO.: 3 mi SW of Irwinville (GA 16116); WAYNE CO.: SW of Jesup (GA 23474 + 51601); THOMAS CO.: 1 mi E of Boston (GA 15988); ATKINSON CO.: 5 mi E of Willacoochee (GA 14079), 4 mi S of Pearson (GA 51604); LOWNDES CO.: 4 mi S of Taylor (GA 36434); WARE CO.: N of Waycross (GA E 7498), Brunswick (CM 13283); CHARLTON CO.: 4 mi W of Folkston (PH 846248); EARLY CO.: Big Cypress Pond (GA 33212, F 1331323), 10 mi N of St. Mary's (M 984027).

Florida: ESCAMBIA CO.: Atmore (ILL, coll. AHLES nr. 7226), Mc Cullough (ILL, coll. AHLES nr. 7237); OKALOOSA CO.: Blackwater State Forest (FSU 38625); WALTON CO.: 0,5 mi E of Bruce (FSU 39401), Mt. Pleasant N of De Funiak Springs (FSU 31471); BAY CO.: 11 mi E of Panama City (FSU 54588), St. Andrews (MIN 191310), Lynn Haven (NY 2251); JACKSON CO.: 5 mi E of Marianna (GA 42256), Bristol (MIN 355811); CALHOUN CO.: Fountain (FSU 54061); GULF CO.: between Port St. Joe and Beacon Hill (FSU 37865); LIBERTY CO.: 6 mi N of Vilas (FSU 21193); FRANKLIN CO.: St. Theresa (FSU 7801), 13 mi NE of Apalachicola (FSU 22287), Panacea (FSU 54009), Carabelle (FSU 63141); LEON CO.: 9 mi W of Tallahassee (FSU 31523), 8 mi W of Tallahassee (FSU 22811), 14 mi E of Tallahassee (UC M 095365); WAKULLA CO.: between Panacea and the Ochlockonee River (FSU 55921), St. Mark's Wildlife Refuge (UC M 095389); COLUMBIA CO.: Lafayette and Columbia (MO 1764275), Lake City (MO 1764264), Macclenny (MO 1764268); LEVY CO.: S of Chiefland (FSU 39606), 5,5 mi W of Bronson (FSU 63187), E of Otter Creek (MO 1193941), Gainesville (NY, herb. KNIGHT nr. 1883); BAKER CO.: (MIN 191308); NASSAU CO.: 4 mi SW of Callahan (BH, coll. LAWRENCE nr. 17); DUVAL CO.: 6 mi E of Jacksonville (GA 18037, VT), Jacksonville (CM 1697, MO 766884, VT, GA 37099, UC 58628, DS 129095, MIN 191303), Ortega, 7 mi of Jacksonville (VT, herb. BRAINERD), Hastings (CM 6210); ST. JOHNS CO.: St. Augustine (PH 547026, UC 27924, F 1423650); FLAGLER CO.: Bunnell (NA 22252); VOLUSIA CO.: N of the Daytona Road (no. 92) about 4 mi E of De Land (FSU 8458), Barberville-Ormond (BH, coll. PRICHARD nr. 831); LAKE CO.: Eustis (UC 102917, MO 1764258, MIN 191312), Longwood (UC 888018); ORANGE CO.: Bithlo (BH, coll. MAC DANIELS), Orlando (MO 1016852), 21 mi NW of Cocoa (FSU 72525), Merritt's Island (CM 2116), Indian River (MO 1764266); PASCO CO.: N of Gower's Corners (NY, COOLEY & MONACHINO nr. 5578; FSU 39413), Clearwater (CM 12127); PINELLAS CO.: The Jungle, St. Petersburg (PH 636727), 9 mi W of St. Petersburg (MO 1764274, MIN 255289), Tampa (CM 2267); POLK CO.: Hwy 27 about 1,5 mi from the south line (FSU 68721); OSCEOLA CO.: SE of St. Cloud (BH, MOORE et al. nr. 5818); MANATEE CO.: (MO 1764272), Osprey (CM 2900, MIN 306638), Sebring (CM 19089); LEE CO.: Coconut (MO 1002599), Fort Myers (F 1031027, MO 800663); BROWARD CO.: W of Ft. Lauderdale (BH, coll. BAILEY).

Diese größtblütige aller *Isoloba*-Arten hat in der Geschichte der *Pinguicula*-Systematik eine gewisse Rolle gespielt. Die leuchtend gelbe Farbe ihrer Blüte veranlaßte REICHENBACH (1828) zur Aufstellung der Gattung *Brandonia*, die DE CANDOLLE (1844) zwar einzog, aber immerhin als Sektion bestehen ließ. Erst BARNHART (1916) wies der Sippe ihren Platz unter den *Isolobae* zu.

Die älteste Abbildung findet sich bei LAMARCK (1792), der von MICHAUX das Nomen *P. campanulata* übernahm. HOOKER (1823) bildete eine Form mit nur einfach geteilten Kronlappen als *P. edentula* ab. Bald aber setzte sich das WALTER'sche Nomen durch, dessen Berechtigung durch die Untersuchungen FERNALD's & SCHUBERT's (1948) an dessen Typenmaterial bestätigt werden konnte.

*P. lutea* ist gleich *P. caerulea* eine sehr stattliche Pflanze, die Blütenstiele bis zu einer Höhe von 45 cm entwickeln kann und deren Blüten über 40 mm messen können. Allerdings gibt es auch „Zwerge“ unter den Pflanzen mit nur 50 mm hohen Blütenstielen und nur 20 mm messenden Blüten. Die charakteristische Ausrandung der Kronlappen kann einfach bis dreifach sein.

Auf eine bemerkenswerte Erscheinung haben WOOD & GODFREY (1957) aufmerksam gemacht. Da *P. lutea* nur im Frühling blüht, vermuteten die Autoren, daß zur Überdauerung des Winters ähnliche Bildungen wie die Winterknospen bei den borealen Arten auftreten könnten. Sie fanden diese zwar nicht, glaubten aber in den längeren und schlafferen Blättern, die unter feuchten Winterbedingungen gebildet werden, den saisondimorphen

Blattbildungen einiger mexikanischer Arten ähnliche Erscheinungen sehen zu müssen. Es handelt sich aber nur um eine quantitative Abwandlung, die nichts mit der Heterophyllie etwa von *P. moranensis* oder *P. heterophylla* gemein hat.

*P. lutea* nimmt ein großes Areal ein, dessen Nordgrenze unter etwa 35° N in North Carolina, dessen Südgrenze südlich des Lake Okeechobee in Florida unter etwa 26° N liegt. Im Westen erstreckt es sich bis an den Ostrand des Mississippi-Deltas. In Texas fehlt die Art (Abb. 28, S. 89). Sie ist nicht in dem Maße an Feuchtigkeit gebunden wie etwa *P. primuliflora*. Sie wächst in feuchten „wire-grass and pine-savannas“ auf sandig-torfigen Böden.

Die Chromosomenzahl beträgt  $2n = 32$ .

Die Art ist zeitweilig in Insektivoren-Häusern gezogen worden, scheint aber nicht mehr in Kultur zu sein, obwohl sie es ihrer leuchtend gelben Blüten und ihres stattlichen Wuchses wegen zweifellos verdiente.

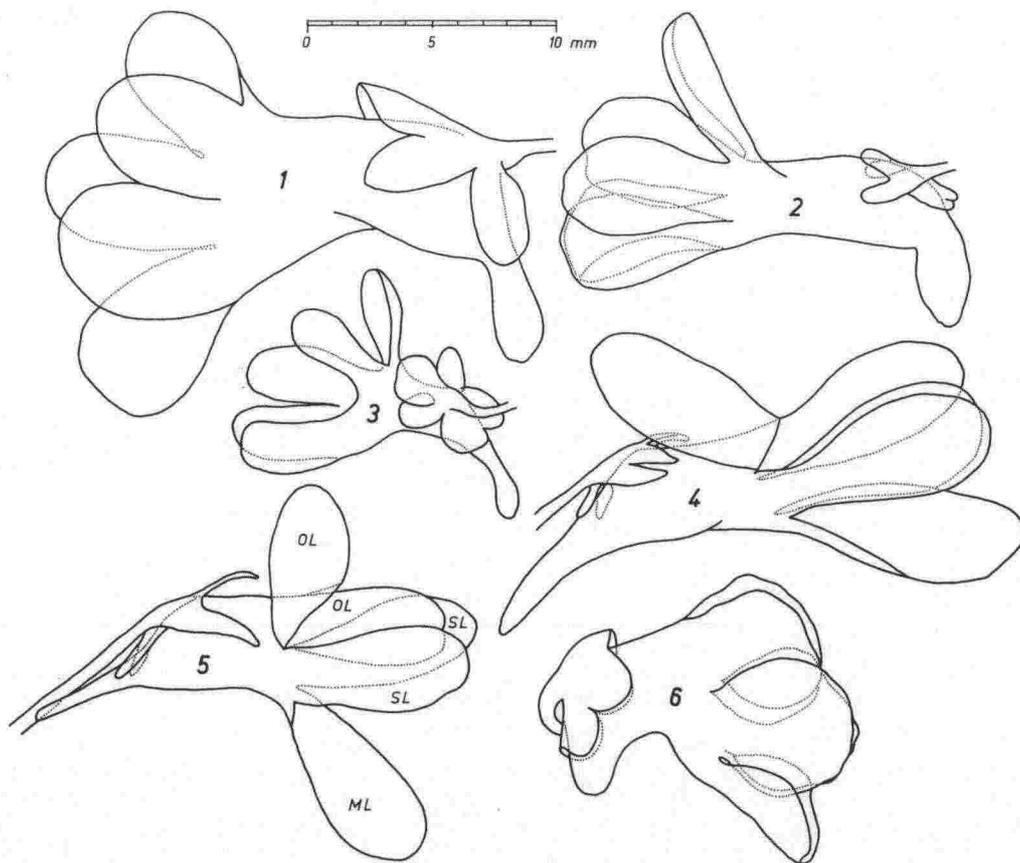


Abb. 29. Kronentypen der Sektionen Agnata, Discoradix und Heterophyllum. — Fig. 1: *P. agnata*. — Fig. 2: *P. filifolia*. — Fig. 3: *P. benedicta*. — Fig. 4: *P. heterophylla*. — Fig. 5: *P. parvifolia*. — Fig. 6: *P. lignicola*.

## 2. Sect. Agnata

CASPER, Bot. Jb. 82 (1963) 331

Folia uniformia; corolla subisoloba lobis subaequalibus integerrimis; tubus longus cylindricus vel cylindrico-infundibuliformis latere ventrali geniculiformiter incurvatus sine palato; calcar cum tubo angulum distinctum formans longis quam latum.

Typusart: *P. agnata* CASPER.

Die meisten Formen der Sektion besitzen typisch tubiflore Kronen mit ganzrandigen Kronlappen. Die lange zylindrische, auf der Bauchseite etwas gekrümmte Kronröhre ist gaumenlos und relativ lang gespornt. Die Blätter sind sehr verschiedenartig, bei einer Sippe aber stets gleichförmig gestaltet: der Wuchsformtyp ist tropisch-homophyll.

Der Schwerpunkt des Areals ist der mexikanisch-westindische Raum.

Subsect. *Agnata* subsect. nov.

Corolla isoloba tubo cylindrico fauce paulum infundibuliformiter dilatato.

Typusart: *P. albida* WRIGHT ex GRISEB.

Krone typisch isolob. Kronröhre primär zylindrisch.

Ser. *Agnatae* CASPER, Bot. Jb. 82 (1963) 332

Tubus fauce infundibuliformiter dilatatus pilis non pluricellulate capitatis; calycis laciniae semicoalitae.  
Eine Art in Mexiko.

9. *P. agnata* CASPER in Repert. spec. nov. 67 (1963) 14

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus filiformibus adventitiis numerosis. Folia (5) 8—12 radicalia rosulata integerrima spathulata vel obovato-oblonga margine vix involuta superne glanduloso-viscosa glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis modice dense vestita (25) 35—55 (70) mm longa (7) 10—15 (20) mm lata laete viridia. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—3 erecti glandulis stipitatis  $\pm$  dense obsiti 50—120 mm alti uniflori. Flores sat magni 18—22 mm longi (calcar inclusi). Calyx bilabiatus laete viridis extus et intus glandulis stipitatis dense obsitus; labium superum usque ad dimidium trilobum lobis late ovatis acutis; labium inferum usque ad  $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$  longitudinis bilobum lobis ovato-oblongis acutis. Corolla subisoloba albida vel laete caerulea extus glandulis stipitatis nonnullis vestita lobis obovato-oblongis longioribus quam latis basin versus subcuneatis apice rotundatis vel truncatis. Tubus cylindricus basin versus angustatus  $\pm$  8—10 mm longus  $\pm$  3—5 mm latus intus pilosus pilis longis clavatis non capitatis et pilis longis clavate capitatis in lineis triabus ordinatis sine palato. Calcar subcylindricum obtusum (2) 3—4 (5) mm longum cum tubo angulum obtusum formans. Stamina  $\pm$  1,5 mm longa; pollen (3) 4—5-colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis dense obsitum. Stigma bilabiatum labio infero flabelliformi fimbriato. Capsula subglobosa  $\pm$  4 mm diam. calycem non superans. Semina scobiformia cylindrica alveolata.

Chromosomata ignota.

Floret VIII (?).

Holotypus: Mexiko, State of Hidalgo. Distr. Zimapan. Lower portion of nearly sheer calcareous north-facing cliff on dry rocky slopes of Barranca de Toliman somewhat above the mines on road from Zimapan to Mina Loma del Toro and Balcones, alt. ca. 5000' (leg. H. E. MOORE jr. & C. E. WOOD jr., 8. VIII. 1948, nr. 4395! BH; sub nomine *P. crenatiloba* DC.).

Hab. adhuc solum in declivibus Barranca de Toliman Novae Hispaniae inventa.

Syn.: *P. obtusiloba* ERNST in Bot. Jb. 80 (2) (1961) 173 — non *P. obtusiloba* DC. Prodr. 8 (1844) 30.

Icon. nostr.: Abb. 3, Fig. 9, S. 17 (pili); Abb. 8, Fig. 7, S. 24 (flos); Abb. 29, Fig. 1, S. 91 (flos).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 25, S. 79.

Die Art zeichnet sich durch ihre aufrechten, verkehrt-eirundlänglichen bis spateligen Blätter aus, die eine lockere Rosette bilden, durch die verkehrt-eilänglichen Kronlappen, die am Vorderende nicht ausgerandet sind, sowie durch den dicht drüsigen Schaft und Kelch. Die Kronröhre ist fast zylindrisch, ebenfalls der kurze Sporn, der mit der Röhre einen stumpfen Winkel bildet und oft zur Spitze hin etwas keulig verdickt ist. Ein Gaumen fehlt. Auffällig ist die dichte Bewurzelung der Rosette mit zahlreichen dünnen Adventivwurzeln. Die Skala der Blütenfarben reicht nach Angaben der Sammler von reinweiß bis zu blaßblau.

Zweifellos handelt es sich bei dem mir vorliegenden Exsiccata um die gleiche Sippe, die ERNST (1961) unter dem Nomen *P. obtusiloba* DC. führt und die ihm in einer Sammelnummer EHRENBURG'S (KARL AUGUST EHRENBURG?) vorgelegen hat. ERNST gibt eine genaue und sehr ausführliche Beschreibung der von ihm gesehene Pflanzen, die die durch die EHRENBURG'Sche Sammelnummer repräsentierte Sippe eindeutig charakterisiert. Er begeht aber den Fehler, sein Material mit *P. obtusiloba* DC. zu identifizieren (siehe S. 79).

Der Merkmalskomplex Blüte weist *P. agnata* dem Formenkreis um *P. albida* zu. Künftige Studien werden zweifellos erweisen, daß die schöne Sippe weiter verbreitet ist.

Ser. *Albida* e CASPER, Bot. Jb. 82 (1963) 332

Tubus cylindricus pilis globoso-capitatis; calycis lacinae usque ad basin fere divisae.

Typusart: *P. albida* WRIGHT ex GRISEB.

Endemiten der westlichen Provinzen Kubas.

10. *P. albida* WRIGHT ex GRISEB. Cat. Pl. Cub. (1866) 162

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis filiformibus numerosis. Folia (4) 6—9 (12) radicalia rosulata integerrima luteo-viridia membranacea obovata rotundata basi valde attenuata margine vix involuta superne glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis disperse vestita basin versus pilis subulatis longis (10) 18—35 (45) mm longa (5) 11—25 (35) mm lata. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—4 erecti glandulis stipitatis singularibus obtekti 50—150 (200) mm longi uniflori. Flores mediocres 7—10 (15) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis singularibus obtektus; labium superum usque ad basin fere trilobum lobis spathulato-oblongis obtusis; labium inferum usque ad  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$  longitudinis bilobum lobis ovato-ovalibus rotundatis. Corolla subisoloba albida vel roseo-albida extus glandulis stipitatis singularibus obsita lobis subaequalibus late obovatis  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  longitudinis corollae subaequantibus basi pilis longis clavatis dense vestitis. Tubus late cylindricus basin versus angustatus latere ventrali parum geniculiformiter incurvatus 3—4 mm latus sine palato intus pilosus pilis clavatis globose capitatis. Calcar conicum apice rotundatum cum tubo angulum obliquum subdistincte formans 2—3 mm longum  $\pm$  1 mm latum. Stamina  $\pm$  1,5 mm longa; pollen 4—5 colpdatum. Ovarium subglobosum  $\pm$  1 mm diametro glandulis stipitatis singularibus obtektum. Stigma bilabiatum; labium inferum flabelliforme. Capsula subglobosa  $\pm$  2 mm diametro. Semina scobiformia conica  $\pm$  0,5 mm longa  $\pm$  0,2 mm lata reticulata.

Chromosomata ignota.

Floret X—XII (I—IX?).

Holotypus: Cuba (WRIGHT nr. 2885! P).

Isotypus: Cuba (WRIGHT nr. 2885! MO 1764201).

Hab. in humidis terrae calidae regionis pinetorum („pine-palm-barrens“ ut dicitur) in planitiebus maritimis occidentis regionis insulae Cuba.

Icon. nostr.: Abb. 3, Fig. 10, S. 17 (pili).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 20, S. 52.

Specimina visa:

Cuba: PINAR DEL RIO: Laguna Santa Maria (F. LEÓN nr. 19501-MT); Savans de Mendoza (F. LEÓN nr. 6877-MT); Cajalbana, La Palma (BRO. ALAIN nr. 1175-NY); West of Guanabacoa (MO 1764202).

Von dieser im Westen Kubas endemischen Tieflandssippe ist mir nur wenig Material zugänglich gewesen. Immerhin konnte ich Typus-Material einsehen, das sehr gut mit der WRIGHT'schen Diagnose (ex GRISEBACH 1866) übereinstimmt. *P. albida* besitzt typisch verkehrt-eiförmliche Blätter, die Kelchoberlippenlappen sind fast gänzlich voneinander getrennt und von länglich-spateliger Gestalt, die Kronröhre ist typisch zylindrisch, auf ihrer Vorderseite aber oft etwas in sich gekrümmt, die Röhrenhaare besitzen kugelige, mehrzellige Köpfchen.

ERNST (1961: 169) hat auf die Variabilität der Blütengröße aufmerksam gemacht, jedoch betont, daß „die auftretenden Formen ... durch Übergänge miteinander verbunden“ sind. Sie besitzen folglich keinerlei taxonomischen Wert.

Die Sippe ist in der Literatur kaum erwähnt worden. Daher wissen wir auch nicht viel über die spezifischen Standortverhältnisse. Sie ist sowohl in der Nähe von Lagunen auf feuchten, sandigen Böden in den „palm barrens“ der Provinz Pinar del Rio, aber auch auf Felsen, die vom Spritzwasser kleiner Wasserfälle befeuchtet werden, gefunden worden.

*P. albida* gehört zu den Arten der Gattung, die sehr unzureichend bekannt sind. Zytologische Daten liegen nicht vor.

### 11. *P. filifolia* WRIGHT ex GRISEB. Cat. Pl. Cub. (1866) 162

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis filiformibus numerosis. Folia numerosa (7—20) erecta integerrima basi lanceolata  $\pm$  3 mm lata apicem versus filiformiter angustata apice obtusiuscula (62) 80—150 (200) mm longa 0,25—1 mm lata margine basi vix apicem versus valde revoluta apice spiraliter involuta superne glandulis stipitatis disperse et glandulis sessilibus modice dense vestita. Hibernacula nulla. Pedicelli (1) 2—3 (6) erecta glabriusculi apicem versus modice dense glandulis stipitatis obtecti (90) 120—190 (230) mm alti uniflori. Flores mediocres (12) 14—16 (18) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis singularibus obtectus viridis; labium superum usque ad basin fere trilobum lobis obovato-oblongis vel lineari-oblongis rotundatis vel truncatis vel raro subemarginatis; labium inferum usque ad  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{4}$  longitudinis bilobum lobis oblongis rotundatis vel truncatis vel raro subemarginatis. Corolla subisoloba albida vel rosea vel caerulea vel purpurea vel pallide-lilacina extus glandulis stipitatis singularibus obsita lobis subaequalibus late obovatis 4—6 mm longis basi pilis longis clavate capitatis. Tubus subcylindricus basin versus angustatus latere ventrali parum geniculiformiter incurvatus lutescens corollae lobis fere duplo longior (5) 6—7 (9) mm longus (2) 3—4 mm latus sine palato intus pilosus pilis clavate capitatis et pilis brevibus clavatis globose capitatis. Calcar subcylindricum breve apicem versus crassius obtusum vel rotundatum luteum (2) 3—4 (5) mm longum  $\pm$  1 mm crassum cum tubo angulum obliquum  $\pm$  distincte formans. Stamina  $\pm$  2 mm longa; pollen (3) 4—5-colporatum. Ovarium subglobosum  $\pm$  1 mm diametro glandulis stipitatis disperse obsitum. Stigma bilabiatum; labium inferum maximum flabelliforme inferne pilosum. Capsula globosa  $\pm$  3 mm diametro calycem duplum superans. Semina scobiformia numerosa  $\pm$  0,5 mm longa  $\pm$  0,2 mm lata reticulata.

Chromosomata ignota.

Floret XI—V.

Holotypus: Cuba (WRIGHT nr. 2886! P).

Isotypus: Cuba (WRIGHT nr. 2886! MO 1764199).

Hab. in glareis acidis albidis, in humidis uliginosis vel rarius sabulosis calidis regionis calidae regionis pinctorum („Pinelands“ vel „pine-ridges“ ut dicitur) ad ripas lacunarum vel rivulorum occidentis regionis insulae Cuba et in Isla de Piños.

Icon. nostr.: Abb. 3, Fig. 11, S. 17 (pili); Abb. 29, Fig. 2, S. 91 (flos); Abb. 30, S. 95.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 20, S. 52.

#### Specimina visa:

Cuba: PINAR DEL RIO: Candelaria (F. LÉON-MT); San Luis (VICTORIN et ALAIN nr. 331-MT); Laguna de La Maquina (MARIE VICTORIN nr. 58322-MT). ISLA DE PINOS: Nueva Gerona (CM 4151; CURTISS nr. 243-PRC, LE, MIN 191296); Los Indios (KILLIP nr. 45155-VT), 1 mi N of Los Indios (CM 4157), Rio de los Indios (VICTORIN et ALAIN nr. 62-MT); Santa Barbara (EKMAN nr. 12080-G, NY); Siguanea region (F 1470893); between Mina de Oro and Playa del Soldado (KILLIP nr. 45398-VT); along road to San Francisco de las Piedras (KILLIP nr. 45438-VT).

*P. filifolia* besitzt als einzige Art des ganzen Geschlechtes lange, fadenförmige Leimruten-Blätter. Zwar ist der Blattrand auch bei anderen Sippen auf die Unterseite gekrümmt — z. B. *P. gypsicola* —, doch besitzt bei ihnen die Spreite immerhin noch eine gewisse Breitenausdehnung. Die jungen Blätter sind an der Spitze farn-

artig eingerollt. Leider ist über die besondere Rolle der „Faden“-Blätter im Zusammenhang mit der Carnivorie nichts bekannt.

Trotz der extremen Ausprägung der vegetativen Organe fügen sich die blütenmorphologischen Charaktere zwanglos in das Merkmalsbild des Formenkreises um *P. albida* ein. So sind auch hier die Kelchoberlippenzipfel fast frei, die Kronröhre ist auf der Bauchseite in Richtung des Spornes leicht geknickt, ein Gaumen fehlt, die Röhrenhaare besitzen Kugelköpfchen, die Alveolen der Samenoberfläche sind auf den Schmalseiten der Leisten mit kleinen Höckern besetzt, und der Blütenstiel ist an der Basis nur spärlich drüsig.

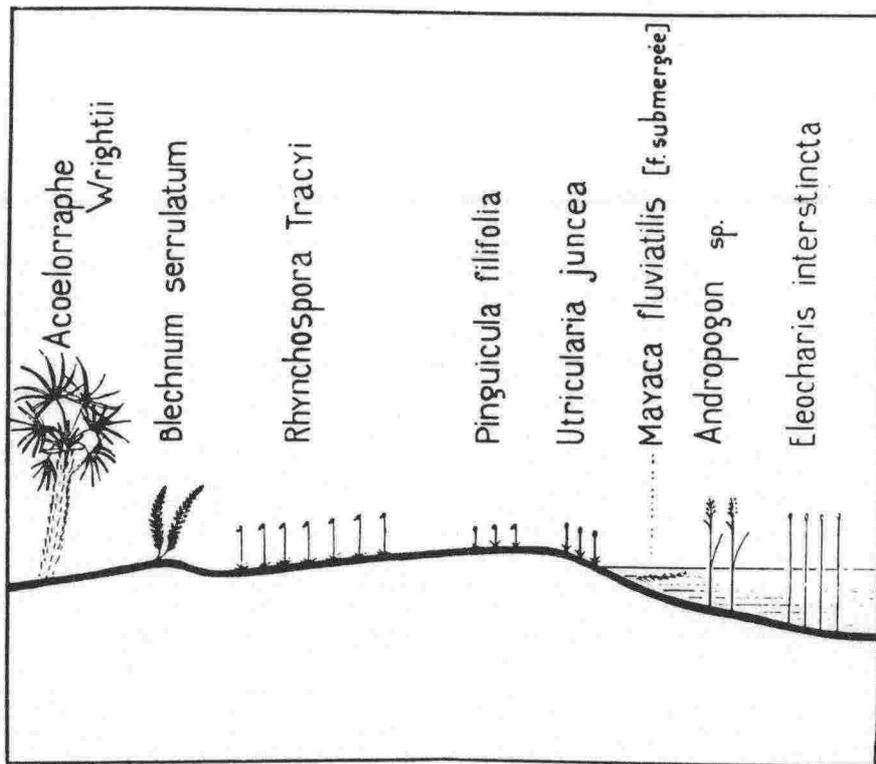


Abb. 30. Schema der Ufervegetation einer Lagune im Westen Kubas mit *P. filifolia* (aus MARIE-VICTORIN & LÉON 1944: 303, fig. 202).

Die Größenverhältnisse von Blüte und Frucht schwanken, ebenso die Form der Kelchzipfel und der Grad der Drüsenbehaarung von Kelch und Blütenstiel.

*P. filifolia* ist ein Endemit der „sabanas arenosas“, der „Weißsand-Savannen“ des kubanischen Westens und der ihm im Süden vorgelagerten Isla de Piños (Abb. 20, S. 52). Auf kiesig-sandigen, nahezu rein weiß gefärbten sauren, meist feucht-sumpfigen, seltener heiß-trockenen Böden am Rande von Lagunen oder Bachläufen in den tiefgelegenen (0—200 m) *Pinus tropicalis*-*Acoelorrhaphe Wrightii*-Savannen siedelt die Sippe.

Offenbar war es die Lagune de la Maquina, wo WRIGHT *P. filifolia* entdeckte. Sie wird umgeben von einem lockeren Baumbestand aus *Acoelorrhaphe Wrightii* und *Pinus tropicalis* und einer Zone mit z. B. *Commelina erecta* var. *hamipila* und *Caperonia palustris*, die zeitweilig von Wasser überflutet wird, die schließlich in die aquatische Zone mit *Eriocaulon*-Arten, *Scirpus confervoides*, *Mayaca fluviatilis*, *Nymphoides humboldtianum*, *Brasenia schreberi* usw. (MARIE-VICTORIN & LÉON 1944) übergeht. *P. filifolia* fehlt in der extrem feuchten Zone. Dort aber, wo die Zone des weißen Kieselsandes beginnt und die ungebrochene Einstrahlung der Sonne eigentlich eine xerophytische Vegetation bedingen sollte, findet sich unter Cyperaceen (*Rhynchospora* spp., *Scleria* spp., *Fimbristylis* spp. usw.), Gramineen (*Digitaria* spp., *Paspalum* spp.), Xyridaceen und Eriocaulaceen auch *P. filifolia* (MARIE-VICTORIN & LÉON 1944).

Typischer scheint das Vorkommen der Sippe in der eigentlichen Ufervegetation der Lagunen zu sein, wie es die Abb. 30, S. 95, zeigt (aus MARIE-VICTORIN & LÉON 1944: 303, fig. 202). In der Zone der vorübergehenden Wasserbedeckung wächst *P. filifolia* neben *Rhynchospora tracyi* und *Utricularia juncea*.

*P. filifolia* ist ein Vertreter jener Typen, deren Vorfahren den westindischen Raum um die Wende Miozän-Pliozän, als die Großen Antillen noch mit Zentralamerika zusammenhingen (siehe S. 52—54), besiedelten. Die gegenwärtige Beschränkung auf den äußersten Westteil Kubas hängt offenbar mit den ausgedehnten Schwankungen der Land-See-Verteilung der Plio-Pleistozän-Epoche, die die Sippen voneinander isolierten, zusammen. Die Besiedlung der Isla de Piños ist auf dem Landwege im Pleistozän möglich gewesen, aber auch durch den Transport der Samen durch den Wind erklärbar (siehe S. 40, 53).

Subsect. *Homophylliformis* subsect. nov.

Corolla subisloba vel subbilabiata; tubus cylindrico-infundibuliformis pilis non pluricellulate capitatis. Syn.: Ser. Intermediae CASPER in Bot. Jb. 82 (1963) 332.

Krone mit Übergangscharakteren von der Tubiflorie zur Zweilippigkeit. Eine endemische Art im Osten Kubas. Hierher muß vielleicht die zweifelhafte *P. clivorum* STANDLEY & STEYERMARK gezogen werden (siehe S. 131 und S. 183).

12. *P. benedicta* BARNH. in BRITTON in Mem. Torr. Bot. Cl. 16 (1920) 110

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis filiformibus longis numerosis. Folia numerosa radicalia dense rosulata subpetiolata integerrima ovalia vel obovato-suborbiculata rotundata basin versus petioli-formiter contracta margine vix involuta superne glandulis sessilibus et glandulis stipitatis  $\pm$  dense basin versus utrinque nervi mediani pilis longis cylindricis vestita 10—15 (20) mm longa 5—8 mm lata viridia. Hibernacula nulla. Pedicelli 1 (4) erecti filiformes apicem versus angustati glandulis stipitatis disperse obsiti (50) 70—110 (140) mm alti uniflori. Flores mediocres (12) 15—18 (20) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis singularibus obtectus; labium superum usque ad  $\frac{3}{4}$ — $\frac{2}{3}$  longitudinis trilobum lobis late ovalibus vel suborbiculatis vel subspathulatis acutiusculis vel rotundatis vel leviter emarginatis inter se tegentibus; labium inferum late ovale vel suborbiculatum leviter ( $\pm$  0,5 mm) emarginatum. Corolla subbilabiata obscure caerulea extus glandulis stipitatis disperse obsita; labium superum bilobum lobis oblongis vel obovatis rotundatis vel truncatis  $\pm$  5 mm longis  $\pm$  3 mm latis; labium inferum supero multo maius trilobum lobis oblongis vel obovatis rotundatis vel truncatis  $\pm$  7 mm longis  $\pm$  mm latis inter se tegentibus basi glandulis stipitatis disperse obsitis. Tubus cylindrico-infundibuliformis corollae lobis brevior 4—5 mm longus 2,5—4 mm latus sine palato intus pilosus pilis longis in lineis triabus retro conversis non capitatis. Calcar cylindricum obtusum corollae lobos subaequans 4—6 mm longum  $\pm$  1 mm crassum cum tubo angulum subrectum  $\pm$  distincte formans. Stamina 1,5—2 mm longa. Ovarium subglobosum  $\pm$  1 mm diametro glandulis stipitatis disperse obsitum. Stigma bilabiatum; labium inferum suborbiculatum. Capsula ignota. Semina ignota.

Chromosomata ignota.

Floret IX—V (VI—VIII).

Holotypus: Cuba: Oriente: Trail, Camp La Barga to Camp San Benito, Febr. 22—26, 1910 (SHAFFER 4025 — non vidi).

Hab. in serpentinis ad ripas rivulorum regionis temperatae in oriente insulae Cuba.

Icon. nostr.: Abb. 3, Fig. 12, S. 17 (pili); Abb. 29, Fig. 3, S. 91 (flos).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 20, S. 52.

**Specimina visa:**

Kuba: ORIENTE: Minas de Yberia, on Tacobay (EKMAN nr. 3793-G, NY); Région de Moa, Río Yagrumaje (CLÉMENT nr. 3610-MT).

*P. benedicta* wurde von BARNHART (1920) auf Grund einer Sammelnummer SHAFFER's (Nr. 4025) aus dem Minengebiet der Provinz Oriente (Moa-Baracoa-Region) beschrieben. Zwar lag mir das Typusmaterial nicht vor

— es dürfte in Berlin verbrannt sein —, doch bot besonders die CLÉMENTSche Sammelnummer im Verein mit der detaillierten Beschreibung ERNST's (1961) genügend Anhaltspunkte.

Die Sippe zeichnet sich besonders durch die breiten, spatelig-runden, sich deckenden, tief geteilten Kelchlappen, durch die dichte Blattrosette, durch die im Vergleich zu den Kronlappen kurze und leicht trichterige Kronröhre und durch den relativ langen Sporn aus, der von ihr  $\pm$  abgewinkelt ist.

Das intermediäre Merkmalsbild — abgewinkelter Sporn, dreistreifige Anordnung der Röhrenhaare: Isoloba-Charaktere; Zweilippigkeit, Trichtertendenz des Tubus: Pinguicula-Charaktere — läßt eine eindeutige Einordnung der Sippe nicht zu. Es ist nicht ausgeschlossen, daß *P. benedicta* gleichsam ein Modell dafür abgibt, wie der Isoloba-Komplex mit den Pinguicula-Formen zusammenhängen könnte. Und es ist gewiß kein Zufall, daß auf Kuba noch in *P. jackii* ein urtümlicher Vertreter des Pinguicula-Formenkreises erhalten ist.

*P. benedicta* ist an nur wenigen Standorten im äußersten Osten und Nordosten Kubas gesammelt worden. Sie siedelt auf Serpentinböden, der von einer Schicht detritischen Abfalls, der bis zu 40% Eisen enthalten kann, bedeckt ist, an den Ufern kleiner Bäche in der immergrünen Bergwaldregion in Höhen um 800 m. Sie veranlaßte den Sammler CLÉMENT (Nr. 3610-MT) zu der Notiz „quelle jolie petite plante sur le bord de la rivière“ und verdient wegen ihrer morphologisch-taxonomischen Sonderstellung die Aufmerksamkeit der Systematiker.

### 3. Sect. *Discoradix*

CASPER, Bot. Jb. 82 (1963) 332

Folia uniformia; corolla isoloba lobis subaequalibus integerrimis; tubus cylindricus in fauce infundibuliformiter dilatatus latere ventrali geniculiformiter incurvatus sine palato; calcar breve crassum aequae longum ac latum saccatum cum tubo angulum distinctum formans; semina longe stipitata. Herbae epiphyticae radicibus filiformibus apice in discum ampliatis.

Typusart: *P. lignicola* BARNH. in BRITTON.

Der Formenkreis umfaßt zwei epiphytische Arten auf Kuba und Haiti, die den Sippen um *P. agnata* ziemlich nahestehen. Die tubiflore Krone mit der zylindrischen, am Schlunde trichterig erweiterten, gaumenlosen Kronröhre und dem von dieser abgewinkelten, kurzen Sporn erinnert sehr an *P. agnata* selbst. Doch rechtfertigen die Organabwandlungen im Wurzelbereich, die offensichtlich mit der Lebensweise zusammenhängen, und im Fruchtknoten die Aufstellung einer eigenen Sektion.

### 13. *P. lignicola* BARNH. in BRITTON in Mem. Torr. Bot. Cl. 16 (1920) 110

Perennis. Epiphytica in ramulis arborum et fruticum. Vivipara. Rhizoma simplex longum ( $\pm$  10 mm) radicibus filiformibus adventitiis numerosis apice in discum adhaerentem ovalem vel suborbicularem  $\pm$  1 mm diametro pilosum ampliatis. Folia numerosa (10—20) radicalia  $\pm$  dense rosulata sessilia integerrima circuitu oblongo-spathulata rotundata margine parum revoluta superne glandulis sessilibus dense stipitatis disperse vestita (5) 7—12 (15) mm longa 1—3 mm lata. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—3 erecti filiformes apicem versus angustati glandulis stipitatis disperse obsiti basin versus pilis longis villosis (15) 25—40 (58) mm alti uniflori. Flores parvi 8—15 mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis disperse obsitus; labium superum plane trilobum lobis late ovalibus rotundatis; labium inferum plane emarginatum ovale. Corolla subisoloba albida extus glandulis stipitatis disperse obsita; lobis subaequalibus (superis paulo minoribus) circuitu ovalibus rotundatis margine  $\pm$  undulatis inter se tegentibus paulo longioribus quam latis 3—6 mm longis 2,5—4 mm latis basi pilosis pilis cylindricis. Tubus cylindricus fauce infundibuliformiter dilatatus 4—6 mm longus 3—4 mm latus sine palato intus pilosus pilis cylindricis et pilis capitatis in lineis triabus ordinatis. Calcar saccatum obtusum brevissimum cum tubo angulum subrectum formans aequae longum ac latum ( $\pm$  1—2 mm). Stamina  $\pm$  1,5 mm longa; pollen (5) 6 (7) colpdatum. Ovarium subglobosum  $\pm$  1 mm diametro glandulis stipitatis disperse obsitum. Stigma bilabiatum; labium inferum flabelliforme; stipes placentae conspicue ( $\pm$  0,8 mm) longus. Capsula subglobosa calyce erecto campanulato in-

cluso; pericarpium fugax; placenta matura 0,5 mm diam. stipite  $\pm$  1,5 mm longo. Semina scobiformia pauca ( $\pm$  25) ellipsoideo-fusiformia laevia 0,5—0,8 mm longa 0,3 mm lata stipitibus  $\pm$  2 mm longis plerumque irregulariter contortis.

Chromosomata ignota.

Floret IX—II (III—VIII?).

Holotypus: Cuba: ORIENTE: Vicinity of Camp San Benito, Febr. 24, 1910 (SHAFFER 4031 — non vidi).

Hab. epiphytica in ramulis arborum et fruticum ad ripas rivulorum terrae temperatae ca. 800 m; in oriente insulae Cuba (Prov. Oriente) adhuc solum inventa.

Icon. nostr.: Abb. 3, Fig. 13, S. 17 (pili); Abb. 8, Fig. 8, S. 24 (flos); Abb. 29, Fig. 6, S. 91 (flos); Taf. 2, Fig. 2 (habitus).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 20, S. 52.

#### Specimina visa:

Cuba: ORIENTE: Minas de Yberia ad Taco Bay, 800 m (EKMAN pl. it. regn. III. nr. 3826-G, NY).

Ohne Zweifel gehört *P. lignicola* zusammen mit der verwandten *P. cladophila* zu den interessantesten *Pinguicula*-Arten überhaupt. Ihre epiphytische Lebensweise hat offenbar zur Ausbildung von „Haftscheiben“ (?) an den Spitzen der Wurzelfasern geführt. Freilich soll auch *P. moranensis* gelegentlich als Epiphyt vorkommen, doch ist damit lediglich das Nisten der Rosetten im Moosüberzug von Baumstäcken gemeint. *P. lignicola* und *P. cladophila* dagegen sind echte Epiphyten. Ob die Besonderheiten im Bau der Frucht — die Samen sind gering an Zahl und ziemlich lang gestielt — und der Blätter — sie sind sehr klein und länglich-spatelig — ebenfalls mit dem Epiphytismus zusammenhängen, möge dahingestellt bleiben.

Die breiten Zipfel der Kelchoberlippe, die zylindrische Kronröhre mit dem kurzen, sackförmigen Sporn und der trichterigen Erweiterung am Schlund kennzeichnen die Art zur Genüge. Leider läßt das nur sehr spärlich aufgelegte Material keine intensivere Bearbeitung zu. Gerade die morphologischen Sonderbildungen im Wurzelbereiche verlangen eine Untersuchung. ERNST (1961) hat übrigens eine Art von Viviparie beobachtet: Im glockenförmigen Kelch fanden sich öfter junge Pflänzchen.

#### 14. *P. cladophila* ERNST in Bot. Jb. 80 (1961) 175

„Epiphytica, in apicibus ramulorum arborum. Fibrillae radicum numerosae, satis tenues, usque  $\frac{3}{4}$  cm longae, apice in discum adhaerentem ovalem usque orbicularem 1 mm diamet. ampliatae. Caulis usque super 1 cm longus, usque circ. 2 mm crassus. Folia numerosa, lanceolato-lineares, versus apicem angustata, rotundata,  $2\frac{1}{2}$ —3 cm longa, medio 3—4 mm lata, margine  $\frac{1}{2}$ —1 mm lato revoluta, supra glandulis sessilibus densis et glandulis stipitatis modice densis vestita. Pedicelli singuli vel plures,  $2\frac{1}{2}$ —5 cm longi,  $\pm$   $\frac{3}{4}$  mm crassi, glandulis stipitatis (p. p. stipite pluricellulato), modice densis et parte inferiore praeterea pilis simplicibus pluricellulatis vestiti. Calyx extus glandulis stipitatis dispersis vestitus. Labium superius 3 mm longum, laciniae  $\pm$  usque ad medium connatae, rhomboideae usque fere orbiculares, rotundatae, circ. 3 mm latae; labium inferius  $2\frac{1}{2}$  mm longum, 3 mm latum, circ. rectangulare, angulis valde rotundatis, apice late emarginatum. Corolla alba, 9 mm longa, extus glandulis nonnullis stipitatis vestita, stipitibus persaepe pluricellulatis. Laciniae labii superioris suborbiculares,  $2\frac{1}{2}$  mm longae, laciniae labii inferioris ovaes, rotundatae; lacinia media circ. 4 mm longa, circ.  $3\frac{1}{2}$  mm lata, laciniae laterales circ.  $3\frac{1}{2}$  mm longae,  $2\frac{1}{2}$  mm latae. Tubus cylindricus, circ. 3 mm latus, tertia parte superiore longitudinis infundibuliformiter ampliatus, intus pilosus, pilis capitatis, capite oblongo irregulari et pilis cylindricis simplicibus. Calcar saccatus, rotundatus, circ. 1 mm longus et latus, fere angulo recto patens, intus pilis capitatis, capite globoso. Stamina  $1\frac{3}{4}$  mm longa, antherae  $\frac{1}{2}$  mm longae, 1 mm latae. Ovarium subglobosum, circ.  $1\frac{1}{2}$  mm longum, glandulis stipitatis nonnullis obtectus. Stigma subsessilis; labium superius parvum triangulare, circ.  $\frac{1}{4}$  mm longum; labium inferius suborbiculare, 1 mm longum. Stipes placentae circ.  $\frac{1}{2}$  mm longus. Ovula circ.  $\frac{1}{2}$  mm longa, stipite circ.  $\frac{1}{6}$  mm longo. Fructus  $\pm$  2 mm diamet., calice erecto, campanulato, circ. 4 mm longo inclusus; pericarpium fugax; placenta matura circ.  $\frac{1}{2}$  mm diamet., stipite circ. 1 mm longo. Semina ellipsoideo-fusiformia, laevia, usque 1 mm longa,  $\frac{1}{3}$  mm lata, serotinae caduca, stipitibus  $1\frac{1}{2}$  mm longis, plerumque irregulariter contortis.“

Chromosomata ignota.

Holotypus: Hispaniola. Civ. Santo Domingo, Cordillera Central, prov. de la Vega, Constanza, top of Loma La Vieja, mossy forest, 2075 m (EKMAN pl. Ind. occ. nr. H 14051, 7. 11. 1929 -!S).

Isotypus: EKMAN nr. H 14051 -!NY.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 20, S. 52.

Ich habe mich darauf beschränkt, die ausführliche Beschreibung ERNST's (1961) wiederzugeben und verweise im übrigen auf dessen Bemerkungen zu ihr. Weder der Originalbogen noch das Duplikat wiesen blühende Pflanzen auf. Außerdem konnte ich es nicht verantworten, das spärlich aufgelegte Material durch eine erneute Untersuchung zu beschädigen. Die Genauigkeit der Angaben ERNST's steht außer Zweifel.

#### 4. Sect. *Heterophyllum*

CASPER, Bot. Jb. 82 (1963) 332

Folia biformia; corolla isoloba rarius bilabiata lobis integerrimis; tubus cylindricus rarius cylindrico-infundibuliformis sine palato; calcar cum tubo angulum subdistinctum formans vel rarius porrectum, longius quam latum. Quatuor species in montibus Novae Hispaniae.

Typusart: *P. heterophylla* BENTH.

Auffällig heterophylle Typen aus den mexikanischen Tropengebirgen mit zum Teil typischen Isoloba-Merkmalen. Abweichend erscheint der Bau des ziemlich langen Spornes, der zwar von der Kronröhre abgesetzt, doch nicht deutlich abgewinkelt, manchmal sogar in Richtung des Tubus ausgestreckt ist. Die Arten sind nur selten gesammelt worden.

Der Formenkreis ist von höchstem phylogenetischem Interesse. Wie bei den Orcheosanthus-Typen des Subgenus *Pinguicula* und bei *P. elongata* aus dem *Temnoceras*-Verband ist der tropisch-heterophylle Wuchsformtyp voll ausgeprägt. Es ist sicher nicht unberechtigt, an einen stammesgeschichtlichen Zusammenhang der durch den gemeinsamen Wuchsformtyp „geeinten“ Sippen zu denken. Ein Typ wie *P. imitatrix*, bei dem im Blütenbereich sogar *Pinguicula*-Charaktere auftreten, könnte dann die Mittlerrolle spielen. Wenn ich dennoch geneigt bin, den tropisch-heterophyllen Wuchsformtyp nicht als eine einmalige Erwerbung der Gattung zu betrachten, sondern ihn sich wiederholt in differenten Formenkreisen entwickeln zu lassen, so deshalb, weil mir der Merkmalskomplex Blüte phylogenetisch „höherwertig“ zu sein scheint. Die parallele Ausbildung gleichartiger Wuchsformtypen in verschiedenen Formkreisen ist eine Konvergenzerscheinung.

#### Subsect. *Isolobopsis* subsect. nov.

Corolla isoloba tubo cylindrico fauce non infundibuliformiter dilatato; calcar tubo brevius.

Typusart: *P. heterophylla* BENTH.

Drei ungenügend bekannte mexikanische Arten mit nahezu „rein“ isolober Krone.

#### 15. *P. heterophylla* BENTHAM, Pl. Hartweg. Ia (1839) 70

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus filiformibus adventitiis numerosis. Folia numerosa radicalia rosulata biformia integerrima; inferiora (rosula „hiemis“ ut dicitur) in sicco cepis similia ex pluribus foliorum numerosorum (~ 100) ordinibus composita, foliis exterioribus squamiformibus tenue-lanceolatis acutiusculis glabriusculis constanter connectis 10—25 mm longis 1—3 mm latis, intermediis similibus sed marginibus longe ciliatis, intimis similibus sed maxime 2 mm latis glabris et non similibus filiformibus 25 mm longis 0,2 mm latis; superiora (rosula „aestatis“ ut dicitur) pauca erecta basi longe ciliata superne glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis modice dense vestita, foliis exterioribus obovato-oblongis obtusis vel acutiusculis 15—25 mm longis 4—6 mm latis, intermediis oblongo-lanceolatis acutis 30—60 mm longis 7—10 mm latis, intimis longe linearilanceolatis e basi 4—5 mm lata gradatim in acumen tenue circinatum revolutis abeuntibus 60—90 (150) mm longis margine valde revolutis marginibus inter se tangentibus. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—4 erecti

glandulis stipitatis obsiti basin versus longe ciliata (60) 100—150 (230) mm alti uniflori. Flores magni 20—24 mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis obsitus; labium superum usque ad  $\frac{2}{3}$  longitudinis trilobum lobis triangulo-lanceolatis acutis; labium inferum bilobum lobis usque ad basin fere divisus triangulo-lanceolatis acutis multum divergentibus. Corolla subisoloba violacea vel purpurea vel albido-rosea vel albida extus glandulis stipitatis disperse obsita lobis obovato-oblongis rotundatis vel truncatis vel raro submarginatis 5—10 mm longis 3—4 mm latis basi pilis longis irregulariter capitatis disperse vestitis. Tubus subcylindricus fauce vix infundibuliformiter dilatatus sine palato 6—11 mm longus 3—5 mm latus intus pilosus infra corollae labii inferi lobi intermedii pilis longis irregulariter capitatis dense vestitus basin tubi versus pilis brevioribus in lineis triabus irregulariter capitatis retro conversis. Calcar subcylindricum breve tenue rotundatum vel acutiusculum 4—5 mm longum 0,7—1 mm crassum cum tubo angulum subdistinctum obliquum formans vel subporrectum. Stamina  $\pm 2$  mm longa; pollen (3) 4—5 (6)-colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis disperse obsitum. Stigma bilabiatum labio infero suborbiculato. Capsula subgloboso-ovata calycem non superans. Semina scobiformia fusiformia oblonga  $\pm 1$  mm longa  $\pm 0,55$  mm lata alveolata.

Chromosomata ignota.

Floret VIII—VI (VII?).

Holotypus: Mexiko: Tuquila, Mai—Juni 1839 (leg. HARTWEG nr. 510-K; non vidi).

Isotypus: Pl. HARTWEG nr. 510 (!LD; !LE).

Hab. in solis granitibus solutis saepe nudis humidis ad tempus siccis umbrosis declivorum vel riparum regionis temperatae vel frigidae (1600—2500 m) in montibus Novae Hispaniae; adhuc solum in Oaxaca, Guerrero et Michoacan inventa.

Icon. nostr.: Abb. 3, Fig. 14, S. 17 (pili); Abb. 8, Fig. 9, S. 24 (flos); Abb. 29, Fig. 4, S. 91 (flos); Taf. 5, Fig. 1 (habitus).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 25, S. 79.

#### Specimina visa:

Mexiko: OAXACA: (GALEOTTI nr. 860-LE), Jovesia (LIEBM., pl. mex. nr. 2678-C), Sierra de San Felipe (PRINGLE nr. 4646-VT, LE, UC, MEXU, MIN 191298; PRINGLE nr. 13761-VT, C, F 1505597). MICHOCAN: San José, Coalcoman (HINTON et al. nr. 13839-WTU 119912, PH 825143). GUERRERO: NE of Chilpancingo on road to Chilapa (MOORE jr. & WOOD jr. nr. 4656-BH), Mina Toro Muerto (HINTON et al. nr. 14322-F 1254047, NA 169125), Agua Zarca (HINTON et al. nr. 10417-ILL, F 1254050).

Die eigenartige Sippe fällt durch ihre verschiedenartige Beblätterung auf. Wenn das Herbarmaterial nicht trägt, so ist die „Winterrosette“ tatsächlich der der Orcheosanthus-Formen vergleichbar. Sie erscheint im getrockneten Zustand als ein zwiebelartiges Gebilde, das aus mehreren Schichten zahlreicher, heller, schuppenförmiger Blätter besteht, die untereinander nicht einheitlich zu sein scheinen.

So folgen bei einem Exemplar (PRINGLE 4646) von außen nach innen zunächst fest aneinanderhaftende, lanzettliche, nur schwach behaarte Schuppenblätter, die dicht von einer Lage membranöser, an ihren Seitenrändern locker bewimpertes Lanzettblätter zusammengehalten werden. Ihnen schließt sich ein Kranz harter, geschrumpfter, langer, unbehaarter Lanzettblätter an, die mit eigentümlichen, schmal-linealischen „Blättern“ untermischt sind. Ganz innen befindet sich schließlich eine Lage harter, unbehaarter, kurzer, dunkelbraun gefärbter Lanzettblätter.

Aus dem Zentrum dieser dicht gepackten Blattschichten erheben sich die eigentlichen Laubblätter der „Sommerrosette“, bei denen außen kürzere ohne Spreitenverlängerung und Einrollung der Spitze und innen längere mit stark ausgezogener Spreite und Einrollung der Spitze unterschieden werden müssen. Bei beiden Laubblattformen sind die Stielteile bewimpert.

Ob die Blattanordnung, insbesondere im Bereich der „Winterrosette“, immer dieser Folge entspricht, erscheint fraglich. Bei einem Exemplar der HINTONSchen Aufsammlungen (Nr. 14322) fehlte die innere Schicht dunkelbrauner, harter, unbewimpertes Schuppenblätter. Offenbar können gerade die Behaarungsverhältnisse verschiedenartig sein. Erst Kulturversuche werden endgültige Aussagen ermöglichen.

Im übrigen entspricht der Blütenbau der Sippe ganz dem Isoloba-Schema. Die langen Kelchoberlippenzipfel, die lang zylindrische Kronröhre und der relativ lange Sporn, die meist trauben-morgensternartigen Köpfchen der Röhrenhaare, die rötlich-weiße Färbung der Blüte sind besonders charakteristisch.

*P. heterophylla* ist aus den Staaten Oaxaca, Guerrero und Michoacan an der pazifischen Seite Mexikos bekannt geworden (Abb. 25, S. 79).<sup>17</sup> Im Grunde genommen wissen wir sehr wenig über die Standortverhältnisse. Aus den Bemerkungen der Sammler läßt sich entnehmen, daß die Sippe lockere, granitisch-konglomeratartige, oft nackte Böden an offenen, beschatteten Abhängen, Uferbänken oder Vorsprüngen in der regenfeuchten Bergwaldstufe (Eichen-Kiefern-Region) der Tierra Templada bzw. Tierra Fria in Höhen zwischen 1600 und 2500 m besiedelt. Aus der heterophyllen Beblätterung geht hervor, daß die Standorte Trockenperioden ausgesetzt sein müssen. Es ist zu wünschen, daß diese systematisch wichtige Art bald in Kultur genommen wird.

#### 16. *P. acuminata* BENTH., Pl. Hartweg. Ia (1839) 71.

„Foliis radicalibus dense rosulatis ovato-oblongis crassis abrupte et rigide acuminatis glabris, scapo apice vix pilosulo, corollae laciniis late obovatis tubo late incurvo subaequilongis, calcare brevi cylindrico subascendente. — Folia siccitate rigida, nigricantia, acumine 1—2 lin. longo acuto. Scapis 4—6 pollicaris. Corolla magnitudine *P. flavescens*, fauce intus pilosa. —

In umbrosis prope Chico.“

Von dieser Sippe habe ich kein Material erhalten können. Es scheint auch in Kew nicht mehr vorhanden zu sein. Ich habe daher BENTHAM's Originaldiagnose wiedergegeben.

ERNST (1961) hat offenbar den Typusbogen studieren können. Seinen Ausführungen folge ich im wesentlichen.

*P. acuminata* blüht aus der Winterrosette, die aus zahlreichen kleinen, aufrechten, eirundlichen, zusammengezogenen, zugespitzten,  $\pm 10$ —15 mm langen und  $\pm 5$  mm breiten Blättchen besteht. Die Laubblätter — zur Zeit der Blüte noch unentwickelt — sind mehrere Zentimeter lang und schmal lanzettlich mit lang ausgezogener Spitze. Der Kelch ist außen ziemlich dicht behaart, seine Oberlippenzipfel sind etwa bis zur Hälfte ihrer Länge verwachsen, länglich, spitz oder stumpf, die der Unterlippe dagegen fast ganz frei und eirund-länglich. Die Krone ist hell-lila gefärbt, ohne Sporn etwa 10—15 mm lang, ihre Kronlappen oval-verkehrteirund und meist etwas gestutzt, die Oberlippenlappen etwas kleiner. Die fast zylindrische, auf der Spornseite etwa in halber Höhe stark einwärts geknickte Kronröhre ist etwa so lang wie die Kronlappen und am Saum  $\pm 5$  mm breit. Die Röhrenhaare sind in drei Streifen angeordnet und besitzen runde bis längliche, traubenartige Köpfchen. Der Sporn ist deutlich gegen die Röhre abgesetzt und steht von ihr schräg oder rechtwinklig nach unten ab. Er ist zylindrisch, zur Spitze hin schwach verdickt und mißt  $\pm 3,5$  mm.

Die starke Kelchbehaarung und die Knickung der Röhre unterscheiden die Sippe gut von *P. heterophylla* oder *P. parvifolia*.

An der ausgezeichneten Beschreibung ERNST's (1961) fällt auf, daß *P. acuminata* aus der Winterrosette blüht. Das kann wohl nur bedeuten, daß das studierte Material zu einer Zeit gesammelt worden ist, als die Sommerrosette entweder bereits abgeblüht war oder noch nicht blühte. Von *P. moranensis* ist bekannt, daß beide Rosetten blühen können. Es ist daher anzunehmen, daß sich *P. acuminata* ähnlich verhält. Ein abschließendes Urteil kann erst gefällt werden, wenn *P. acuminata* wiedergefunden wird.

#### 17. *P. parvifolia* ROBINSON in Proc. Amer. Acad. 29 (1894) 320

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus filiformibus adventitiis numerosis. Folia numerosa biformia radicalia rosulata integerrima; inferiora (rosula „hiemis“ ut dicitur) numerosa in sicco cepis similia ex pluribus foliorum ordinibus composita, exteriora oblongo-lanceolata membranacea acuminata margine longe (— 4 mm) ciliata 15—22 mm longa  $\pm 2$ —3 mm lata, intima ovato-lanceolata squamosa acuminata margine longe ciliata vel glabrescentia (8) 10—15 (18) mm longa 3—5 (6) mm lata; superiora (rosula „aestatis“ ut dicitur) pauca basi erecta petioliformi 8—14 mm longa lamina explicata ovato-oblonga vel elliptica margine vix involuta 5—9 mm longa 1,5—2,5 mm lata superne glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis disperse vestita. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—3 erecti apicem versus angustati glandulis stipitatis singularibus obsiti 30—100 mm alti uniflori. Flores mediocres (12) 14—17 (21) mm longi (calcare incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis

<sup>17</sup> Die Arealkarte gibt nicht alle Belege wieder, da ihre exakte Lokalisierung mir bisher nicht möglich war.

stipitatis singularibus obsitus; labium superum profunde trilobum lobis oblongo-lanceolatis acutis vel obtusis; labium inferum usque ad basin fere bilobum lobis oblongo-lanceolatis acutis vel obtusis divergentibus. Corolla subisoloba purpureo-caerulea vel albida extus glandulis stipitatis singularibus obsita lobis oblongis vel obovato-oblongis vel subspathulatis rotundatis vel raro subtruncatis 5—7 (9) mm longis (2) 2,5—3 (3,5) mm latis basin versus pilis uvae modo capitatis obsitis. Tubus subcylindricus in fauce luteo vix dilatatus basin versus parum angustatus 5—7 mm longus 3—4 mm latus sine palato intus pilosus infra labii inferi corollae pilis longis uvae modo capitatis basin versus pilis brevibus retro conversis uvae modo capitatis in lineis triabus. Calcar subcylindricum obtusum vel acutiusculum luteum (2) 3—4 (5) mm longum dimidium longitudinis tubi subaequans cum tubo angulum subdistinctum obliquum formans vel porrectum intus pilosum. Stamina  $\pm$  1,5 mm longa; pollen (3) 4—5 (6)-colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis disperse obsitum. Stigma bilabiatum labio infero suborbiculato. Capsula subglobosa. Semina scobiformia numerosa alveolata.

Chromosomata ignota.

Floret V—VII (VIII—IV ??).

Holotypus: Mexiko: State of Jalisco, mossy gravel bluffs near Guadalajara, 23. VI. 1893 (leg. PRINGLE nr. 4397-GH ?; non vidi).

Isotypus: PRINGLE nr. 4397 (!VT, !MIN 191301, !MEXU, !LE, !UC 102919).

Hab. in praeruptis glareo-granitibus regionis temperatae vel frigidae in montibus Novae Hispaniae; adhuc solum in Jalisco et Temascaltepec inventa.

Icon. nostr.: Abb. 3, Fig. 15, S. 17 (pili); Abb. 29, Fig. 5, S. 91 (flos); Taf. 5, Fig. 2 (habitus).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 25, S. 79.

#### Specimina visa:

Mexiko: Jalisco, Sierra de San Esteban (PRINGLE nr. 11070-VT, PRC); Temascaltepec, Ypericones (HINTON nr. 4166-G), Tejupilco (HINTON et al. nr. 955-NY 2548).

*P. parvifolia* steht *P. heterophylla* sehr nahe. Man kann daran zweifeln, ob die von ERNST (1961) in seiner Arten-Übersicht gegebenen Differentialmerkmale — Blätter klein, Spreite eirund-oval,  $\pm$  5 mm lang, Röhrenhaare mit traubigem Köpfchen — in jedem Falle ausreichen, beide Sippen zu trennen. Es gibt armblättrige *P. heterophylla*-Exemplare, die ohne weiteres mit *P. parvifolia* verwechselt werden können.

Die zwiebelartige Winterrosette ist im allgemeinen viel armblättriger als die von *P. heterophylla*. Sie setzt sich beim Typusmaterial (PRINGLE Nr. 4397) aus breit-lanzettlichen, zugespitzten, membranösen Schuppenblättern mit lang gewimperten Rändern zusammen, die außen von harten, braunen Schuppenblättern umgeben sein können, die fest aneinander haften. In einem Falle wurde diese zwiebelartige Winterrosette noch von einem armblättrigen Kranz membranöser, am Rande lang gewimpertes Blätter von etwa 25 mm Länge umfaßt, deren Spreite in eine Spitze auslief!

Bei den Exemplaren der HINTONSchen Sammelnummer 955 befanden sich die harten, braunen, ungewimperten Schuppenblätter innerhalb der Hülle aus membranösen, gewimperten Schuppenblättern. Wahrscheinlich schwanken die Behaarungsverhältnisse bei dieser Art ebenso wie bei *P. heterophylla*.

Die wenigen Blätter der „Sommerrosette“ besitzen eine lange, blattstielartige, oft gewimperte Basis und eine  $\pm$  ausgebreitete, eirund-ovale Spreite, die oft, wie auch der geflügelte Stielteil, kahnförmig nach innen gefaltet ist. Sie sind von den Laubblättern der *heterophylla*-„Sommerrosette“ deutlich unterschieden.

Im Blütenbau ähneln *P. parvifolia* und *P. heterophylla* einander sehr.

Die wenigen chorologischen Daten habe ich auf der Arealkarte Abb. 25, S. 79, wiedergegeben. Die Sammler sprechen von granitisch-kiesigen Steilwänden der regenfeuchten Bergmischwaldregion, in der die Sippe wachsen soll. Auch hier deutet die Heterophyllie auf Trockenzeiten hin, die die Vegetationsperiode unterbrechen.

#### Subsect. *Orcheosanthopsis* subsect. nov.

Corolla subbilabiata tubo cylindrico-infundibuliformi; calcar tubo longius. Una species in montibus Novae Hispaniae.

Eine Art mit deutlichen Pinguicula-Tendenzen im Bau von Krone und Tubus.

18. *P. imitatrix* CASPER in Repert. spec. nov. 67 (1963) 12

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus filiformibus adventitiis numerosis. Folia radicalia rosulata biformia integerrima erecta solum non adpressa; inferiora late ovata acuminata vel lanceolata 10—15 mm longa 3—8 mm lata acumine 3—4 mm longo; superiora oblongo-lanceolata margine usque ad statum subcylindraceum valde revoluta 30—50 mm longa 2—5 mm lata ex basi late ovata margine ciliata acuminata abeuntia. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—2 erecti glandulis stipitatis obsiti 30—80 mm alti uniflori. Flores sat magni 25—30 mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis obtectus; labium superum trilobum lobis triangulo-lanceolatis triplo longioribus quam latis; labium inferum profunde bilobum lobis triangulo-lanceolatis obtusis vel acuminatis usque ad basin fere divisus multum divergentibus. Corolla subbilabiata purpurea extus glandulis stipitatis disperse obsita; labium superum bilobum lobis oblongis rotundatis duplo longioribus quam latis; labium inferum duplo longius trilobum lobis oblongo-obovatis rotundatis. Tubus cylindrico-infundibuliformis basin versus angustatis labio infero paulo brevior sine palato intus pilosus pilis irregulariter capitatis in lineis triabus. Calcar subulatum acuminatum incurvatum 8—11 mm longum dimidium tubi limbique corollae quidquam superans. Pollen (4) 5 (6)-colporatum.

Chromosomata ignota.

Floret II.

Holotypus: Mexiko: Distr. Galeana, Gro., Local.: Piedra Ancha; mossy boulder in oak and pine forest; alt. 3025 m (leg. G. B. HINTON et al., 5-2-39, nr. 14219-! UC M 113586; sub nomine *P. heterophylla* BENTH. Dupl. det.: A. FERNANDEZ).

Hab. adhuc solum prope Piedra Ancha Mexicanorum inventa.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 25, S. 79.

*P. imitatrix* fällt durch ihre ausgeprägte Heterophyllie besonders auf. Von außen nach innen werden die Blätter der Rosette diskontinuierlich größer. Ein äußerer, aufrechter Kranz aus kleinen, eirundlichen bis lanzettlichen, in eine lange Spitze ausgezogenen, flachen Blättern umgibt einen inneren Kranz von relativ langen und schmalen Blättern, deren Ränder so stark auf die Unterseite eingekrümmt sind, daß sie sich berühren und deren Basis, die von der äußeren Rosette eingehüllt ist, ausgesprochen breit eiförmig zugespitzt erscheint. Der Blatt- rand ist in dieser Region mit fadenförmigen Wimperhaaren besetzt. Bei den mir vorliegenden Belegen sind außerdem verblichene Blätter der Innenrosette der vergangenen Vegetationsperiode als äußere „Krause“ in Resten erhalten.

Die ansehnlichen Blüten besitzen einen sehr langen, gekrümmten, pfriemlichen Sporn, der länger als die Hälfte des Restes der Krone ist. Außerdem überagt die Kronunterlippe die Kronoberlippe etwa um das Doppelte der Länge. Die Kronröhre ist im Verhältnis recht kurz, so daß die Blüte in ihrem Aussehen entfernt an *P. gypsicola* BRANDEGEE erinnert.

Bei oberflächlicher Betrachtung ist die Ähnlichkeit mit *P. heterophylla* BENTH. verblüffend. Die Sippe ist deshalb auch von A. FERNÁNDEZ-PÉREZ mit ihr identifiziert worden. Die Unterschiede sind aber beträchtlich.

*P. heterophylla* ist ebenfalls heterophyll. Die Blätter der Außenrosette sind aber bei ihr verkehrt-eirund bis länglich, vorn zugespitzt oder stumpf, die inneren linealisch-lanzettlich mit gleichartiger bewimperter Basis. Die Blüte ist etwas kleiner und kurz gespornt. Die Kronröhre ist relativ lang, die Kronoberlippe steht der Kronunterlippe an Länge wenig nach. Im Bau des Kelches und in der Behaarung der Kronröhre stimmen die beiden fraglichen Sippen weitgehend überein.

Die besondere Bedeutung von *P. imitatrix* besteht darin, daß die Sippe — insofern *P. benedicta* vergleichbar — blütenmorphologisch das Isoloba-Schema verwischt: die Krone ist zweilippig, die Röhre tendiert zur Trichterform, und der lange Sporn bildet mit ihr keinen festen, schiefen Winkel mehr, sondern erstreckt sich  $\pm$  in Richtung des Tubus. Dadurch entstehen die schon erwähnten „Ähnlichkeiten“ mit *P. gypsicola*.

Ich habe ursprünglich *P. imitatrix* — allerdings unter Betonung der Unsicherheit dieser Einordnung — der Sektion Orcheosanthus zugeordnet (CASPER 1963 b), mich aber inzwischen davon überzeugt, daß trotz der zweifellos vorhandenen „intermediären“ Merkmalsbildung die Isoloba-Charaktere und vor allem die Bindungen an die

heterophyllen Isolobopsis-Typen überwiegen. Der spezifische Orcheosanthus-Blütentyp ist doch dem von *P. imitatrix* nicht vergleichbar. Um den relativ großen morphologischen Abstand zu *P. heterophylla* und Verwandten zu betonen, habe ich die Sippe in eine eigene Untersektion eingereiht. Künftige Untersuchungen werden über die Berechtigung dieses Schrittes zu entscheiden haben.

Chorologische, ökologische oder zytologische Daten sind nicht bekannt.

#### 5. Sect. *Cardiophyllum*

CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 34

Folia uniformia apice plusminusve cordato-emarginata; corolla bilabiata limbo obliquo lobis inaequalibus emarginatis; tubus cylindrico-infundibuliformis in calcar porrectum non gradatim transiens cum palato pilosus pilis cylindricis capitatis in lineis triabus ordinatis.

Typusart: *P. hirtiflora* TEN.

Der Formenkreis entfernt sich am weitesten vom Isoloba-Schema. Neben Isoloba-Charaktere wie Ausrandung der Kronlappen, homophyll-tropischem Wuchsformtyp, gelben Farbtönen im Blütenbereich, Ausbildung eines Gaumens und dreistreifiger Anordnung der Röhrenhaare treten Merkmale der Untergattung *Pinguicula*. Dazu gehören etwa die zweilippige Krone, der zur Trichterform übergehende Tubus und der in Richtung der Röhre ausgestreckte, relativ lange Sporn. Daß dennoch die Ähnlichkeiten mit *P. lusitanica* viel größer als die mit *P. vulgaris* sind, hat SCHINDLER (1907/08) bereits richtig erkannt.

Das altweltliche Areal der Sektion schließt sich östlich an das westeuropäisch-atlantische Verbreitungsgebiet der *P. lusitanica* an.

#### 19. *P. hirtiflora* TEN. Fl. Nap. 3 (1811—1836) 18

Perennis. Rhizoma simplex breve, radicibus adventitiis numerosis filiformibus. Folia 6—9, radicalia rosulata integerrima circuitu elliptico-oblonga vel ovato-oblonga vel obovata basin versus petioliformiter angustata rotundata cordato-emarginata margine vix involuta superne glanduloso-viscosa glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis modice dense vestita (10) 20—60 (80) mm longa (5) 10—25 (35) mm lata laete viridia. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—3 (7) filiformes erecti glandulis stipitatis  $\pm$  dense obtecti (35) 50—115 (145) mm alti uniflori. Flores sat magni (13) 16—25 (32) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus viridis extus et intus glandulis stipitatis disperse vestitus; labium superum trilobum lobis spatulatis rotundatis basin versus angustatis; labium inferum obovatum truncatum integrum emarginatum. Corolla bilabiata rosea vel caerulea, extus glandulis stipitatis parce obtecta; labium superum bilobum lobis integris vel apice subemarginatis obovato-obtusis; labium inferum trilobum lobis cuneatis duplo longioribus quam latis emarginatis vel subbilobis raro subintegris. Tubus angusto-infundibuliformis duplo longior quam latus cum palato pilosus pilis cylindricis vel subulatis in lineis triabus. Palatum bipartitum villiformis  $\pm$  0,5 mm longum et latum luteo-pilosum pilis capitatis. Calcar subulatum rectum vel subincurvum acutum luteo-virescens (4) 6—10 (13) mm longum dimidium tubi limbique corollae multum superans. Stamina  $\pm$  1,5 mm longa; pollen (6) 7—8 (9)-colporatum. Ovarium subglobosum  $\pm$  1 mm diam. glandulis stipitatis disperse obtectum. Stigma bilabiatum labio infero maximo orbiculato fimbriato. Capsula subglobosa calycem non superans. Samina scobiformia 0,5—1 mm longa 0,2—0,3 mm lata alveolata.

Chromosomata  $2n = 16$ .

Floret IV—X.

Holotypus: Monti della Cava di Castellammare, all'aqua Santa (TENORE-~~IN~~AP).

Hab. in rupibus stillicidiis et muscosis regione montana regionis mediterranei orientalis; in Aprutiis (?), peninsula Sorrentina, Magna Sila Italiae; Dalmatia, Hercegovina, Albania, Macedonia, Thessalia, Aetolia, Boeotia, Achaia, insulis Euboea et Poros; Lycia (?).

Syn.:<sup>18</sup> *P. vulgaris* PETAGNA, Instit. bot. 2 (1787) 38 — *P. vulgaris*  $\gamma$  *hirtiflora* CESATI, V., PASSERINI, G., GIBELLI, E. G., Comp. Fl. Ital. (1867) 417 — *P. vulgaris*  $\gamma$  *hirtiflora* VILLANI, A., „Primo contributo allo studio della Flora della Provincia di Chieti“ in

<sup>18</sup> Gekürzt; vgl. CASPER 1962: 35.

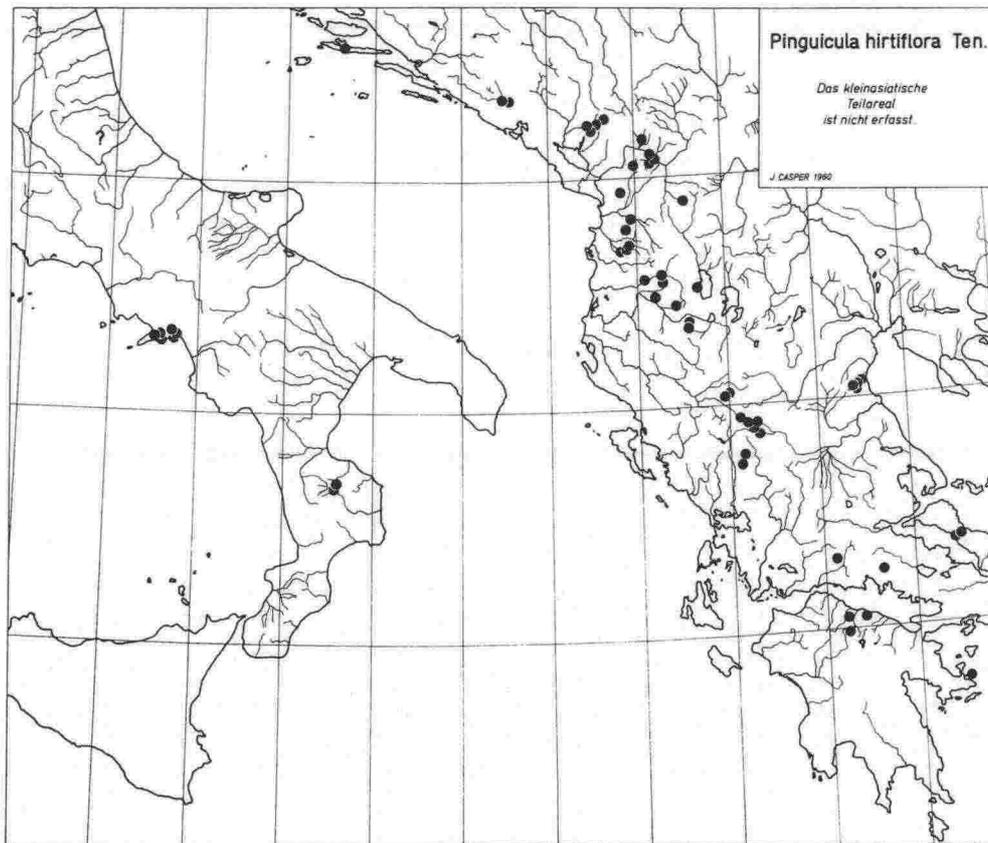


Abb. 31. Areal von *P. hirtiflora* (aus CASPER 1962 a).

Nuov. G. Bot. Ital. N. S. 28 (1921) 82 — *P. hirtiflora* var. *euboea* BEAUVERD, G., et TOPALI, S. P., „Excursions botaniques en Grèce“ in Bull. soc. bot. Genève sér. 2, 28 (1938) 155 — *P. albanica* GRISEBACH, Spicil. fl. Rumel. et Bithyn. 2 (1844) 9 — *P. laeta* PANTOCSEK, „Plantae novae“ in Österr. bot. Z. 23 (1873) 80.

Icon.: TENORE, Fl. Nap., Atlas 5 (1811—38), t. 201, fig. 1 — CURTIS' Bot. Mag. 110 (1884), t. 6785 — SCHINDLER in Österr. bot. Z. 58 (1908), t. 3, fig. 2; t. 4, fig. 16, 17 — CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962), Abb. 4, fig. 1, 1 a.

Icon. nostr.: Abb. 3, Fig. 16, S. 17 (pili).

Tab. distr. geogr.: CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962), Abb. 10. — CONTANDRIOPOULOS, Recherches sur la flora endémique de la Corse et sur ses origines (1962) 248, carte no. 25.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 31, S. 105.

**Specimina visa:<sup>19</sup>**

**Italien:** Castellammare, Monte S. Angelo (TENORE-NAP; ORSINI-RO, PI; GUSSONE-C, NAP); Monte Faito (herb. R. HORTI ROMANI-RO). Amalfi (H. LENANDER-S), Val delle Ferriere (FRANCINI-BI). Monti della Cava (GUSSONE-NAP). Cava dei Tirreni (GUADAGNO-LD; CESATI-RO). Salerno (TENORE-LAU). Vietri (GUSSONE-NAP; CASPER-JE).

**Dalmatien:** Insel Lesina (BOEMER-GOET).

**Herzegovina:** Bjela Gora, Koristna Greda, Vucia (PANTOCSEK-GOET), ad pontem Sui most (K. VANDAS-W, WU, SARA); Trebinje, Lastva (LATZEL-WU, BRNU; K. MALY-SARA, W); Korjenici- und Skocigoralat (LATZEL-SARA).

**Albanien:** Klementi, Hani Grabom (I. DÖRFLER-LD); Djevica (A. BALDACCIS-SARA); Nikci (HANNIBAL et A. BALDACCIS-SARA, LE). Malcija, Rapsa (DÖRFLER-W, WU), Tropoja, Skelsen (S. JAVORKA-BPU). Schlucht bei Repoh (BR. SCHÜTT-G). Petka (KOSANIN-WU, BPU). Cam, Mt. Dukadjin (B. GRÜN WALD-BPU). Radomir, Mt. Korab (J. B. KÜMMERLE-BPU). Dardhë (P. ČERNJAVSKI-W). Ostrovica, Shtylla zwischen Hasankjoj und Quemerica (K. MEYER-JE). Elbasan (P. ČERNJAVSKI-W), Librash (K. MEYER-JE). Tirana (J. SCHNEIDER-W), Lum i Ljanës (F. MARKGRAF-BPU), Mt. Dajti (K. HRUBY, V. JIRASEK et T. MARTINEC-PRC). Moskopole (A. H. G. ALSTON et N. Y. SANDWITH-S).

<sup>19</sup> Gekürzt; vgl. CASPER 1962: 35—36.

Griechenland: EPIRUS: Melissa, Mt. Tsumerka (A. BALDACCI-PRC), Metsovo, in jugo Katava (K. H. RECHINGER nr. 18369-W); Vovousa, in monte Tuzka Rossa (K. H. RECHINGER nr. 18565-W); Malakasi (C. HAUSSKNECHT-LE), Zygos (S. TOPALI-G), in valle sup. Penei (Th. HELDREICH-CLF, LD, E). MACEDONIEN: Samarina, Skutinei (BALLS et BALFOUR GOURLAY-E), Mt. Smolika (BALLS et BALFOUR GOURLAY-E), THESSALIEN: Kastania, Mt. Oxya (HALACSY-WU); Olymp (HOHENACKER-RO), Krioneri (HELDREICH-RO), Hagios Dionysios (ORPHANIDES-WU; HALACSY-LD; CASPER-JE), Waldregion (HELDREICH-RO), in fauce Megarema (SINTENIS et BORNMÜLLER-WU, LD), ad fontem Kalyviae Malta (HANDEL-MAZZETTI-G), in valle Scandagero (HANDEL-MAZZETTI-G). AETOLIEN: Varduasia, Mt. Korax (HELDREICH-E, LE, LD). BÖOTIEN: Dipotamo, Mt. Parnass (HELDREICH-S; ORPHANIDES-RO; GUICCIARDI-C, TL, P; PERINTZI-CLF). ACHAIA: Megaspilaeon (HELDREICH-ZT, RO, C); Stygem, Mt. Chelmos (ORPHANIDES-C, WU, LD); Zachuli (HALACSY-W, WU). EUBÖA: Achmetaga (herb. DAVALL-LAU; herb. LEUTWEIN-ZT); Mt. Kandili (BEAUVERD-G, W).

Türkei: Gisildere, Dalaman Tschaj (WU): ob wirklich *P. hirtiflora*?

Die Art ist durch ihre relativ großen, rosa oder blaßbläulich gefärbten Blüten, deren Kronlappen, zumindest die der Kronunterlippe, meist deutlich ausgerandet, ja fast zweilappig sind, gut gekennzeichnet. Die hellgrünen, ausgeprägt spateligen Zipfel der Kelchoberlippe und die fast ganzrandige Kelchunterlippe sind innerhalb der eurasischen Sippen der Gattung einmalig. Schwach konisch ist die gelb-grünliche Kronröhre gebaut; sie erinnert noch stark an den zylindrischen Tubus von *P. lusitanica*. Der pfriemliche Sporn mißt meist mehr als die Hälfte des Restes der Blumenkrone, und die dünnen, elliptisch-länglichen bis eilänglichen, vorn meist ausgerandeten, hellgrünen Blätter scheiden *P. hirtiflora* gut von ihrer westeuropäischen Verwandten.

Noch enger sind die Beziehungen zu der auf Cypern beheimateten *P. crystallina*, die sich durch im allgemeinen niedrigeren Wuchs, durch eine kleinere Blumenkrone mit breiterer und kürzerer Kronenröhre, durch kurzen Sporn und breite, vorn meist abgerundete, seltener schwach ausgerandete Petalen von *P. hirtiflora* unterscheidet.

Die nomenklatorischen Zusammenhänge habe ich ausführlich an anderer Stelle behandelt (CASPER 1962 a).

Die Westgrenze ihres heutigen Verbreitungsgebietes (Abb. 31, S. 105) liegt in den Bergen zwischen Castellammare und Salerno und in den Tälern um Amalfi auf der Halbinsel Sorrent. Die Angaben aus Korsika (CURTIS 1884) beruhen auf einer Verwechslung mit *P. corsica*. Neuerdings hat ALBO (1926, 1935) *P. hirtiflora* auch für die Magna Sila in Calabrien nachgewiesen. Das Vorkommen am Monte Pelone in den Abruzzen ist sehr zweifelhaft (ZODDA 1954). Ihren nördlichsten Punkt erreicht die Art auf der Dalmatien vorgelagerten Insel Lesina. In der Herzegovina sind ihre Fundorte noch recht vereinzelt, in Albanien dagegen ist sie weiter verbreitet. In Griechenland berührt sie im Süden den Nordrand der Peloponnes und ist auch auf der Insel Poros gefunden worden. Am Thessalischen Olymp scheint die Nordostgrenze der Art zu liegen. Nicht ganz gesichert ist das Vorkommen an der Südwestküste Kleinasien, am Dalaman Tschaj in Lycien. Das einzige mir zugängliche Belegstück im Herbar WU läßt sich nicht einwandfrei bestimmen, so daß die Möglichkeit besteht, daß es sich dabei um *P. crystallina* handelt. Daß diese angeblich auf Cypern endemische Sippe auch in Kleinasien vorkommt, scheint ein Foto von O. SCHWARZ von einem Quellsumpf im Sandrasdag zu beweisen. Leider sind die Belegexemplare beim Brande des Dahlemer Museums verlorengegangen. Es ist daher nicht von der Hand zu weisen, daß die Angaben aus Kleinasien sich wenigstens zum Teil auf *P. crystallina* oder auf eine noch unbeschriebene, verwandte Art beziehen.

*P. hirtiflora* ist ursprünglich ein Felsbewohner. Ähnlich wie *P. longifolia* besiedelt sie überrieselte, schattige Felswände, wird aber ebenso oft an quelligen, moosigen Orten, an wasserübersprühten Bachrändern und im feuchten Talschotter der montanen und subalpinen Stufe angetroffen. Bei Vietri (nahe Salerno) überziehen die Rosetten zu Tausenden die von Tropfwasser ständig feucht gehaltenen und von Kalktuff überzogenen Wände solcher Grotten, deren Boden oft noch vom Meereswasser überspült wird (!). Auch bei Amalfi (200 m; GUADAGNO 1926, CHIARUGI 1952), Hani Grabom (160 m), Tirana (150 m; MARKGRAF 1927) und am Thessalischen Olymp (150 m) steigt die Pflanze weit herab. Offensichtlich sind in all diesen Fällen die schwimmfähigen Samen mit den Bergbächen herabgeschwemmt worden und haben Anlaß zur Entstehung dieser „Tieflandspopulationen“ gegeben. Die höchsten Standorte wurden im Pindusgebirge auf dem Berge Tsuka Rossa zwischen 1600 und 1980 m (RECHINGER 1956) festgestellt. Auf Kalkböden scheint *P. hirtiflora* optimale Bedingungen vorzufinden. In Albanien ist ihr Vorkommen südlich des Drin fast gänzlich auf Serpentin beschränkt (MARKGRAF 1932).

Die Variabilität innerhalb der Art ist im Vergleich zu *P. lusitanica* relativ groß. Es ist daher immer wieder versucht worden (GRISEBACH 1844, PANTOCSEK 1873, MARKGRAF 1926, BEAUVERD & TOPALI 1938), auf Grund der beobachteten Abweichungen die Art zu gliedern oder neue Arten aufzustellen. In den meisten Fällen aber sind diese Bestrebungen weit über das Ziel hinausgeschossen.

Es ist ganz auffällig, daß viele der beschriebenen Abweichungen an Pflanzen beobachtet wurden, die auf Serpentinböden wachsen. Bekanntlich ist Serpentin ein nahrungsarmes Gestein (LÄMMERMAYR 1927). So ist nicht verwunderlich, wenn die auf solchem Untergund wachsenden Pflanzen ganz allgemein geringer-wüchsig sind als die auf Kalkboden siedelnden. Oft sind die Kronen kleiner, die Kronlappen schmaler als beim Typus und nur wenig oder auch gar nicht ausgerandet, der Sporn — absolut gemessen — kürzer. Die Blütenfarbe schwankt beträchtlich zwischen blaßrosa und blau. Die Blätter sind klein und vorn kaum ausgerandet.

Trotz dieser zweifellos vorhandenen Variabilität einzelner Merkmale bleibt der Gesamtcharakter der Sippe völlig unverändert. Im Grunde genommen sind es nur quantitative Abweichungen, die beobachtet werden, so daß keinerlei Anlaß besteht, *P. hirtiflora* in mehrere Arten aufzugliedern. Insbesondere in Hinsicht auf die von MARKGRAF (1926) beschriebene *P. louisii* aus Albanien sei betont, daß die vom Autor hervorgehobenen abweichenden Merkmale — blaßblaue Blütenfarbe, schmale Kronblätter, die, wie auch die Laubblätter, an der Spitze nicht ausgerandet sind, langer, schlanker Sporn, zierlicher Wuchs und Kleinblättrigkeit — selbst in Populationen festgestellt werden können, die in der Mehrzahl aus typischen Pflanzen zusammengesetzt sind (vgl. BORNMÜLLER 1933).

Folgende Gliederung der Art auf Grund der beobachteten Variabilität läßt sich vertreten:<sup>20</sup>

var. *megaspilaea* (BOISS. et HELDR.) SCHINDLER, Studien . . . Österr. bot. Z. 58 (1908) 62 — *P. megaspilaea* BOISS. et HELDR. in sched. — *P. hirtiflora* ssp. *megaspilaea* NYMAN, Consp. fl. Europ. (1878/82) 599 — *P. hirtiflora*, BOISSIER, Diagn. plant. orient. nov. 3 (4) (1859) 60.

Icon.: SCHINDLER in Österr. bot. Z. 58 (1908), t. 3, fig. 3.

Folia angustissima, taeniiformia, obtusa, 5—11 mm lata 40—120 mm longa.

Außer in der Form der Blätter lassen sich keine anderen konstanten morphologischen Unterschiede zum Typus feststellen. Besonders charakteristische Pflanzen sind auf feuchten Felsen nahe Megaspilaeon bei Stygem in Achaia gesammelt worden. Ebenfalls verlängerte Blätter, allerdings in viel geringerem Maße, besitzen von ORPHANIDES am Parnass gesammelte Exemplare.

var. *louisii* (MARKGRAF) ERNST, Bot. Jb. 80 (1961) 186 — *P. louisii* MARKGRAF, Ber. Dt. bot. Ges. 44 (1926) 430 — *P. hirtiflora* var. *decipiens* BORNMÜLLER, Ungar. bot. Bl. 32 (1933) 129.

Icon.: MARKGRAF in Ber. Dt. bot. Ges. 44 (1926), t. 7, 8, fig. 15.

Tab. distr. geogr.: CONTANDRIOPOULOS, Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines (1962) 247, carte no. 24.

Planta gracilis, corolla caerulea; corollae labii inferioris lobi integerrimi.

Nach MARKGRAF an Quellen der Mittelmeerstufe (Trockenwaldstufe) in Mittelalbanien (Tirana) und bei Litochoro am Fuße des Thessalischen Olymp.

f. *pallida* f. nov.

Corolla albida.

Gelegentlich auftretende Farbmutante. Von HELDREICH in Griechenland (Korax-G) und MEYER in Albanien gesammelt.

HONSELL (1959) zählte  $2n = 16$  und  $n = 8$  Chromosomen an Pflanzen italienischer Herkunft. Eigene Zählungen an Material vom Thessalischen Olymp ergaben haploid  $n = 8$  Chromosomen. Winterknospen sind bisher noch nicht beobachtet worden. Auch in dieser Beziehung drückt sich die nahe Verwandtschaft mit *P. lusitanica* aus. In Kultur gezogene Pflanzen (Bot. Garten Jena) erwiesen sich als hochgradig selbstfertil. Fast alle Blüten fruchteten und brachten zahlreiche keimfähige Samen hervor.

*P. hirtiflora* gehört unzweifelhaft zum alten Stamm der Gattung *Pinguicula* in Eurasien. Verschiedene Autoren (so z. B. BEGUINOT 1910) wollen ihr heutiges Areal dadurch erklären, daß sie eine Einwanderung der Sippe von Ost nach West annehmen. Doch sprechen eine Reihe von Tatsachen dafür, daß *P. hirtiflora* z. B. auf der Halbinsel Sorrent ein praequartäres Element ist (MEROLA 1949, vgl. auch GUADAGNO 1926, CHIARUGI 1952).

<sup>20</sup> Alle angeführten Sippen sind von zweifelhaftem systematischem Wert. Ich führe sie lediglich der besseren Übersicht wegen auf.

*P. hirtiflora* entstammt zusammen mit *P. crystallina* dem gleichen systematischen Grundstock wie die gesamte Isoloba-Verwandtschaft. Sie ist ein tertiäres, autochthones Element der Mediterranflora und verdankt seine Entstehung vielleicht dem Kontakt der Isoloba-Typen mit den *Pinguicula*-Formen im alten mittelmeeerischen Arealzentrum. Ihr disjunktes Verbreitungsgebiet ist auf die ständigen geologischen Veränderungen im Mittelmeerraum und die damit verbundenen Klimaschwankungen zurückzuführen.

20. *P. crystallina* SIBTH. ex SIBTH. et SMITH, Fl. Graeca I (1806) 8

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis numerosis filiformibus. Folia 6—9 radicalia rosulata circuitu elliptico-oblonga vel ovato-oblonga subpetiolata integerrima vel apice  $\pm$  cordato emarginata margine vix involuta superne glanduloso-viscosa glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis disperse vestita 15—30 mm longa  $\pm$  10 mm lata laete virentia. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—3 (6) filiformes erecti glandulis stipitatis  $\pm$  dense obtecti (35) 40—60 (80) mm alti uniflori. Flores magni (10) 15—17 (20) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis dense obtectus viridis; labium superum trilobum lobis aequae longis ac latis spathulatis apice rotundatis vel truncatis basi angustatis; labium inferum obovatum integrum emarginatum. Corolla bilabiata pallide-rosea vel pallide-caerulea extus glandulis stipitatis disperse obtecta; labium superum bilobum lobis integris obovatis rotundatis; labium inferum trilobum lobis subcuneatis vel obovatis apice rotundato-obtusis vel retusis vix emarginatis. Tubus cylindrico-infundibuliformis postice nervis fuscis notatus non multo longior quam latus cum palato pilosus pilis irregulariter capitatis in striis triabus ordinatis. Palatum bipartitum tuberosum dense pilosum pilis pluricellulatis capitatis. Calcar subulatum acutum vel obtusum lutescens (3) 4—6 (7) mm longum tubo limboque corollae triplo brevius. Stamina  $\pm$  1,5 mm longa. Ovarium subglobosum  $\pm$  1 mm diam. glandulis stipitatis disperse obsitum. Stigma bilabiatum labio infero flabelliformi fimbriato. Capsula subglobosa calycem non superans. Semina scobiformia.

Chromosomata ignota.

Floret V—VII.

Holotypus: Cypem (SIBTHORP, non vidi).

Hab. in montibus Troodos insulae Cypri, forsitan in Anatolia quoque.

Icon.: SIBTHORP et SM. Fl. Graeca I (1806), t. 11 — SCHINDLER in Österr. bot. Z. 58 (1908), t. 3, fig. 4; t. 4, fig. 18 — HOLMBOE, Veg. Cyprus (1914) 216 — CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 17, Abb. 1, fig. 2.

Icon. nostr.: Abb. 8, Fig. 6, S. 24 (flos).

Tab. distr. geogr.: CONTANDRIOPOULOS, Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines (1962) 248, carte no. 25.

**Specimina visa:**

Cypem: Troodos-Gebirge (HARADJIAN-S, G), Panaia (SINTENIS et RIGO-TL, LD, W, WU, C), Prodromo (KOTSCHY-LE), Kryos Potamos (KENNEDY-SARA, H, LD, G).

1797 sammelte SIBTHORP an den Quellen von Evrico im Troodosgebirge auf Cypem eine neue *Pinguicula*-Art, die er dann später (1806) unter dem Namen *P. crystallina* beschrieb.

Die weißlichen, zart rosa oder bläulich überhauchten Blüten, deren Kronröhre auf der Rückseite charakteristisch bräunlich gestreift ist, besitzen deutlich ungleiche Kronlippen und eine trichterig dilatierete Kronröhre.

GRISEBACH (1844) setzte sie zuerst zu *P. hirtiflora* in Beziehung, völlig mit Recht, denn in Form und Farbe der Kelchzipfel, in der Farbe der Blüte und im Bau der Blätter bestehen weitgehende Übereinstimmungen. Es sind vor allem der niedrige Wuchs, die breiteren Sepalen, die im allgemeinen kleinere Krone mit breiterer Kronröhre, die an der Außenseite stärker drüsig ist, der kurze Sporn und die kaum ausgerandeten Petalen, die sie von der italobalkanischen Sippe unterscheidet.

*P. crystallina* gilt als Endemit des Troodosgebirges auf Cypem. Hier besiedelt die Sippe sumpfige Stellen in der Nähe kalter, auch in den heißesten Sommern nie versiegender Quellen (HOLMBOE 1914). In Höhen zwischen 5000 und 6000 f. wächst sie inmitten von Moospolstern im Schatten der Schwarzkiefern. Vielleicht ist sie noch weiter verbreitet, wie ein Foto von O. SCHWARZ vom Sandrasdag zu beweisen scheint. Wie schon anlässlich der Besprechung von *P. hirtiflora* hervorgehoben, gibt es gewichtige Gründe für die Annahme, daß *P. crystallina* auf dem kleinasiatischen Festlande bisher verkannt und für *P. hirtiflora* gehalten worden ist.

Offenbar ist seit der Ausdifferenzierung der beiden Arten erst eine verhältnismäßig kurze Zeitspanne vergangen. Die unterschiedliche Entwicklung aus einer gemeinsamen Wurzel geht sicherlich auf die im Spätpliozän eingetretene geographische Isolierung Cyperns zurück — im mittleren Pliozän lag die Ägäis noch trocken. Chromosomenzahlen sind bisher nicht bekannt geworden.

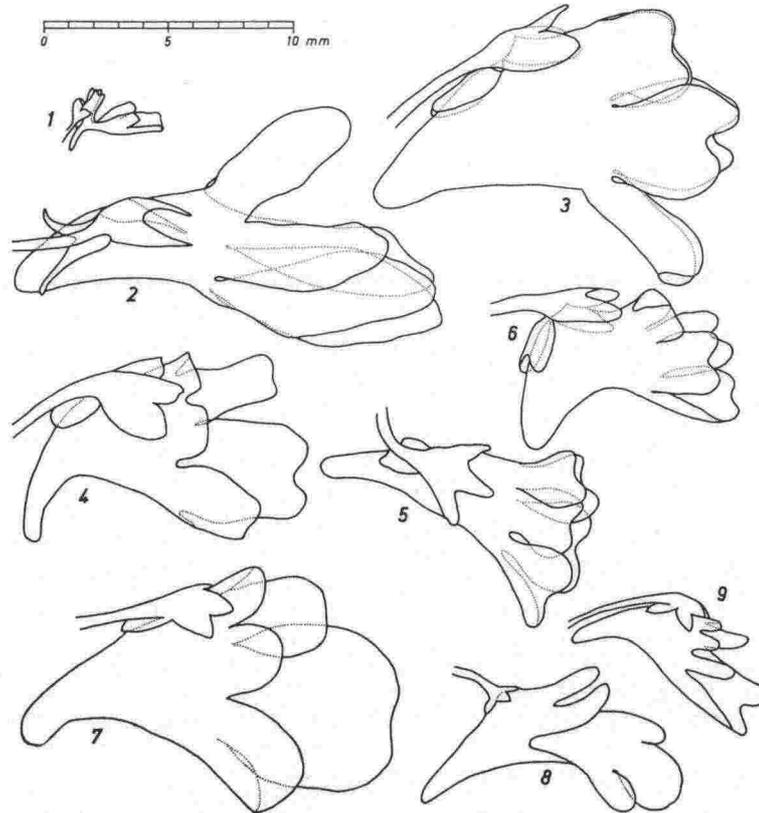


Abb. 32. Kronentypen im Subgenus Temnoceras. — Fig. 1: *P. crenatiloba*. — Fig. 2: *P. elongata*. — Fig. 3: *P. calyptata*. — Fig. 4: *P. involuta*. — Fig. 5: *P. chilensis*. — Fig. 6: *P. antarctica*. — Fig. 7: *P. alpina*. — Fig. 8: *P. variegata*. — Fig. 9: *P. ramosa*.

### Subgenus Temnoceras

BARNHART in Mem. N. Y. Bot. Gard. 6 (1916), em. CASPER

Herbae perennes foliis radicalibus rosulatis uniformibus vel raro biformibus rosulariter vel hibernaculis hibernantes, corolla colore luteo provisa bilabiata labiis inaequalibus lobis emarginatis vel raro integerrimis lobo intermedio labii inferi lateralibus saepe maiore; tubus distincte late conicus cum palato sine cymatio palati pilosus pilis in lineis tribus ordinatis; calcar conico-saccatum vel raro conico-cylindricum ex tubo gradatim subincurvato transiens.

Typusart: *P. crenatiloba* Dc.

Syn.: Sect. Pionophyllum DE CANDOLLE, Prodr. 8 (1844) 28, pr. p.!; BARNHART in Mem. N. Y. Bot. Gard. 6 (1916) pr. p.!; ERNST in Bot. Jb. 80 (2) (1961) 151, 153 pr. p.! — subgen. Micranthus CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 41.

Die relativ artenarme Untergattung umfaßt Sippen beider Hemisphären, die entweder — im tropischen bzw. ozeanisch beeinflussten Teilareal — mit offener Rosette oder — im subarktischen Bereiche — mit Winterknospen überwintern. Die typisch zweilippige Krone betont die Unterlippe meist sehr stark; die meist ausge- randeten Kronlappen sind untereinander ungleichförmig, wobei der Mittellappen die Seitenlappen an Größe oft

weit übertrifft. Charakteristisch ist der ausgeprägt konische Tubus mit weiter Öffnung und Gaumen ohne Gaumenleiste. Die Röhrenhaare sind in drei Streifen angeordnet. Der meist kurze, sackförmige Sporn geht unmerklich aus der Kronröhre hervor, deren natürliche Krümmung fortsetzend und schließlich mit ihr einen stumpfen Winkel bildend. Im Kronenbereich treten neben blauen Farben auch gelbe Farbtöne auf.

Der *Temnoceras*-Merkmalskomplex läßt sich am ehesten mit dem der Untergattung *Isoloba* vergleichen, ist aber genügend eigenwertig, um die Aufstellung einer eigenen Kategorie zu rechtfertigen.

#### 6. Sect. *Temnoceras*

BARNHART in Mem. N. Y. Bot. Gard. 6 (1916) pro subgen.

ERNST in Bot. Jb. 80 (1961) 151, 153; CASPER in Bot. Jb. 82 (1963) 333

Folia uniformia rosulariter hibernantes; corolla pusilla lobis emarginatis profunde bilabiata labio infero supero multo maiore; tubus brevissimus gradatim in calcar longum subcylindricum incurvatum transiens; palatum exigue figuratum.

Nur eine winzige tropisch-homophylle Art in Mexiko und Zentralamerika. Durch die tief zweilippige Krone wird der Tubus auf ein Minimum reduziert, die Kronlippen und die Kronlappen sind sehr ungleichförmig ausgebildet. Der Mittellappen der Kronunterlippe ist besonders groß. Der Gaumen ist ganz schwach entwickelt.

BARNHART (1916) und ERNST (1961) halten die Sippe für gänzlich isoliert. Zweifellos stellt sie eine Extremform dar, doch ordnet sie sich zwanglos in den Formenkreis um *P. calyptrata* und *P. alpina* ein.

#### 21. *P. crenatiloba* Dc. Prodr. 8 (1844) 30

Perennis pusilla. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis filiformibus paucis. Folia 5—8 radicalia rosulata integerrima circuitu obovata vel ovalia basin versus cuneatim angustata vel subpetiolata rotundata margine  $\pm 1$  mm involuta superne glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis disperse basin versus pilis longis subulatis vestita (5) 8—12 (14) mm longa 3—7 mm lata pallide viridia. Hibernacula nulla. Pedicelli (1) 3—5 (12) erecti apicem versus angustati glandulis stipitatis dense obsiti (15) 25—45 (72) mm alti uniflori. Flores pusilli (3) 5—6 (7) mm longi (calcarei excluso). Calyx bilabiatus viridis extus glandulis stipitatis disperse obsitus; labium superum usque ad  $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$  longitudinis trilobum lobis lanceolatis acutiusculis; labium inferum plane incisum bilobum. Corolla bilabiata ringens albescens „purpureo-albida“ in fauce luteo maculata; labium superum bilobum lobis circuitu subrectangulis  $\pm 1$ —2,5 mm longis  $\pm 1$  mm latis apice  $\pm 0,5$ —0,8 mm incisus lobulis obtusis vel acutis; labium inferum circuitu rhomboideum trilobum; lobo intermedio multo maiore lobis lateralibus 3—4 mm longo 1,5—2,5 mm lato subrectangulo vel subcuneato apice angulis rotundatis et trilaciniate vel trilobate vel undulate emarginato; lobis lateralibus subrectangulis  $\pm 2$  mm longis  $\pm 1,2$  mm latis apice emarginatis. Tubus brevissimus  $\pm 1$  mm longus conico-cylindricus intus pilosus pilis longis cylindricis acutis retro-conversis cum palato exigue figurato. Palatum lunulatum vel bivesiculatum luteum 0,6—1,2 mm longum 0,5—0,8 mm latum pilis brevibus subclavatis non distincte capitatis. Calcar cylindricum apice conicum subincurvatum obtusum vel rotundatum extus glandulis stipitatis singularibus obsitum cum labio infero angulum subrectum formans 1,5—2,5 mm longum  $\pm 0,5$  mm crassum. Stamina  $\pm 1$  mm longa; antherae  $\pm 0,3$  mm longae et latae filamentum latius; pollen 6—7-colporatum. Ovarium globosum extus glandulis stipitatis disperse obsitum 1—1,5 mm diametro. Stigma bilabiatum labio infero suborbiculato. Capsula globosa 1,5—2 mm diametro calycem superans. Semina scobiformia ellipsoidea  $\pm 0,3$  mm longa  $\pm 0,2$  mm lata alveolata.

Chromosomata  $2n = 16$ .

Floret IX—I (II—VIII).

Holotypus: Mexiko: (A. DE CANDOLLE, Calq. Dess. Fl. Mex. Moç et Sessé [1874] t. 1071, fig. 3 — ! Icon. — typus non in herbario MOÇIÑO et SESSÉ-MA; ad tempus [1963] F).

Hab. in declivibus humidis ab aquis transmissis muscosis vel caespitosis umbrosis in ripis deruptis in viis cavis secundum rivos sed etiam in solo nudo sabuloso lutoso („Rotlehmzone“ ut dicitur) regionis montanae

(„Tierra Templada“ ut dicitur) ab 800 m usque ad 1800 (2100) m in regione quae herbariis Hispanicis „Pinares“ vel „Pinares-Encinares“ nominata est; ab montibus Novae Hispaniae per Guatemala, Honduras, El Salvador usque ad Panama hinc inde.

**Syn.:** *P. nana* MART. et GAL., nomen, ex HEMSLEY, Biologia Centr. Am. Bot. 2 (1882) 471 — *P. lilacina* SEEMANN, Bot. Voy. „Herald“ (1852/54) 324 pr. p.! — *P. villosa* SESSÉ et MOÇIÑO, Pl. Nov. Hisp. ed. 2 (1893) 5.

Icon.: A. DE CANDOLLE, Calq. dess. fl. Mex. MOÇ. et SESSÉ (1874), t. 1071, fig. 3 — BARNHART in Mem. N.Y. Bot. Gard. 6 (1916) 47.

Icon. nostr.: Abb. 2, Fig. 1—11, S. 16 (pili glandulosi); Abb. 6, Fig. 5, S. 21 (pili); Abb. 8, Fig. 10, S. 24 (flos); Abb. 10, Fig. 1—6, S. 27 (Embryosack-Entw.); Abb. 11, Fig. 1—8, S. 28 (Pollenentwicklung); Abb. 32, Fig. 1, S. 109 (flos); Taf. 6, Fig. 1 (habitus); Abb. 40, Fig. 3, S. 148.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 19, S. 50 (vertikale Verbreitung); Abb. 33, S. 112 (horizontale Verbreitung).

#### Specimina visa:

**Mexiko:** JALISCO: Guadalajara (PRINGLE nr. 2340-VT, UC 168625, GOET, P, PRC), Río Planco (PALMER-LE); MEXIKO: Temascaltepec, Rincon del Carmen (HINTON et al. nr. 8609-F 1095426); GUERRERO: Acahuzotla (MOORE jr. nr. 8122-BH), 36 km S of Chilpancingo (CUTLER nr. 3931-NA 247567); OAXACA: Cordillera (GALEOTTI nr. 861-LE), Tonagua (LIEBMANN pl. mex. nr. 2576-C), Trapiche de la Concepcion (LIEBMANN pl. mex. nr. 2675-C).

**Guatemala:** HUEHUETENANGO: E of San Sebastián (STANDLEY nr. 81457-F 1092421), Cerro Victoria (STEYERMARK nr. 49586-F 1141054); ALTA VERAPAZ: San Pedro Carchá (v. TÜRKHEIM nr. 1333-NY); ZACAPA: Sierra de las Minas, Río Hondo (STEYERMARK nr. 29641-F 1044389 + 1052169), Volcán de MOJOS (STEYERMARK nr. 42322-F 1140902), Laguna de Ayarza (HEYDE & LUX nr. 3822-NY); CHIQUIMULA: Montaña Nube (STEYERMARK nr. 30918-F 1058696).

**Honduras:** (HJALMARSSON-S); MORAZÁN: Uyuca (RODRIGUEZ nr. 712-F 1159321), Cerro de Uyuca, Las Floves (STANDLEY nr. 22803-F 1387284; STANDLEY nr. 13268-F 1387283), about 1500 m (STANDLEY & WILLIAMS nr. 630-F 1253130), Carretera (STANDLEY nr. 28748-F 1458179), Mt. Uyuca (WILLIAMS & MOLINA R. nr. 10717-F 1256790), N of Zamorano (HAWKES, HJERTING & LESTER nr. 2015-S; F 1524780), Mt. Uyuca bei Zamorano bei Tegucigalpa (WEBERLING nr. 2894-JE); EL PARAISO: near Yuscarán (WILLIAMS & MOLINA R. nr. 1214-F 1317199), 5 km W of Guinope (WILLIAMS & MOLINA R. nr. 10590-F 1257153).

**El Salvador:** CHALATENANGO: Cercanías de San Francisco del Tunél (WEBERLING nr. 2517-JE).

**Panama:** DE COCLÉ: vicinity of El Valle (leg. ALLEN-NY).

Die Zwergin unter den *Pinguicula*-Arten gehört zusammen mit *P. moranensis* zu denjenigen mexikanisch-zentralamerikanischen Sippen, von denen unsere Kenntnisse befriedigend sind.

Obwohl DE CANDOLLE (1844) die Art lediglich auf Grund der guten Abbildung<sup>21</sup> (t. 1071, fig. 3) in der MOÇIÑO-SESSÉ'schen Aquarellsammlung beschrieb, konnte er bereits eine recht zutreffende Diagnose geben. Er hob hervor, daß die Lippen der Krone untereinander sehr ungleich, daß der Mittellappen der Kronunterlippe besonders groß und am Vorderrande dreizählig, die viel kleineren Seitenlappen dagegen zweizählig wären. Die kleinere Kronoberlippe schien ihm kaum hervorzutreten. Als Blütenfarbe nannte er weiß, die Größe der Blüte gab er mit kaum 7 mm an. Im übrigen schien ihm *P. crenatiloba* sowohl mit *P. villosa* als auch mit *P. pumila* vergleichbar, dies aber sicherlich nur wegen der Kleinheit der Pflanzen.

Diesem Bild ist wenig hinzuzufügen. Das meist nur 30—40 mm hohe Pflänzchen mit seinen eirund bis verkehrteirund-ovalen Rosettenblättern schien BARNHART (1916) so sehr vom üblichen *Pinguicula*-Schema abzuweichen, daß er es isoliert in seine Untergattung *Temnoceras* eingliederte, die er entsprechend seinem Vorgehen bei *Utricularia* am liebsten in den Rang einer Gattung erhoben hätte. Die tief zweilippige Krone mit dem fast gänzlich unterdrückten Tubus und den extrem verschiedenen Kronlippen veranlaßten ihn zu diesem Schritt, dem sich ERNST (1961) anschloß.

Dank des freundlichen Entgegenkommens des Herrn Priv.-Doz. Dr. F. WEBERLING, der die Sippe in Zentralamerika sammelte und zum ersten Male auch in El Salvador fand (WEBERLING & LAGOS 1960), konnte ich Alkoholmaterial untersuchen. Dabei bemerkte ich, daß *P. crenatiloba* ähnlich *P. hirtiflora* einen Gaumen besitzt, der zwar nur ganz schwach entwickelt und an Herbarmaterial nur schwer festzustellen ist, der aber doch einen Hinweis auf die systematische Stellung der Art gestattete.<sup>22</sup> Zudem schienen mir die Färbung der Krone mit dem charakteristischen gelben „Schlundfleck“ sowie die Ausrandung der Kronlappen im Verein mit der Betonung der Unterlippe und deren Mittellappens auf den *alpina*-Komplex hinzuweisen. Da die Sippe auch embryologisch (siehe

<sup>21</sup> Siehe S. 80 und S. 148.

<sup>22</sup> Er scheint auch fehlen zu können. Jedenfalls konnte ich ihn nicht in allen Blüten, die ich untersuchte, finden.

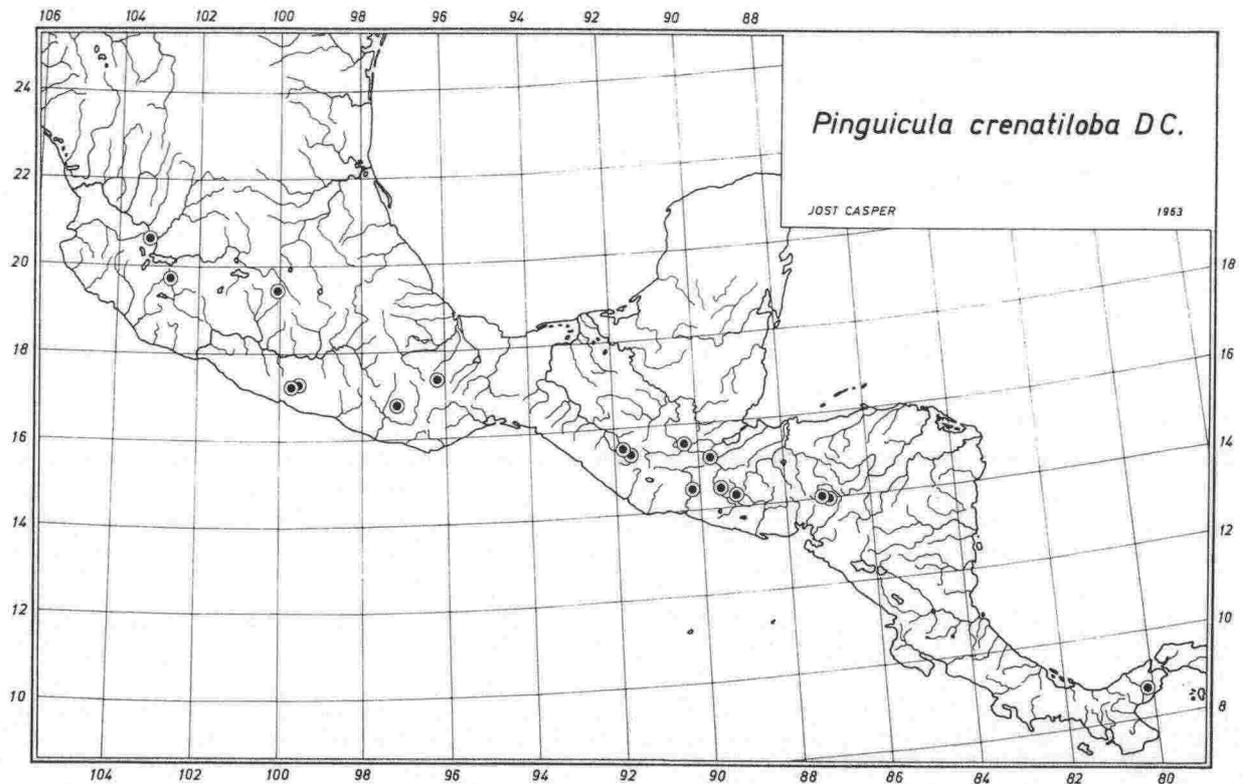


Abb. 33. Areal von *P. crenatiloba*.

S. 27—28) und zytologisch — die Chromosomenzahl beträgt  $2n = 16$  — sich ganz und gar dem üblichen *Pinguicula*-Schema einfügt, stehe ich nicht an, *P. crenatiloba* dem Formenkreis um *P. alpina* und *P. calytrata* als eigenwertigen Typ zuzuordnen.

*P. crenatiloba* ist bisher aus den mexikanischen Staaten Jalisco, Mexiko, Guerrero, Oaxaca, aus den guatemalesischen Provinzen Huehuetenango, Alta Verapaz, Zacapa und Chiquimula, aus Morázan und El Paraiso in Honduras, aus Chalatenango in El Salvador und aus der panamanesischen Provinz De Coclé bekannt geworden. Ich habe mich mit diesem disjunkten Areal bereits auseinandergesetzt (siehe S. 54). Es bliebe an dieser Stelle lediglich nachzutragen, daß die Lücken wohl durch mangelnde Sammeltätigkeit mitbedingt sind,<sup>23</sup> aber nicht nur auf ihr beruhen. In den Senkungsgebieten des Isthmus von Tehuantepec und des Nicaragua-Grabens (siehe Profil Abb. 19, S. 50) sind offenbar keine Standorte vorhanden, an denen *P. crenatiloba* sich wohlfühlen kann.

Nach den zum Teil recht detaillierten Angaben der Sammler und der Auskunft WEBERLING's (1963, brieflich) kommt die Art an feuchten, oft von Sickerwasser durchzogenen moosigen oder grasigen, meist schattigen Abhängen, Böschungen, Steilufern, in Hohlwegen neben Wasserläufen, aber auch auf nackten, sandigen Lehmböden (Rotlehmzone!) in der Kiefern-Eichen-Bergmischwaldstufe (Pinares bzw. Pinares-Encinares) der Tierra Templada zwischen 800 und 1800 m Höhe vor. Solche Bergmischwälder-Formationen sind in typischer Ausprägung gerade aus den Gebieten bekannt, aus denen die Aufsammlungen stammen — Ausnahme: Panama — (LAUER 1959; siehe auch HELBIG 1956), fehlen dagegen den Senkungsfeldern besonders des zentralen Guatemala. Es besteht daher Grund zu der Annahme, daß die angeführten Belege einigermaßen repräsentativ sind.

Morphologie, Zytologie und Chorologie weisen *P. crenatiloba* als alten Vertreter der tropischen Fettkräuter aus. Sie ist ein Relikt eines Formenkreises, der sich früh aus dem *Pinguicula*-Grundstock abgespalten und eigene Wege eingeschlagen hat. Seine nächsten Verwandten sind auf dem südamerikanischen Kontinent zu Hause.

<sup>23</sup> Gerade die Kleinheit der Pflanze läßt daran denken, daß sie oft übersehen worden ist!

### 7. Sect. Ampullipalatum

CASPER in Bot. Jb. 82 (1963) 334

Folia uniformia vel raro biformia rosulariter hibernantes; corolla bilabiata lobis emarginatis rarius integerrimis labio infero maiore; tubus conicus gradatim in calcar saccato-conicum transiens; palatum distincte figuratum.

Typusart: *P. calyptrata* H. B. K.

Lediglich auf Südamerika beschränkte Artengruppe, deren Areal von der Äquatorialzone bis zur Südspitze des Kontinents reicht. Der tropische Wuchsformtyp — in der homophyllen und heterophyllen Variante ausgeprägt — ist allen Arten eigen. Die typisch zweilippige Krone betont die Unterlippe, die meist ausgerandete Lappen besitzt. Der konische, normal ausgeprägte Tubus geht unmerklich in den kurzen, sackförmigen Sporn über.

Subsect. *Heterophylliformis* subsect. nov.

Folia biformia; corolla subbilabiata sat magna lobis integerrimis; tubus longe conicum.

Eine Art in den Hochregionen der venezolanischen und kolumbischen Tropengebirge mit ausgeprägt tropisch-heterophyllem Wuchsformtyp. Die langröhrige Krone ist nur schwach zweilippig, ihre Kronlappen sind ganzrandig.

### 22. *P. elongata* BENJAMIN in *Linnaea* 20 (1847) 318

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis funiformibus numerosis. Folia (3) 5—8 (12) radicalia rosulata biformia integerrima; inferiora pauca late ovata vel obovata vel obovato-oblonga obtusa vel acutiuscula basi margine pilis longis villosa amplectantia fusco-virentia 6—12 mm longa 5—9 mm lata; superiora erecta solum non adpressa lineari-lanceolata longe acuminata margine revoluta superne glandulis stipitatis modice dense vestita basi margine pilis longis ciliata virentia (70) 105—150 (180) mm longa (3) 5—10 (30) mm lata (in parte media margine revoluta excluso). Hibernacula nulla. Pedicelli 1—3 (6) erecti glandulis stipitatis disperse obsiti (90) 140—200 (238) mm alti folia superantes uniflora. Flores mediocres (12) 15—20 (23) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis singularibus obsitus viridis vel pallide viridis; labium superum profunde trilobum lobis triangulo-lanceolatis vel oblongo-lanceolatis acutis  $\pm$  2—4 (5) mm longis; labium inferum usque ad dimidium bilobum lobis triangulo-lanceolatis acutis  $\pm$  2—3 (6) mm longis. Corolla bilabiata violacea vel pallide violacea venis caeruleis extus glandulis stipitatis disperse obsita; labium superum bilobum lobis late ovatis vel obovatis obtusis vel subrotundatis multo longioribus quam latis; labium inferum paulo longius trilobum lobis oblongo-ovatis vel obovatis obtusis vel rotundatis multo longioribus quam latis 8—13 mm longis. Tubus late conicus  $\pm$   $\frac{1}{2}$  longitudinis corollae 6—9 mm longus 3—7 mm latus intus pilosus pilis cylindricis acutiusculis retroconversis in lineis triabus ordinatis cum palato. Palatum quasi vestigium equi submarginatum (2) 3—4 (6) mm longum 2—3 (5) mm latum pilis clavatis uvae similis capitatis. Calcar breve crassum late conicum obtusum vel saccatum pallide-viride (1) 2—3 (4) mm longum 1—2 mm latum cum tubo angulum obliquum subdistinctum formans. Stamina  $\pm$  3 mm longa; pollen (5) 6—7 (8)-colporatum. Ovarium ovoideum. Stigma bilabiatum labio infero margine fimbriato. Capsula ovoidea 5—7 mm longa 3—3,5 mm lata calycem multum superans. Semina scobiformia numerosa fusiformia 0,8—1 mm longa 0,2—0,27 mm lata alveolata.

Chromosomata ignota.

Floret III—VIII (IX—II ?).

Holotypus: Kolumbien, Sierra Nevada de Santa Marta (leg. PURDIE 1045 — K; non vidi).

Hab. in humidis et uliginosis sabulosis terrae frigidae („Tierra fria“ vel „Tierra helada“ ut dicitur); in Venezuela et Colombia dispersa, adhuc raro inventa.

Syn.: *P. diversifolia* CUATRECASAS in *Caldasia* 3 (1945) 430.

Icon.: CUATRECASAS in *Caldasia* 3 (1945) 431, fig. 2 — FERNÁNDEZ-PÉREZ in *Caldasia* 9 (1964) 23, fig. 3.

Icon. nostr.: Abb. 6, Fig. 1, S. 21 (pili); Abb. 32, Fig. 2, S. 109 (flos); Taf. 6, Fig. 2 (habitus).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 18, S. 49 (horizontale Verbreitung); Abb. 19, S. 50 (vertikale Verbreitung).

**Specimina visa:**

Venezuela: MÉRIDA: Páramo de Los Leones (GEHRIGER nr. 135-VEN 14084), Páramo de Aricagua (JAHN nr. 1024-VEN 14085), Páramo de Pozo Negro (STEYERMARK nr. 56283-VEN 56283, F 1245449); TACHIRA: Páramo de Tama (CARDONA nr. 138-VEN 14086, NY 2361), Páramo de Tama near Colombian-Venezuelan boundary (STEYERMARK nr. 57410-VEN 26937, F 1245471).

Kolumbien: NORTE DE SANTANDER: Páramo de Santurbán (CUATRECASAS & BARRIGA nr. 10284-F 1234933), La Laguna a Nariz de Judio (GARGANTA nr. 1205-F 1294591). CUNDINAMARCA: Bogota (SCHNEIDER nr. 621-S), hills above Bogota (ALLEN nr. 3005-G, MO 1596880), Páramo above El Chico (FOSBERG nr. 22029-UC M 115114).

*P. elongata* wurde von BENJAMIN bereits 1847 auf Grund einer Sammelnummer PURDIE's beschrieben. Doch schlich sich in die Beschreibung die fehlerhafte Ortsangabe „Jamaica“ ein, die vielleicht dazu beigetragen hat, daß CUATRECASAS (1949) aus Kolumbien seine vermeintlich neue *P. diversifolia* „meldete“. Inzwischen war allerdings die Angabe BENJAMIN's bereits korrigiert worden (z. B. Kew Index), was CUATRECASAS offenbar entgangen ist. STEARN (1959) betonte nochmals ausdrücklich, daß *P. elongata* auf Jamaica nicht vorkommt.

Durch die konisch-schiefe Röhre weist sich *P. elongata* als Angehörige der *alpina-calyptrata*-Gruppe aus, worauf bereits ERNST (1961) hinweist, der — bis auf *P. crenatiloba* — die Temnoceras-Verwandtschaft im Prinzip genauso wie ich faßt. Der kräftig entwickelte Gaumen mit seinem charakteristischen Haarkleid aus keulenförmigen, mit traubenartigen Köpfchen versehenen Trichomen und der sackförmige Sporn kennzeichnen die Sippe, die durch ihre heterophylle Beblätterung ziemlich isoliert steht.

Die „Winterrosette“ setzt sich aus schuppenförmigen, ovalen, im Verhältnis zur Länge ziemlich breiten, etwa 15 mm langen Blättern zusammen, die an den Seitenrändern mit langen, peitschenförmigen Haaren besetzt sind. Das Gebilde gleicht den „Zwiebeln“ von *P. heterophylla* oder *P. parvifolia*. Die Laubblätter der „Sommerrosette“ sind aufrecht, lineal-lanzettlich und sehr lang (bis 30 cm nach ERNST; ich habe maximal 180 mm gemessen, CUATRECASAS gibt ebenfalls 18 cm an). Ihr Rand ist mehrere Millimeter auf die Unterseite gekrümmt.

*P. elongata* wächst in den offenen Páramos, den Hochregionen der südamerikanischen Anden, Venezuelas und Kolumbiens, an feuchten und sumpfigen Stellen auf schwärzlichen Sandsteinböden an geneigten Flächen und auf flachen Bergrücken in Höhen zwischen (1600) 2600 und 4000 m. Sie ist bisher nur an wenigen Stellen gefunden worden. Die Begleitflora ist weitgehend unbekannt (vgl. SEIFRIZ 1938; FERNÁNDEZ-PÉREZ 1964, S. 22—24).

Im übrigen verweise ich auf die ausführlichen Erörterungen im allgemeinen Teil (besonders S. 48—51, S. 55—56).

Subsect. *Alpiniformis* subsect. nov.

Folia uniformia rosulariter hibernantes; corolla bilabiata mediocres vel parva lobis emarginatis; tubus conicus pilis in triabus lineis ordinatis.

Typusart: *P. calyptrata* H. B. K.

Formenkreis des tropisch-homophyllen Wuchsformtyps, der die Hochregionen der Anden von Kolumbien bis Feuerland mit mehreren vikariierenden Arten besiedelt. Die Ähnlichkeit der Sippen mit den altweltlichen *alpina*-Formen ist schon frühzeitig bemerkt worden.

Ser. *Andinae* CASPER in Bot. Jb. 82 (1963) 334

Palatum in tubo conico figuratum.

Typusart: *P. calyptrata* H. B. K.

Kleinblütige Andensippe mit Gaumen, der in der Kronröhre unterhalb des Mittellappens der Kronunterlippe inseriert ist.

23. *P. calyptrata* H. B. K.

Nov. Gen. et Sp. 2 (1817) 183

Perennis. Rhizoma simplex  $\pm$  10 mm longum radicibus adventitiis filiformibus numerosis stoloniferum. Folia 5—10 radicalia rosulata integerrima ovato-oblonga rotundato-obtusa basin versus abrupte angustata margine involuta superne glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis modice dense obsita basi utrimque nervi mediani pilis longis subulatis vestita (10) 18—26 (35) mm longa (7) 10—12 (20) mm lata pallide-virentia.

Hibernacula nulla. Pedicelli 1—4 erecti teretes glandulis stipitatis disperse obsiti (15) 25—75 (100) mm alti uniflori. Flores parvi 10—15 mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis modice dense obsitus; labium superum usque ad dimidium trilobum lobis ovatis vel subtriangulis; labium inferum obtuse emarginatum vel usque ad  $\frac{1}{3}$  longitudinis bilobum ovatum 1,5—4 mm longum. Corolla bilabiata violacea purpurea pallide-violacea basi caerulea extus glandulis stipitatis disperse obsita; labium superum bilobum lobis obovato-oblongis longioribus quam latis vel raro aequae longis ac latis 2—3 mm longis 1—1,5 mm latis perspicue emarginatis; labium inferum paulo longius trilobum lobis obovato-oblongis longioribus quam latis 3—4,5 mm longis 1,5—2 mm latis perspicue emarginatis basi pilis cylindricis singularibus obsitis. Tubus subcylindricus obliquus caeruleus vel albescens intus pilosus parte infero pilis in triabus lineis cylindricis vel subclavatis retro conversis cum palato. Palatum conicum vel vestigium equi simile subemarginatum pilis brevibus cylindricis vel clavatis obsitum. Calcar conicum obtusum caeruleum vel albidum venis caeruleis vel luteo-viride (1) 2—3 (3,5) mm longum incurvatum. Stamina 1,5 mm longa; pollen 5—6 (7)-colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis disperse obsitum. Stigma bilabiatum labio infero orbiculato. Capsula ovoidea  $\pm$  3 mm longa  $\pm$  2 mm lata calycem excedens. Semina scobiformia numerosa ellipsoidea alveolata.

Chromosomata ignota.

Flöret IV—XII (I—III ?).

Holotypus: Loxa, Regno Novo Granat. (HUMBOLDT & BONPLAND nr. 3319-!P; Dupl. in herbaria BONPLAND-!P).

Hab. in humidis et uliginosis muscosis, in saxis calcareis deruptis vel ad ripas rivulorum regionis frigidae jugi Andium regni Novi Granatensis.

Syn.: *P. huilensis* CUATRECASAS in *Caldasia* 3 (1945) 432 — *P. antarctica* FERNÁNDEZ-PÉREZ in *Caldasia* 9 (1964) 17; non *P. antarctica* VAHL.

Icon.: CUATRECASAS in *Caldasia* 3 (1945) 431, fig. 3 — FERNÁNDEZ-PÉREZ in *Caldasia* 9 (1964) 20, fig. 1 (sub nomine *P. antarctica* VAHL).

Icon. nostr.: Abb. 6, Fig. 2, S. 21 (pili); Abb. 8, Fig. 11, S. 24 (flos); Abb. 32, Fig. 3, S. 109 (flos).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 18, S. 49 (horizontale Verbreitung); Abb. 19, S. 50 (vertikale Verbreitung).

#### Specimina visa:

Kolumbien: CALDAS: Cordillera Central, quebrada Romeral (JOHN 20869-P, UC M 115095); CAUCA: Páramo de Guanas (LEHMANN 6027-LE); VALLE: Cordillera Central, quebrada de Las Vegas (CUATRECASAS 20253-F 1366517).

Ecuador: Anden (SPRUCE-LD); Quitensian Andes (COUTHOUY-NY); Villonaco (ESPINOSA nr. E 700-NY), Horta-Naque (ESPINOSA nr. E 940-NY); Prov. El Oro, Chepel (ESPINOSA nr. E 2021-NY); Prov. Tungurahua, Minza Grande (PENLAND & SUMMERS nr. 331-F 1015589); Prov. Azuay, Sayausi (PENLAND & SUMMERS nr. 1084-F 1015608), Toreador (STEYERMARK nr. 53245-F); Prov. Carchi, Páramo del Angel (leg. ? — HIRSCH nr. E 226-F 1525090); Prov. Santiago-Zamora between Nudo de Sabanillas and Rancho Achupallas (STEYERMARK nr. 54586-NY, MO 1597945, F 1280884); Cerro Yanguang ridge (FOSBERG & PRIETO nr. 22684-P); Purru-Chchú (GILER-DS 322280).

KUNTH (1817), der *P. calyptrata* auf Grund des HUMBOLDT-BONPLAND'schen Materials beschrieb, konnte sich bei seiner Diagnose auf die ausführlichen Angaben stützen, die BONPLAND dem Duplikat beigelegt hatte. Deutlich werden die ausgerandeten Kronlappen, die eirundlichen Blätter, der konisch-stumpfliche, kurze Sporn hervorgehoben. BONPLAND legte besonders Wert auf die Phrase „antheribus stigmatibus campanulato calyptratis“, doch wissen wir heute, daß die Narbenunterlippe bei fast allen *Pinguicula*-Arten die Antheren überwölbt. ERNST (1961) wies darauf hin, daß die Unterschiede zu der bereits von BONPLAND als verwandt angesehenen *P. involuta* vor allem in den tief ausgerandeten Kronlappen, den relativ langen Oberlippenzipfeln und den eirund-länglichen Blättern bestehen.

Besonders kräftig sind die Rhizome entwickelt. Lange Ausläufer sind vielfach zu beobachten.

CUATRECASAS (1945) fand seine *P. huilensis* im Depart. Valle in Kolumbien und glaubte, daß sich die Sippe durch die kleinen Korollen — sie sollen nur halb so lang wie der Sporn sein — von *P. calyptrata* unterscheidet. Überhaupt fiel ihm die Schwachwüchsigkeit der Pflanzen auf. Seine Diagnose und das von mir eingesehene Parallelmaterial (CUATRECASAS nr. 20253) liefern aber keine Anhaltspunkte dafür, daß es sich bei *P. huilensis* tatsächlich um eine eigenwertige Form handelt. Schon ERNST (1961) machte auf die Veränderlichkeit der Größe der Blüten aufmerksam. Sicher hängt die extreme Kleinheit der *huilensis*-Formen mit den standörtlichen,

offenbar nicht optimalen Bedingungen zusammen. CUATRECASAS (1945: 432) ist von der engen Verwandtschaft mit *P. calyptrata* überzeugt und verlangt eine Revision „para establecer las verdaderas diferencias o afinidad entre *P. calyptrata*, *P. antarctica*, *P. chilensis* y *P. huilensis* que tal vez son sólo variedades de la primera“!! Ich verweise daher das Nomen *P. huilensis* in die Synonymie.

Ebenso kann ich die Auffassung FERNÁNDEZ-PÉREZ' (1964) nicht teilen. *P. calyptrata* ist von *P. antarctica* VAHL gut geschieden.

Die horizontale und vertikale Verbreitung der Art habe ich bereits an anderer Stelle behandelt (besonders S. 48—51; siehe Abb. 18, S. 49; Abb. 19, S. 50). Hier sei noch nachgetragen: *P. calyptrata* wächst auf feuchten *Sphagnum*-Polsterböden in den offenen Páramos und „Subpáramos“. Sie ist auf steilen Kalksteinfelsen sowie an feuchten Ufern angetroffen worden. Eine Sammelnummer stammt vom Rande eines Pfades zum Páramo, der noch innerhalb der Wolkenwaldstufe liegt. Die höchsten bekannten Fundorte liegen bei etwa 4100 m. Damit hält *P. calyptrata* zusammen mit *P. alpina* den „Höhenrekord“ in der Gattung. Mir haben nur Belege aus Kolumbien und Ekuador vorgelegen. Fundorte aus Peru gibt FERNÁNDEZ-PÉREZ (1964; vgl. auch ERNST 1961) an. Ich habe keine Belege gesehen. Das Material des Bogens MAC BRIDE & FEATHERSTONE 1647 von Mito halte ich im Gegensatz zu FERNÁNDEZ-PÉREZ für *P. involuta*.

*P. calyptrata* ist zweifellos mit *P. involuta* eng verwandt. Es wäre wichtig, die Chromosomenzahlen zu ermitteln.

#### 24. *P. involuta* RUIZ et PAV. Fl. Peruv. et Chil. 1 (1798) 20

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis filiformibus numerosis. Folia (4) 7—10 (12) radicalia rosulata integerrima ovato-oblonga obtusa basi attenuata margine valde involuta superne glandulis stipitatis disperse obsita basin versus utrimque nervi mediani pilis subulatis vestita (8) 15—25 (30) mm longa (4) 8—12 (17) mm lata subtus brunneo-purpurea. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—4 (8) erecti teretes glandulis stipitatis disperse obsiti (35) 45—60 (84) mm alti uniflori. Flores parvi (8) 10—12 (14) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus purpureo-viridis extus glandulis stipitatis singularibus obsitus; labium superum usque ad  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{4}$  longitudinis trilobum lobis late oblongis acutiusculis vel obtusis  $\pm$  1—2 mm longis; labium inferum plane bilobum lobis obtusis vel acutiusculis. Corolla bilabiata violacea vel pallide violacea raro albida venis obscuris extus glandulis stipitatis singularibus vestita; labium superum bilobum lobis subrectangulis angulis rotundatis subemarginatis vel integerrimis latioribus quam longis  $\pm$  0,5—1,5 mm longis  $\pm$  0,75—2,5 mm latis; labium inferum multo maius trilobum lobis obovatis vel subrectangulis angulis rotundatis emarginatis (lobo intermedio multo maiore valde emarginata  $\pm$  (1)—5 mm longo lobis lateralibus  $\pm$  (1)—3,5 mm longis basi pilis cylindricis modice dense obsitis). Tubus subcylindricus obliquus venis purpureis intus sparse pilosus parte inferiore pilis in triabus lineis cylindricis ordinatis cum palato. Palatum bivesiculatum sparse pilosum pilis cylindricis. Calcar conicum obtusum vel acutiusculum (2,5) 3—4 (4,5) mm longum longitudine lobi intermedii corollae perspicue curvatum. Stamina  $\pm$  1—1,5 mm longa; pollen (4) 5—6 (7)-colporatum. Ovarium subglobosum glabrescens. Stigma bilabiatum; labio infero flabelliformi superne piloso inferne papillato. Capsula subglobosa  $\pm$  3 mm longa. Semina scobiformia numerosa ellipsoidea 0,4—0,6 mm longa, 0,2—0,25 mm lata alveolata.

Chromosomata ignota.

Floret V—XII.

Holotypus: In altis frigidis et humidis Pillao, et Pano Huassahuassi, inter muscos (RUIZ et PAVON — non vidi).

Hab. in altis frigidis et humidis jugi Andium; adhuc solum in montibus Peruvianis et Bolivianis inventa.

Syn.: *P. macrostyla* BENJAMIN in Linnaea 20 (1847) 317.

Icon.: RUIZ & PAVON, Fl. Peruv. et Chil. 1 (1798), t. 31.

Icon. nostr.: Abb. 6, Fig. 3, S. 21 (pili); Abb. 32, Fig. 4, S. 109 (flos).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 18, S. 49 (horizontale Verbreitung); Abb. 19, S. 50 (vertikale Verbreitung).

**Specimina visa:**

Bolivien: Unduavi (RUSBY nr. 1356-NY), Unduavi, Nordyungas (BUCHTIEN-LAU).

Peru: Peruvia (MATTEWS-NY); Mito (MAC BRIDE & FEASERSTONE-G); Dept. Huanuco, Sariapampa (WOYTKOWSKI nr. 34321-F 1316611), Torrehuasi (WOYTKOWSKI nr. 34321-MO 1620498, UC M 014487).

Dank der trotz ERNST's (1961) berechtigten Einwands guten Abbildung auf Taf. 31 der Flora von RUIZ & PAVON (1798) und der ausführlichen Beschreibung ist *P. involuta* ziemlich gut bekannt. Sie ist das „älteste“ südamerikanische Fettkraut überhaupt. Wenn RUIZ & PAVON (1798) von dem relativ langen, gebogenen Sporn, der etwa so lang wie die Petalen ist, sowie von den eirundlichen Blättern mit stark eingeschlagenen Rändern schreiben und ihre Zeichnung deutlich die im Verhältnis zur Kronoberlippe sehr große Unterlippe mit dem betonten Mittellappen sowie die breiten Kelchlappen wiedergibt, so sind damit die neben dem Gaumen wesentlichen Charaktere genannt, durch die sich *P. involuta* auszeichnet.

Der Gaumen ist ziemlich schwach entwickelt. Er besteht aus zwei kleinen, nur wenig erhabenen, deutlich voneinander getrennten „Blasen“, die in der Röhre dicht unterhalb des Grundes des Mittellappens der Kronunterlippe liegen und wie der Tubus mit zylindrischen, köpfchenlosen Haaren besetzt sind.

Über die Färbung der Blüte geben die detaillierten Angaben WOYTKOWSKI's (in sched. MO 1620498) Auskunft. Danach sind die drei Petalen der Unterlippe blaß-lila, die beiden sehr kurzen der Oberlippe etwas dunkler gefärbt. Die Kronröhre ist purpurn geadert. Die Sepalen sind von grünlich-purpurner Farbe, ebenso der Blütenstiel.

Ich betrachte BENJAMIN's (1847) *P. macrostyla* als Synonym zu *P. involuta*, obwohl seine Beschreibung nicht ganz eindeutig ist. Das Belegmaterial (DOMBEY-Peru) habe ich nicht studieren können.

Während *P. calyptrata* ein typischer Vertreter der äquatorialen Páramos zu sein scheint, gehört *P. involuta* bereits dem Übergangsbereich an, das zu den südlicher verbreiteten Puna-Formationen überleitet.

An den Westabhängen der Feucht-Puna, in den Yungas zwischen 2500 und 3400 m Höhe kommt die Art an feuchten, moosigen Örtlichkeiten vor, kann aber auch nackte Böden an Steilwänden („Tonhügel“) besiedeln. Sie ist bisher nur an wenigen Stellen in Bolivien und Peru gefunden worden. WOYTKOWSKI vermerkt ausdrücklich: „rare; occurs but in one spot“ (MO 1620498).

Weitere Daten zur Verbreitung der Sippe finden sich S. 48—51 (vgl. auch Abb. 18, S. 49; Abb. 19, S. 50).

25. *P. chilensis* CLOS in GAY, Hist. Fis. Pol. Chile, Botanica IV (1849) 365

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis filiformibus. Folia (3) 4—6 (8) radicalia rosulata ovata vel obovata obtusa basin versus abrupte angustata margine paulum involuta superne glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis modice dense obsita basi pilis longis subulatis (12) 14—22 (24) mm longa  $\pm$  8—11 mm lata. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—2 erecti glandulis stipitatis singularibus obtecti 20—50 mm alti uniflori. Flores parvi  $\pm$  9—13 mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis disperse vestitus; labium superum usque ad dimidium trilobum lobis triangulo-lanceolatis obtusis vel acutiusculis  $\pm$  1,5 mm longis; labium inferum usque ad dimidium fere bilobum lobis obtusiusculis vel acutiusculis  $\pm$  1,2 mm longis. Corolla bilabiata caerulea vel albida venis violaceis extus glandulis stipitatis singularibus obsita; labium superum bilobum lobis subcuneatis vel obovatis emarginatis paulum longioribus quam latis  $\pm$  3 mm longis  $\pm$  2,5 mm latis; labium inferum trilobum lobis subcuneatis vel obovatis emarginatis  $\pm$  3,7 mm longis  $\pm$  2,7 mm latis (lobo intermedio maiore) basi pilis cylindricis subclavatis obsitis. Tubus subinfundibuliformis obliquus luteus petalis paulum longior intus pilosus pilis longis cylindricis in triabus lineis retro conversis ordinatis cum palato. Palatum bipartito-vesiculiforme pilis brevibus subclavatis obsitum. Calcar rectum conicum obtusum vel acutiusculum  $\pm$  2—3 mm longum cum tubo angulum obliquum formans. Stamina  $\pm$  1,75 mm longa; pollen 5—6 (?)-colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis singularibus vestitum. Stigma bilabiatum; labio infero subrotundato. Capsula ovoidea calyce persistente subduplo longiora. Semina scobiformia numerosa.

Chromosomata ignota.

Floret I—III.

**Holotypus:** Chile, Valdivia (GAY nr. 169 — non vidi).

**Isotypus:** Chile, Valdivia, in palustris graminetisque rarissima, el Corral et los llanos, Jan. 1835 (GAY nr. 169-IP).

**Hab. in humidis et uliginosis muscosis regionis alpinae Andium ex Cordillerae maritimae Americae meridionalis (Chile et Argentinien).**

**Syn.:** *P. antarctica* DONAT in Ber. Dt. bot. Ges. 50 (1932) 433 pr. p.! — THOMASSON in Acta Phytogeogr. Suecica 42 (1959) 28. Icon. nostr.: Abb. 32, Fig. 5, S. 109 (flos).

**Tab. distr. geogr. nostr.:** Abb. 18, S. 49 (horizontale Verbreitung); Abb. 19, S. 50 (vertikale Verbreitung).

**Specimina visa:**

**Chile:** Cautin, Volcán Llaima (GUNCHEL nr. 12204-S; GUNCHEL-CONC 10561); Osorno, Paso Puyehue (SPARRE & CONSTANCE nr. 10829-CONC 17220, UC M 106349).

**Argentinien:** Gob. del Rio Negro, Parque Nacional. Nahuel Huapi, Cerro Nireco (BERNASCONI-DARWINION), ... de Las Nubas (FABRIS & SOLBRIG nr. 573-LP 837619), Cumbre Cerro Nireco (?) (FABRIS & SOLBRIG nr. 445-LP 837618); Gob. del Neuquen, Pino Hachado (BURKART nr. 9706-DARWINION), Cerro Campana (NEUMEYER nr. 448-LP 043961), Artoyo Los Guemados (DE LONES-LP 053022).

*P. chilensis* fällt morphologisch ein wenig aus dem Rahmen der übrigen Anden-Fettkräuter. Die kleinen Blüten mit ihrer relativ langen Kronröhre und der nahezu isoloben Krone nähern sich etwas dem Isoloba-Schema. Der fast kahle Blütenstiel und die dreieckigen Kelchzipfel vervollständigen das Merkmalsbild der Art, die in der pflanzengeographischen Literatur eine gewisse, wenn auch negative Rolle gespielt hat: Sie ist oft mit *P. antarctica* verwechselt worden, obwohl sie von ihr gut geschieden ist.

*P. antarctica* ist das *alpina*-ähnlichste südamerikanische Fettkraut. Die Ränder der Rosettenblätter sind so stark auf die Oberseite gekrümmt, daß sie sich nahezu berühren. Die typisch konische Kronröhre geht in einen kurzen, sackförmig-kegeligen Sporn über. Die Kronunterlippe mit dem allerdings nur gering betonten Mittelappen überragt die Oberlippe erheblich, die Kronlappen sind stark ausgerandet und von rechteckig-verkehrt-eirundem Umriß.

Trotz dieser bedeutenden Unterschiede zwischen den beiden Arten wurde in der heftigen Auseinandersetzung zwischen DONAT (1931, 1932, 1933) und SKOTTSBERG (besonders 1931) *P. chilensis* gleichsam „unterschlagen“, obwohl NEGER (1897, 1900) und REICHE (1907) die Art bei ihren pflanzengeographischen Erörterungen über die Einteilung der südchilenischen Vegetation von *P. antarctica* getrennt hatten. DONAT (1931) hatte bei seinen Untersuchungen über Pflanzengeographie und Vereisung in Patagonien die Meinung vertreten, daß im Gebiet des Golfe de Peñas zwischen 47° und 48° sB zur Glazialzeit eine Eisbarriere existiert hätte, durch die eine postglaziale Wanderung der Pflanzen von Nord nach Süd und umgekehrt sehr lange, bis in die historische Zeit hinein, gehemmt worden wäre. Als Beweis für seine These führte er die sogenannte bizentrische Verbreitung bestimmter Arten an, u. a. die von *P. antarctica* und *Drosera uniflora* (siehe Abb. 18, S. 49). Im „Initioglazial“ wären deren ursprünglich vorhandenen Gesamtareale unter etwa 46° sB gesprengt und in zwei Glazialrefugien abgedrängt worden. Dem widersprach SKOTTSBERG (1931) energisch und gab die fraglichen Sippen von der Ostseite des Peñas-Golfes unter etwa 47° sB an und versuchte damit, die Bizentrik der Areale zu bestreiten. Daraufhin sah sich DONAT (1932, 1933) veranlaßt, das Areal von *P. antarctica* nach Norden bis in eine Höhe von 36° sB auszu dehnen, wobei als Fundorte nicht nur die Valdivianische Küstenkordillere, sondern auch das Chilenische Längstal im Bereiche der Flüsse Renaico und Malleco (etwa 38° sB) und die Zentralkordillere bis zur Laguna Maule (etwa 35° 50' sB) genannt wurden. Damit aber überschritt er seine „Befugnisse“, da seine Zeugen NEGER (1897, 1900) und REICHE (1907) in diesen Gebieten ausdrücklich von *Pinguicula chilensis* sprachen!

Wie die beigegefügte Karte (Abb. 18, S. 49) zeigt, kommt nördlich der Breite Chiloes *P. antarctica* nicht mehr vor. Sie wird hier von *P. chilensis* abgelöst. Vielleicht gehört sogar der mit einem Fragezeichen versehene *antarctica*-Fundort zu *P. chilensis*. Trotz der engen Berührung der beiden Sippen, die unter Umständen an eine geographische Rassenbildung denken lassen, sind die morphologischen Unterschiede beträchtlich (siehe oben), besonders wenn man die Insertion des Gaumens berücksichtigt, der bei *P. antarctica* aus der Röhre auf die

Basis des Unterlippenmittellappens verlagert ist. An dem Eigenwert beider Sippen kann gar nicht gezweifelt werden. DONAT's (1932, 1933) Vorgehen kann also nicht durch den Hinweis auf eine mögliche Art-Unterart-Diskussion relativiert werden.

Die Angaben der Sammler über die Standortverhältnisse, unter denen *P. chilensis* vorkommt, sind ziemlich dürftig. Dafür entschädigt die pflanzengeographische Literatur ein wenig. Ursprünglich war *P. chilensis* nur aus der Valdivianischen Kordillere, der Cordillere Pelada, dem „kahlen Gebirge“, bekannt, wo in einer Höhe um 1000 m an offenen, torfigen Stellen eine typisch antarktische Moorflora gedeiht, deren wichtigste Vertreter *Donatia fascicularis*, *Astelia pumila*, *Sphagnum magellanicum* und *Tribeles australis* sind, in deren Vegetationsteppich sich *Drosera uniflora*, *Pinguicula chilensis*, *Schizaea fistulosa* und andere Kräuter einnisten (REICHE 1907). OBERDORFER (1960) hat diese Polsterbinsen-Gesellschaft als Schoeno-Oreoboletum des nordpatagonischen Grenzgebietes den feuerländischen Hochmoorgesellschaften gegenübergestellt.

NEGER (1897) berichtet über das Vorkommen des chilenischen Fettkrautes in den subandinen Prados an feuchten Stellen (Pajonales). Als Begleiter werden *Mimulus* ssp., *Lomaria* ssp., *Mertensia pedalis*, *Senecio hualtata*, *Valeriana laxiflora* und *Baccharis sagittalis* genannt. Charakteristischer aber scheinen die Vorkommen in den Wiesen („Mallin“) der Hochregionen am Rande der schmelzenden Gletscher in 2000—3000 m Höhe zu sein. Hier tritt *P. chilensis* in die Gesellschaft von *Caltha andicola*, *Melandrium cucubaloides*, *Calandrinia colchaguensis* ein, die mit dem Caltho-Ourisieta-Komplex OBERDORFER's (1960), den chilenischen Quellflurgesellschaften, verwandt zu sein scheint. Zwar nennt OBERDORFER als Begleiter von *Caltha andicola* und *Ourisia racemosa* *P. antarctica*, doch dürfte diese Angabe auf einer Verwechslung mit unserer *P. chilensis* beruhen. Auch im Gebiet des argentinischen Nationalparks von Nahuel-Huapi ist es ein ähnlicher *Caltha-Ourisia-Mimulus*-Pflanzenverein, in dem *P. chilensis* wächst. Er ist von THOMASSON (1959; *P. antarctica* THOM. = *P. chilensis*) beschrieben worden.

Insgesamt ähnelt der Standort der *P. chilensis* dem der europäischen Quell- und Rieselgesellschaften offener Böden, wie sie von *P. alpina* bzw. *P. vulgaris* besiedelt werden.

Ser. Antarcticae CASPER in Bot. Jb. 82 (1963) 334

Palatum basi lobii intermedii corollae labii inferi figuratum.

Eine feuerländisch-südchilenische Art mit einem auf der Basis des Mittellappens der Kronenunterlippe inserierten Gaumen.

26. *P. antarctica* VAHL, Enum. 1 (1827) 192

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis filiformibus. Folia 3—10 radicalia rosulata ovato-oblonga obtusa vel rotundata submarginata basin versus angustata margine valde involuta superne glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis modice dense vestita basin versus pilis longis subulatis 11—17 mm longa. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—2 erecti glandulis stipitatis disperse obsiti (25) 45—120 (200) mm alti uniflori. Flores parvi 8—10 mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis disperse obsitus; labium superum usque ad dimidium trilobum lobis oblongis vel triangulis rotundatis vel obtusis vel acutiusculis 2—2,5 mm longis; labium inferum usque ad  $\frac{1}{3}$  longitudinis bilobum lobis rotundatis vel obtusis vel acutiusculis 1 mm longis. Corolla bilabiata purpurea extus glandulis stipitatis singularibus obsita; labium superum bilobum lobis subrectangulis angulis rotundatis submarginatis paulum longioribus quam latis 2—2,25 mm longis 1,75—2 mm latis; labium inferum superum multum longius trilobum lobis subrectangulo-obovatis emarginatis 4 mm longis 3 mm latis basi pilis longis clavatis obsitis. Tubus late conicus petalos subaequans venis obscuris purpureis intus pilosus pilis cylindrico-acutiusculis retro conversis in lineis triabus ordinatis. Palatum basi corollae lobii intermedii labii inferi bipartitum vel vesiculatum pilis brevibus clavatis. Calcar breve subrectum saccato-conicum obtusum 1—1,5 (3) mm longum cum tubo angulum obliquum subdistinctum formans. Stamina 1,5 mm longa; pollen 5—6 colporatum. Ovarium subgloboso-ovoideum gland-

dulis stipitatis disperse obsitum. Stigma bilabiatum labio infero obovato. Capsula subgloboso-ovoidea 5 mm longa 4 mm lata calycem excedens. Semina scobiformia numerosa cylindrico-fusiformia 0,6—0,8 mm longa 0,2—0,26 mm lata alveolata.

Chromosomata ignota.

Floret XI—II.

Holotypus: ad fretum Magellanicum (COMMERSON ex herb. JUSSIAEI — non vidi).

Hab. in uliginosis mucosis regionis maritimarum et insularum occidentalis Americae meridionali ad meridiem spectantis; ab insula Chiloe usque ad Isle de los Estados dispersa.

Syn.: *P. magellanica* COMMERSON ex FRANCHET in Miss. scient. Cap Horn 5 (1889) 353 — *P. obtusa* „Herb. BANKS“ descr. BENJAMIN in Linnaea 20 (1847) 318.

Icon.: HOOKER Fl. Antarct. 2 (1847), t. 119 — SCOTT Rep. Princeton Univ. Exped. Patag. 1896—99, 8. 2. Bot. (1905) 731 — ESPINOSA in Bol. Mus. nac. Chile 10 (1917) 44 — MUÑOZ PIZARRO Sinopsis fl. Chil. (1959), t. 121.

Icon. nostr.: Abb. 6, Fig. 4, S. 21 (pili); Abb. 32, Fig. 6, S. 109 (flos).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 18, S. 49 (horizontale Verbreitung); Abb. 19, S. 50 (vertikale Verbreitung).

#### Specimina visa:

Chile: Prov. Chiloé (BEHN nr. 93-SGO 065532); Prov. de Maj, Isla Clarence (GÜNCKEL nr. 4894-S); Fuegia, Orange Harbour (herb. of the U. S. South Pacific Exploring Expedition 1938—1942-NY).

Argentinien: Tierra del Fuego, Río Douglas (GUSINDE-S); Isla de los Estados (CASTELLANOS, BA. 12965-LP 906180).

*P. antarctica* kann mit einem gewissen Recht als die *P. alpina* der Südhemisphäre bezeichnet werden: Die Blütenform erinnert an die altweltliche Sippe. Aber auch der Vergleich mit *P. lusitanica*, den HOOKER (1847) zog, ist, wenn man den Blattbau berücksichtigt, nicht ganz unberechtigt.

Die hübsche Pflanze blüht weißlich-blau, ihr Kelch ist grünlich gefärbt mit braunroten Zipfeln. Die Schlundregion ist gelblich gefleckt, die Kronröhre oft dunkelpurpurn gestreift, und die Narbe sieht himmelblau aus. Die Blattränder sind meist so stark auf die Oberseite gekrümmt, daß sie sich nahezu berühren. Der Sporn ist sackförmig-kegelig, von der Röhre nicht abgesetzt und ziemlich kurz und gedrungen. Die Kronröhre selbst ist etwa so lang wie die Kronlappen, die stark ausgerandet und im Umriß rechteckig-verkehrteirund erscheinen. Die Kronunterlippe überragt die Oberlippe beträchtlich, ihr Mittellappen ist nur wenig größer als die Seitenlappen. Im Gegensatz zu den andinen Sippen befindet sich der Gaumen nicht im Tubus, sondern auf dem Basisteil des Mittellappens der Kronunterlippe.

ALBOFF (1902) betrachtete *P. antarctica* als endemisches Element der Flora Feuerlands und war, da er dessen Beziehungen zur chilenischen Flora betonte, geneigt, auch PHILIPPI's (1865) *P. chilensis* der Cordillere Pelada zu *P. antarctica* zu ziehen, unberechtigterweise, wie wir heute wissen. Die tatsächliche Arealgestalt gibt die Abb. 18 (S. 49) wieder. Sie bestätigt jene bereits von DONAT (1933) erkannte Lücke zwischen Estero Baker und Seno Skyring (etwa zwischen 48° sB und 53° sB), die glazialen Ursprungs zu sein scheint. Damit ist das Areal von *P. antarctica* zwar eindeutig disjunkt, ob aber bizenitrisch im Sinne DONAT's, mag dahingestellt bleiben. Seine Nordgrenze erreicht es auf der Insel Chiloé.

HOOKER (1847) gab *P. antarctica* von feuchten Felsen an, DUSÉN (1898) fand sie am Rande des *Drymis winteri-Nothofagus betuloides*-Urwaldes auf offenem, lockerem, sumpfigem, von Moosen überzogenem, dünn bewaldetem Boden. Als „Begleiter“ nannte er — an einer anderen Stelle — u. a. *Euphrasia antarctica*, *Myosotis albiflorus* und *Tribeles australis*. REICHE (1907) kannte die Sippe von der Höhe des etwa bis auf 800 m ansteigenden Gebirgszuges auf der Insel Chiloé. Auf dem sumpfigen Hochplateau („campaña“ genannt) wächst *P. antarctica* in einem dichten Teppich von Torfmoosen und Flechten u. a. zusammen mit *Donatia fascicularis*, *Astelia pumila*, *Drosera uniflora*, *Tetroncium magellanicum*, *Oreobolus clandestinus* und *Marsippospermum grandiflorum*. Ähnliche Standorte finden sich auf der Insel Guaytecas südlich von Chiloé. Im Grunde genommen ist das der *P. antarctica*-reiche *Sphagnum*-Polsterboden-Verein, den SKOTTSBERG (1924) in Westpatagonien am Kelly-Fjord antraf. OBERDORFER (1960) faßte diese Pflanzenvereine in seiner Polsterbinsen-Gesellschaft (Schoeno-Oreoboletum) zusammen.

Die Areale der vier Alpiniformis-Sippen *P. calyptrata*, *P. involuta*, *P. chilensis* und *P. antarctica* überspannen praktisch den gesamten Andenzug von etwa 4° N bis zur Südspitze Feuerlands. Wir haben bisher keine Veranlassung, daran zu zweifeln, daß diese Arten echte Vikarianten sind, die ihre Entstehung einem Formenkreis tropischer Fettkräuter verdanken, der vom Norden nach Süden in die Andenbezirke vordrang. Diese Feststellung ist insofern wichtig, weil die beiden südlichen Vertreter — durch eine große Lücke von den zentralandinen Verwandten getrennt — Anschluß an die Areale typisch antarktischer Elemente gefunden haben (z. B. *Astelial!*) und in deren Pflanzenvereine wie andere „boreale“ Typen (z. B. *Primula „farinosa“*, *Gentiana prostrata*, *Erigeron alpinus*, *Trisetum subspicatum*) „eingedrungen“ sind. Aus diesem typisch „antarktischen“ Verhalten könnte der Schluß gezogen werden, daß die Alpiniformes, von Süd nach Nord wandernd, sekundär die äquatorialen andinen Hochregionen erobert hätten. Dem widerspricht jedoch die Gesamtverbreitung der Gattung (siehe S. 67—68). Zukünftige zytologische Untersuchungen mögen diese Vorstellungen untermauern.

#### 8. Sect. *Micranthus*

CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 45

Folia uniformia hibernaculis hibernantes; corolla bilabiata labio infero supero multo maiore lobo intermedio lateralibus multo maiore et saepe emarginato vel truncato cum palato; tubus conicus gradatim in calcar saccato-conicum vel subcylindricum transiens.

Typusart: *P. alpina* L.

Rein altweltlich-eurasiatische Sektion des temperiert-homophyllen Wuchsformtyps: Winterknospenbildung. Die zweilippige Krone betont die Unterlippe sehr, besonders deren Mittellappen, der den Seitenlappen in Form und Größe wenig gleicht und den blasigen Gaumen trägt.

Ser. Alpinae CASPER in Bot. Jb. 82 (1963) 335

Scapi glabriusculi; lobus intermedius labii inferi corollae basi cum palato.

Durch den verkahlenden Blütenstiel und die Gaumeninsertion genügend von der folgenden Reihe gescheiden.

#### 27. *P. alpina* L. Spec. pl. ed. 1 (1753) 17

Perennis. Rhizoma simplex  $\pm$  10—20 mm longum radicibus adventitiis numerosis funiformibus fuscoluteis. Folia 5—8 radicalia rosulata sessilia elliptico-oblonga vel lanceolato-oblongo obtusa basin versus angustata integerrima margine involuta superne glanduloso-viscosa glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis modice dense utrimque nervi mediani pilis subulatis longis vestita (15) 25—45 (60) mm longa  $\pm$  8—14 mm lata flavo-virentia. Hibernacula; gemmae. Pedicelli 1—8 (13) erecti glabriusculi (30) 50—110 (127) mm alti uniflori. Flores mediocres (8) 10—16 (21) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus viridis glabriusculus; labium superum tridentatum vel crenato-dentatum dentis trianguli acutis vel rotundatis; labium inferum bilobum lobis usque ad  $\frac{2}{3}$  longitudinis connatis acutis vel subrotundatis. Corolla bilabiata albida in fauce luteo maculata extus glandulis stipitatis singularibus obsita; labium superum bilobum lobis late rotundatis; labium inferum lobis inaequalibus supero multo maius intermedio apice rotundato vel truncato vel subemarginato lateralibus multo maiore basi cum palato bipartito vel (rarius) uniformi. Tubus latus brevis pilosus pilis longis cylindrico-subulatis retro-conversis in striis triabus ordinatis. Calcar tubo limboque corollae multo brevius late conicum obtusum vel plus minusve acutum subincurvum (1) 2—3 (5) mm longum virescens vel aurantiacum intus glandulis stipitatis  $\pm$  dense vestitum. Stamina  $\pm$  2,5 mm longa; antherae ellipsoidea; pollen (5) 6—7 (8)-colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis disperse obsitum. Stigma bilabiatum labio infero maximo flabelliformi superne papilloso. Capsula ovoideo-oblonga acuminata erecta calycem multum superans 6—9 mm longa 2—3 mm lata. Semina scobiformia (0,6) 0,7—0,9 (1,0) mm longa (0,16) 0,20—0,24 (0,28) mm lata laete ferruginea.

Chromosomata  $2n = 32$ .

Floret IV—VI (VIII).

Holotypus: „*Pinguicularia alpina* 3“ (LINNÉ 33,2 — 1K).

Hab. in uliginosis regionis montanae, alpinae et nivalis montium Eurasiae; in Lapponia et Suecia, per totam Terram Samojedorum usque ad Jakutiam dispersa; in Pyrenaeis raro, in Alpibus totis et Carpatibus; in montibus Baicalo-Sajanensibus, Himalaiensibus, Sinensibus meridionali — occidentalibus; nec non in planitiebus frigidis Europae hinc inde.

Syn.:<sup>24</sup> *P. alba* KUCHL in HOPPE, Bot. Taschenb. (1800) 223 — *P. albiflora* b. *villosa* CARIOT et ST. LAGER, Étude fl. (1864?) 645 — *P. alpestris* PERSOON, Syn. pl. 1 (1805) 18 — *P. alpina* ssp. *alpina* α) typica PERRIER de la BATHIE, Cat. rais. pl. vasc. Savoie 2 (1928) 178 — *P. alpina* ssp. *alpina* β) *bimaculata* BEAUVERD in Bull. Soc. bot. Genève, sér. 2, XI (1911) 329 — *P. alpina* ssp. *alpina* β) *lendneri* PERRIER de la BATHIE, Cat. rais. pl. vasc. Savoie 2 (1928) 178 — *P. alpina* ssp. *alpina* var. δ) *lendneri* BEAUVERD in Bull. Soc. bot. Genève, sér. 2, XI (1911) 329 — *P. alpina* ssp. *alpina* var. γ) *villosa* BEAUVERD in Bull. Soc. bot. Genève, sér. 2, XI (1911) 329 — *P. alpina* ssp. *Gavei* BEAUVERD in Bull. Herb. Boiss., sér. V, 2 (1905) 411 — *P. alpina*? ssp. *gavei* var. ε) *gavei* BEAUVERD in Bull. Soc. bot. Genève, sér. 2, XI (1911) 329 — *P. alpina* ssp. *gavei* α) *gavei* PERRIER de la BATHIE, Cat. rais. pl. vasc. Savoie 2 (1928) 178 — *P. alpina* ssp. *gavei* var. ε) *lemaniana* BEAUVERD in Bull. Soc. bot. Genève, sér. 2, XI (1911) 329 — *P. alpina* ssp. *gavei* β) *lemaniana* PERRIER de la BATHIE, Cat. rais. pl. vasc. Savoie 2 (1928) 178 — *P. alpina* α) typica ROUY, Fl. France XI (1909) 197 — *P. alpina* β) *bimaculata* WAHLENBERG, Fl. Lapp. (1812) 9 — *P. alpina* var. *bimaculata* CHIOVENDA in Nuov. G. Bot. Ital. 30 (1923) 66 — *P. alpina* β) *flavescens* STEUDEL et HOCHSTETTER, Enum. pl. Germ. Helv. (1826) 4 — *P. brachyloba* LEDEBOUR in SCHULTES, Mant. syst. veg. I (1822) 167 — *P. flavescens* FLOERKE ap. HOPPE, Bot. Taschenb. (1800) 14 — *P. gelida* SCHUR, Enum. pl. transs. (1866) 548 — *P. hyperborea* GANDOGER, Nov. consp. fl. eur. (1910) 394 — *P. lusitanica* ALLIONI, Fl. Pedemont. I (1785) 56 — non *P. lusitanica* L. Spec. pl. (1753) 17 — *P. pallida* TURCZANINOV, Cat. pl. Baikal. Dah. (1849) nr. 914 — *P. purpurea* WILDENOW in Ges. Naturf. Fr. N. Schr. 2 (1799) 112 — *P. villosa* VILLARS, Hist. pl. Dauph. IX (1787) 445 — non *P. villosa* L. Spec. pl. (1753) 17.

Icon.: LINNAEUS, Fl. Lapp. ed. 1 (1737), t. 12, fig. 3 — OEDER, Fl. Dan. 3 (1769), t. 453 — REICHENBACH, pl. crit. I (1823), t. 81, fig. 166—168 — SOWERBY & SM., Engl. Bot. Suppl. 2 (1834), t. 2747 — HEGI, Ill. Fl. Mittel-Eur. VI (1) (1915), t. 244 und p. 159 — LAGERBERG, Vilda växter i Norden 3 (1939), t. 686.

Icon. nostr.: Abb. 6, Fig. 6, S. 21 (pili); Abb. 8, Fig. 12, S. 24 (flos); Abb. 32, Fig. 7, S. 109 (flos); Abb. 1, Fig. 5, S. 6 (habitus).

Tab. distr. geogr.: GOOD, Geogr. flow. plants, ed. 2 (1953) 226, fig. 55 — FAEGRI in LAGERBERG, Vilda växter i Norden (1939) 1117 — FAEGRI in LAGERBERG & HOLMBOE, Vare ville planter (1940) Fig. 641 — SELANDER in Acta Phytogeogr. Suecica 28 (1950) nr. 426 — HULTÉN, Atlas växtern utbredn. Norden (1950) nr. 160 — CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 47, Abb. 11 — PERRING & WALTERS, Atlas Brit. fl. (1962) A 441/2.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 34, S. 125.

#### Specimina visa:<sup>25</sup>

Grö ß b r i t a n n i e n : SCHOTTLAND: Rosshire (Dr. HOOKER-BIRM; STABLES-BIRM), Blackisle (STABLES-E), Avoch (CRAWFORD-E), Morashire (BROWN-C).

N o r w e g e n : FINNMARKS-FYLKE: Finmarken (BLYTT-BG; STROM-LD); Nordkap (DEINBOLL-C); Vadsö (FRIDTZ-O; BALKE-BG; RENVALL-H); Hammerfest (JÖRGENSEN-BG); Alta hd., Raipas (NORMAN-BG); Karasjok (BALKE-BG); TROMS-FYLKE: Tromsö (FRIES-LD; BLYTT-BG); Ringvadsö (NOTO-LD, BG); Alvfjeldet (LANDMARK-O); Lenvik, Finnfiordvalnet (BENUM-C); Flöjfeldet (NEUMAN-LD; JÖRGENSEN-BG; LANDMARK-BG); NORDLANDS-FYLKE: Narvik (MEURMAN-H); Ballangen (RONNING-BG); Saltsalen (SCHLEGEL & ARNELL-LD), Junkerdalen (RONNING-BG; JORDAL-G); SÖR-TRÖNDELAG: Budal (OUREN-O); Rötös (HOLMSEN et RESVOLL-O; DYRING-BG), Koerinskaret (DYRING-BG); HEDMARK-FYLKE: Skarvfjeldene (RUI?-O).

S c h w e d e n : TORNE LAPPMARK: Karesuando, Kilpisjärvi (HOLMBOE-BG); Abisko, Östra (HEIMANS-AMD), Jukkasjärvi (HOLMBERG-LD; NYGREN-LD; FRÖDIN-LD), Vassitjakkos (SYLVÉN-LD); LULE LAPPMARK: Kvidkjock, Tarra (MÖLLER-LD); Jockmock, Niaure (SYLVÉN-LD); PITE LAPPMARK: Arjepluog (JOHNSON-LD), Fertas (JOHNSON-LD); ASELE LAPPMARK: Daunatjikko, Vilhelmina (NORDENSTAM-LD); JÄMTLAND: Are, Bunnerviken (SMITH-G, LD); GOTLAND: Visby (AFZELIUS-C; BOHN-BG; CARLSSON-LD; GRELL-LD), Frojborg (AGELI?-BG); Westerhejde (CEDERWALD-LD; ASPLUND-BG).

F i n n l a n d : LE: Kilpisjärvi (SAXÉN-H); Lätäseno (LINDÉN-H); Edontekiö (MIKKOLA-H); Tshaimo (LINDÉN-H); Leutsovaara (MALMBERG-H); LI: Utsjoki (FINNILÄ-H), Kevijoki (FINNILÄ-H); Inari (OLEILA-H); Passig elf (H. B.-H); Holmfossen (H. B.-H); OB: Kuusamo (ARO-LD).

S o w j e t - U n i o n : LAPPLAND: Oserko (SOLONIEVICZ-LE); Kuolajärvi (ASCHAN-H); Petsamo (IDMAN-H), Kuvernörinkoski (KONTUNIENI-H); Maattivuono (HÄYREN-H); Töllevinjärvi (HÄYREN-H); KOLA-HALBINSEL: Kildin Insel (NIEMANN-LAU); Woroninsk (KIHLMAN-H, LD, BG); Imandra (PAWLOWA-LE); Imandrae-Chibinä (ENWALD et HOLMEN-H); Chibinskie gorui, Kolskogo poluostrowa (GANESCHIN-LE); Poroj (MONTELL-LD, M); Orlow (KIHLMAN-H); KARELIA POMORICA: Valkeajärvi (BERGROTH et LINDROTH-H); KARELIA ONEGENSIS: Tiudie (BRENNER-H); ARCHANGELSK: Prov. Archangelsk (-LE), Lobotskij (KIHLMAN-H); TERRA MAGNA SAMOJEDORUM: (-H); Insel Kolgudjew (POHLE-LE); Halbinsel Kanin, Kap Mikulkin (POPPIUS-H), Fl. Lasarika (POPPIUS-H); ad ostia Petschorae (TOLMATSCHEW-C; SCHRANK-RO); Bolschesemelskaja Tundra (TOLMATSCHEW-LE); URAL: Montes septentrionales (SOTSCHAWA-C); POLAR-URAL: Bass. r. Sini. Werchowaja (SOTSCHAWA-LE); Bass. r. Sobi. (GORODKOW-LE); SIBIRIEN: Jenissei, Tschor-

<sup>24</sup> Gekürzt; vgl. CASPER (1962 a).

<sup>25</sup> Gekürzt; vgl. CASPER (1962).

naja ostrov (STAHLBERG-H); Irkutsk, Nilowa Pustyn (KOMAROW-C, PRC, H); in montibus baicalo-sajanensibus (MEYER-LAU); in alpe Nuchudaban (TURCZANINOV-LAU, LE); ESTLAND: Ösel, Käschi, Widoberg (LACKSCHEWITZ-LD; KLINGE-LE; MARKLUND-H); Saaremaa (LINKOLA-H); LIVLAND: Dorpat (WILLKOMM-C; herb. LEDEBOUR-LE, C, H), Techelfer (BUNGE-H); SUBKARPATIKA: Svidovec Dragobratu (DEYL-PRC); Corna Hora, Pietrosa (DEYL-PRC).

Spanien: HUESCA: Pto. de Benasque, Artiga de Siella (nr. 115227-MA); Bielsa, Morro de Cibdadez (nr. 115228-MA).

Frankreich: HAUTES PYRÉNÉES: Haute Vallée du Barada (CHOUARD-TL); Gavarnie (BORDÈRE-TL; SCHUCHARDT-S; SAINT YVES-LAU); Astazou (SAINT YVES-LAU); HAUTE GARONNE: Bagnères de Luchon, Lac d'Esquierry (herb. FOURCADE-TL); PYRÉNÉES ORIENTALES: Eyne (herb. CONILL-TL); AIN: Sothonod (BRUNARD-G); ISÈRE: Saint-Ange (GUIGUET-LD, CLF); HAUTE SAVOIE: Novel (herb. KOHLER-G); Dent d'Oche (DAHLSTEDT-S), Cornettes de Bise (d'ALLEIZETTE-CLF); Brizon (TIMOTHÉE-LD, RO); SAVOIE: Petit St. Bernard (CORTEY-TL); Mt. du Chat (SAINT LAGER-L); Mont Joigny, Chambéry (PARIS-M; -TL); St.-Sorlin-D'Arves (DIDIER-TL); HAUTES ALPES: Le Lautaret (d'ALLEIZETTE-CLF; ABBÉ FAURE-TL), Roche-Noire (ROTHMALER-GFW), Combe-Noire (ARVET-T, CHABOISSEAU, FAURE-PAD); Val Queyras, Lac de l'Ecourgeou (MÜLLER et SCHÜEPP-ZT); ALPES MARI-TIMES: Umgebung von Cannes (?) (HEILMANN-BPU).

Schweiz: NEUCHÂTEL: Derrière-Trémont (TRIPET-RO); VAUD: Col d'Arnon (herb. FAVRAT-ZT); Chalêt de la Dôle (TILLION-LAU; DUCOMMUN-LAU); Vevey, Chemin de l'Alliaz (herb. MURET-LAU); FRIBOURG: Barrage (herb. BURCKNECHT-LAU); Charmey (herb. BERTHOLET-LAU); VALAIS: Zermatt (WILCZEK-LAU; -BIRM); Furka (JEANJAQUET-ZT); BERN: Habkernthal (COAZ-ZT); Kienthal (herb. ROMIEUX-G); LUZERN: Luzern (herb. ROTH-GOET); Pilatus (herb. JACOB-LAU; W<sup>2</sup>-AMD); ZÜRICH: Zürich (LEHMANN-GOET); Albiskette (RIKLI-ZT), Küsnacht, Itznach (KELB-ZT); SCHWIZ: Sihltal, Studen (DÜGGELI-ZT); URI: Andermatt (COAZ-ZT); THURGAU: Immenberg (NAEGELI-ZT); APPENZEL: Säntis (herb. NEUBURGER-IMHOF-ZT; KOLLER-ZT); zwischen Weißbad und der Ebenalp (F. KOCH-JE); ST. GALLEN: Toggenburg (RIKLI-ZT); WALENSEE, Mühlehorn (SCHELLENBERG-M); GLARUS: Glarus (HEER-ZT); Gemeinde Sol (COAZ-ZT); GRAUBÜNDEN: Val Rusein (HAGER-ZT); Vals (COAZ-ZT); TESSIN: Gotthard (JÄGGI-ZT); Monte Generoso, Bellavistaweg (WALO KOCH-ZT).

Liechtenstein: Vaduz, Wildschloß Tobel (v. BECK-PRC).

Deutschland: SCHWABEN: Allgäu, Schlappolt (VOLLMANN-M); Schwabmünchen, Gennach (PAUL-M); Lechfeld, Hernig (PETER-GOET), Schmulterthal (herb. HOLLER-M); Memmingen, Benninger Ried (NORDHAGEN-BG); NIEDERBAYERN: Saal a. d. Donau, Sippenauer Moor (RIEGER-M; FÜRNOHR-M); OBERBAYERN: Lechfeld, Lechhausen (MAYER-M), Derching (v. HENLE-M), Augsburg, Meringer Lechfeld (HOLLER-M; v. HENLE-M); Dachauer Moor, Ratsfeld (WEISENBECK-M); Wimbachtal (SCHMIDT-M).

Tschechoslowakei: SLOWAKEI: Malá Fatra, Suchý (KRIST-BRNU), Terchová (SUZA-BRNU); Fatra Choč, Choč (PAX-BPU); HAZSLINSKY-BPU; KOCIAN-PRC); Vysoké Tatry, Drechslerhäuschen (FILARCSKY-BPU), Lejtok, Tokarna (SIMONKAI-BPU); Nízke Tatry, Dumbier (DOMIN-PRC), Tatranské Kerlina (KAPLAN-BRNU); Slovenský raj, údolí Kiesel (BRYM-PRC), Dobšiná, údolí Ztracená (DOSTAL et NOVAK-PRC).

Österreich: VORARLBERG: Feldkirch, Amerlügen (SCHÖNACH-LD); Hohe Kugel (KOCH-ZT); TIROL: Achensee (PAESKE-GOET); Rattenberg (WOYNAR-LD); Innsbruck (KERNER-TL); Gschnitztal, Trins (WETTSTEIN-PRC); SALZBURG: Salzburger Alpen (BARTLING-GOET); Kapuzinerberg (HOPPE et HORNSCH.-M; HOPPE-S); OBERÖSTERREICH: Hinterstoder (NIEDEREDER-BRNU); Leonstein (RAUSCHER-LD); Rax-Alpe (KOCH, ERNST-S); Moosbrunn (WOŁOCZCZAK-PRC); STEIERMARK: Speikkogel (VOCKE-GOET); Frohnleiten (ALEXANDER?-LD); KÄRNTEN: Mölltal (KOHLMAYR-LF); Windische Höhe (MALY-SARA); Dobratsch (v. BECK-PRC; ROTKY-PRC).

Italien: PIEMONTE: Aostatal, Courmayeur (FERRARI-RO); Val Sesia, Alagna (PICCONE-PAD); LOMBARDIA: Varenna, Moncodeno (GESTRO-PAD); Como, Lecco, Valle di Boazzo (WILCZEK et DUTOIT-LAU); Alpi Bergamasche, Pane de la Crocetta (WILCZEK-LAU); VENEZIA TRIDENTINA: Flora Tridentina (FRATRES PERINI-PI); Ortlergruppe, Sulden (v. STERNECK-PRC); Alpi Ledro (FOLETTI-PAD), Val di Lorina, Fortezza d'Ampola (O. et E. BEHR-BRNU); Monte Baldo, Altissimo (RICHTER-BPU); Schlem (WALL-S); Val Fanes (CAMPANINI-PAD; ZENARI-PAD); VENEZIA EUGANEI: Mt. Grappa, Summano (SPERANZI-PAD), Portole (herb. SPERANZI-PAD); Vette di Feltre (BIZZORELO-LD); Dreizinnen, Lavaredo (FIETTA-PAD); San Pietro al Natison (BISSON-PAD); Valle Otem, Pian d'Otem (CAMPANINI et VACCARI-PAD).

Polen: TATRA: Dolina za Bramka (DOMANIEWSKA, WALAS et WASZKIEWICZOWNA-LE; KIRSTLEINOWA et STECKI-BRNU); Giewont (HUSTICH-H), zwischen Giewont und Kondraczkas (PAX-BPU); Vallis „Braty Petol“ (WIGLEW-S).

Ungarn: BALATON: Lesencetomay (STIEBER-BPU; PON?-BPU; JAVORKA-BPU); Tapolcza, Billege (JAVORKA-BPU).

Rumänien: RODNAER GEBIRGE: Borsa, Verfu Pietroszu (PAX-BPU); Alpe Petrosa (VAGNER-BPU); Piatra Rei (KRIST-BRNU); BUKOWINA: Rareu (PAX-BPU); MONTE CEAHLAU: Cacumine Toaca (DOMIN et KRAJINA-PRC); TRANSILVANIEN: (SCHUR-GOET; BAUMGARTEN-P); Schuller (THAISS-BPU); Bucegi (FILARCSKY et MOESZ-BPU), Sinaia Kasa Pestera (DOMIN et KRAJINA-PRC).

Jugoslawien: SLOWENIEN: Dragatal (DOLSACK-BRNU); Bled (LENANDER-S); Boh, Jezero Savica (LENANDER-S); Laibach, Franzdorf (herb. BASTERN-ZT; MULLEY-TL), Iskaschlucht (MULLEY-LE); Idria (FREYN-PRC); KROATIEN: Ogulin, Klek (SIMONKAI et THAI-BPU), Modrus, Sneznik (SIMONKAI-BPU).

Indien: KUMAON: Ralam (STRACHEY & WINTERBOTTOM-BR).

Nepal: Manangbhot, Naur Khola, SW des Kang Guru (LOBBICHLER nr. 107-M); SIKKIM: (HOOKER-P); Dagadi Khola (STAIN-TON et al. nr. 3110-BH).

Tibet: Tangunulla (YOUNGHUSBAND-VT).

C h i n a: SZECHUAN: Muli kingdom (Rock nr. 5586-P), Mt. Mitzuga (Rock nr. 24039-F 742583, UC 516470), Muli mountains (FORREST-UC 253032); Sungpan Hsien (FANG-P); Chiu-Lung-Hsien territ., Yalung River (Rock nr. 17437-C, MO 1030062, VC 493794); YÜNNAN: (BONATI-CLF); between Likiang and Jung-Ning (Rock-BR); Sung-kwe pass S of Likiang (Rock nr. 25191-UC 516471); Lichiang Range (FORREST nr. 10261-UC 230793); mountains above Tseku and Tschchung (Rock nr. 9149-UC 262007); Mt. Dyinaloko, Likiang Snow Range (Rock nr. 10412-UC 262006); streams on the Chienschuan-Mekong divide (FORREST nr. 23066-UC 253081); SCHENSI: Thae-pei-San (GIRALDI nr. 4302-UC 387682).

*P. alpina* L. ist von allen anderen Arten der Gattung in Europa gut geschieden. Die verhältnismäßig kleine, weiße Blüte, der kurze, konisch-stumpfe, von der Kronröhre mehr oder weniger spitzwinkelig weggebogene, orangegelbe bis grünliche Sporn, die fast kahlen Blütenstiele und Kelche, die strangförmigen, langen, gelbbraunen Adventivwurzeln, die auffallend ungleiche Ausbildung der Lappen der Kronunterlippe sowie die eilänglich-zugespitzten, den Kelch wenigstens um das Doppelte überragenden Früchte sind so eigentümliche, bei keiner anderen europäischen Sippe wiederkehrende Merkmale, daß kein Zweifel über die isolierte Stellung der Art bestehen kann. Es ist deshalb auch leicht verständlich, daß am Artrecht der Sippe nie ernsthaft gezweifelt worden ist.

Nächstverwandt mit ihr ist die im östlichen arktischen Sibirien heimische, bislang wenig bekannte und beachtete *P. variegata*. Im Bau der Krone, der durch die Betonung des Mittellappens der Kronunterlippe auffällt, in der gelblich-weißen, hier mit blauviolett kombinierten Grundfarbe der Blüte stimmt sie mit *P. alpina* überein. Allerdings ist sie durch die rundlich-spateligen Blätter, durch die außerordentlich starke drüsige Behaarung von Blütenstiel und Kelch, durch die kleinen, keuligen Früchte so gut charakterisiert, daß sie schon sehr früh als eigene Art erkannt und mit *P. alpina* nur selten verwechselt worden ist.

Auch *P. ramosa* aus Japan gehört in diesen Formenkreis. Die verzweigten Blütenstiele, denen sie ihren Namen verdankt, sind ihr augenfälligstes Merkmal. Im Bau der Blüte stimmt sie weitgehend mit *P. variegata* überein.

Von den mit ihr in den Alpen gemeinsam vorkommenden Arten *P. vulgaris* und *P. leptoceras* unterscheidet sich *P. alpina* im blühenden Zustande durch ihre weiße Blütenfarbe sehr deutlich. Im Fruchtzustande läßt sie sich durch die langen, den Kelch weit überragenden Früchte leicht erkennen, und im vegetativen Zustande dienen die strangförmigen, gelbbraunen Wurzeln als eindeutiges diagnostisches Merkmal.

Die Variabilität der Art ist außerordentlich gering. Zwar sind Größenunterschiede zwischen den montanen und alpinen Formen einerseits, den nord- und südalpinen Sippen andererseits nicht zu leugnen, zweifellos werden in hochalpinen Lagen sowie in den arktischen Gebieten wenigstenglige Exemplare in größerer Zahl angetroffen als im montanen bis subalpinen Bereich, doch sind diese Unterschiede nicht tiefgreifend und führen niemals zu einer konstanten Strukturveränderung. Es ist versucht worden, auf Grund der Anzahl der Blütenstiele pro Pflanze Sippen auszugliedern (LEDEBOUR 1822, BEAUVERD 1905, 1911), aber die Autoren haben dabei nicht beachtet, daß sich ältere vieljährige Pflanzen von jüngeren gerade dadurch unterscheiden, daß die älteren Exemplare meist vielstenglig sind — in Extremfällen können bis zu 13 Blütenstiele pro Pflanze gezählt werden — und daß es infolge der außerordentlich starken Gemmenbildung oft zu einer „Verfilzung“ der Wurzeln der Tochter- und Elternpflanzen kommt, so daß eine Vielstengligkeit vorgetäuscht wird, die in Wirklichkeit gar nicht vorhanden ist.

Ebenfalls eine Variabilität phaenotypischer Art ist in der Ausbildung des Kelches zu beobachten. Die Kelchoberlippe ist im Normalfalle dreizählig, aber auch zweizählig, ja sogar das völlige Fehlen jeder Ausgliederung von Zähnen kommt vor. Die Zähne können dreieckig-spitz, dreieckig-stumpf oder abgerundet sein. Meist sind sie untereinander alle gleich. In Einzelfällen aber ist der Mittelzipfel größer als die Seitenzipfel, in anderen Fällen verhält es sich gerade umgekehrt: Die Seitenzipfel sind etwas länger als der Mittelzipfel. Es ist aber nicht möglich, auf der Grundlage dieser zufälligen und richtungslosen Abänderungen, die an einer Pflanze beobachtet werden können (KUPFFER 1925), eine Gliederung der Art vorzunehmen, wie das in der Vergangenheit mehrfach versucht worden ist (LEDEBOUR in SCHULTES 1822, REICHENBACH 1823).

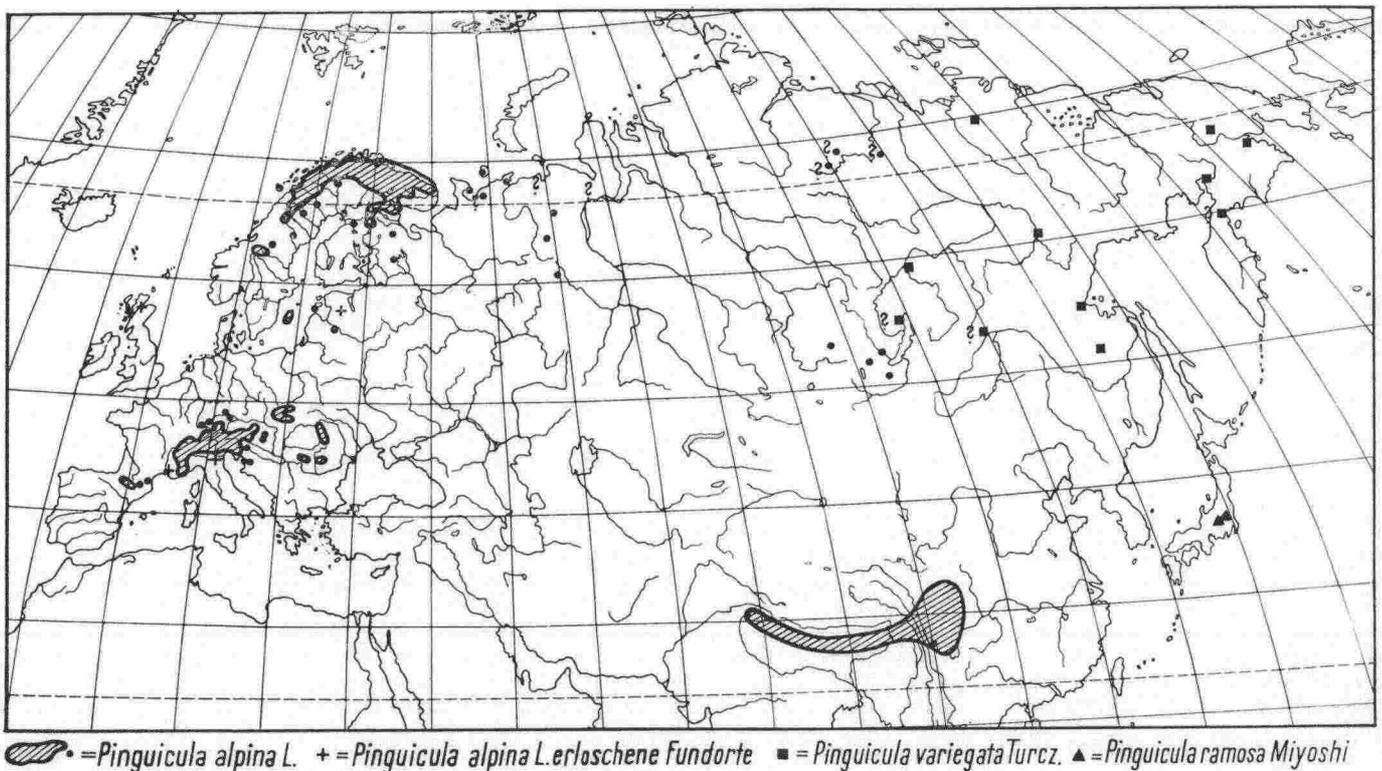
Sehr heftig ist über den systematischen Wert der gelben Schlundflecken diskutiert worden. Die gelben Makel an der Basis des Mittellappens der Kronunterlippe treten bald in Ein-, bald in Zweizahl auf, bald

fließen die beiden Flecken mehr oder weniger zu einem zusammen. Der Mittellappen der Kronunterlippe kann an seinem Vorderrande bald abgerundet, bald fast gestutzt, bald flach ausgerandet, er kann länger als breit oder aber breiter als lang sein.

Über die verwickelte nomenklatorische Geschichte der Art und ihrer „Untersippen“ unterrichtet ausführlich CASPER (1962 a). In diesem Zusammenhang wird auch das Problem der blauviolett blühenden *alpina*-Sippen erörtert, wobei lediglich nachzutragen bleibt, daß solche Formen auch in China beobachtet worden sind (Rock nr. 24039).

Daß *P. norica* BECK (1912) eine *alpina*-Form mit sehr kurzem Sporn und blauvioletter Blüte sei, wie ERNST (1961) meint, möchte ich bezweifeln. Ich halte sie für eine abnorme *P. vulgaris* (siehe S. 174).

Wie die Belege erweisen, umfaßt das Areal der Art fast ganz Eurasien: Es ist rein altweltlich (Abb. 34, S. 125). Anderslautende Angaben (z. B. GRAY 1886: Labrador; STEINBERG 1958: N-Am.) sind falsch.



● = *Pinguicula alpina* L. + = *Pinguicula alpina* L. erloschene Fundorte ■ = *Pinguicula variegata* Turcz. ▲ = *Pinguicula ramosa* Miyoshi

Abb. 34. Areale von *P. alpina*, *P. variegata* und *P. ramosa*.

In Europa lassen sich zwei Verbreitungsschwerpunkte deutlich erkennen. Einmal ist *P. alpina* im arktischen und subarktischen Bereiche Fennoskandiens sehr häufig. Ein relativ geschlossenes Verbreitungsgebiet erstreckt sich vom Nordkap bis Herjedalen einerseits und von der Kola-Halbinsel bis zum Onega-See andererseits. Ihm vorgelagert sind die Arealinseln auf Gotland und Oesel, in Liv- und Kurland. Zum anderen ist die Art charakteristisch für den gesamten Alpenzug von den Seealpen an der französischen Riviera bis zum Wiener Schneeberg. Nicht direkt mit ihm verbunden sind die Standorte im Jura des Kantons Neuchatel, in Baden bei Salem, in Schwaben bei Memmingen, Wurzach und Schussenried, in Niederbayern bei Buxheim und Saal an der Donau, im südlichen Wiener Becken, im nördlichen Burgenland und im Bakonyer Wald westlich des Plattensees sowie die kroatischen Fundorte bei Modrus und auf dem Ogulin. Das Vorkommen in den Colli Euganei westlich Padua muß als erloschen gelten. Sehr fraglich und unbestätigt sind die Angaben BALDACCIS (1891) aus Epirus und Montenegro. Sie dürften sich auf *P. balcanica* beziehen.

In Schottland scheint *B. alpina* ausgestorben zu sein (siehe aber BENNETT 1923); die Angaben aus Island (z. B. MOHR 1786, LINDSAY 1861, BABINGTON 1874, HAYEK in HEGI 1915) sind nicht bestätigt worden (GRÖNTVED 1942). Die Westgrenze ihrer Verbreitung erreicht die Art in den Zentralpyrenäen, wo sie allerdings recht selten ist. Angaben aus Asturien (COLMEIRO 1888) sind zweifelhaft.

Im Osten schließen sich die Vorkommen im Karpatenzug eng an das alpine Areal an. Offensichtlich ist die Art hier schon nicht mehr so häufig wie in den Alpen. Angaben aus dem Böhmerwald (z. B. POHL 1810) und aus den Sudeten (Riesengebirge; SCHRADER 1806) sind nie bestätigt worden.

Den Zusammenhang mit dem zentralasiatischen Teilareal vermittelt das zerstreute Vorkommen der Art von der Ostküste des Weißen Meeres an über die Tundragebiete des Samojedenlandes, über die nördlichen Bergzüge des Ural bis nach Jakutien hinein. CHAMISSO (1830) zitiert sie noch von der Beringstraße unter 58° N, doch dürfte hier eine Verwechslung mit *P. variegata* vorliegen. In Zentralasien besiedelt die Sippe die Gebirge östlich des Jenissei bis zum Baikalsee (Sajangebirge) und den gesamten Himalaja-Zug sowie die chinesischen Gebirge Szechuans und Yünnans. Auch in der Provinz Schensi ist sie gefunden worden. Im Altai und Tien-Schan ist die Art bisher nicht nachgewiesen worden. Ebenso fehlt sie dem Kaukasus (GROSSHEIM 1934).

Schon ENGLER (1879—1882) nahm an, daß die Hochgebirge Ostasiens die Heimat von *P. alpina* wären. Eine Betrachtung des heutigen Gesamtareals macht diese Aussage sehr wahrscheinlich. Sicher steht die Einwanderung in die westlichen Räume mit den Eiszeiten in direktem Zusammenhang, wobei angenommen werden muß, daß die Sippe bereits sehr frühzeitig in Europa eintraf, da sie sogar bis in die Pyrenäen vordringen konnte. Selbstverständlich ist das heutige Areal nacheiszeitlicher Prägung. Dafür sprechen vor allem die Reliktvorkommen in den Arealinseln Gotland, Oesel, Liv- und Kurland, im Wiener Becken und am Plattensee sowie in Oberbayern. Zwar muß für einen Teil der Standorte im Voralpengebiet auch die Möglichkeit eingeräumt werden, daß die Samen mit den Alpenflüssen herabgeschwemmt wurden und auf diese Weise Neueinwanderungen der Art zustande gekommen sind (PROBST 1949), doch gilt das sicher nicht für die Fundorte auf Oesel, im Baltikum, in den Donauauen bei Saal und in den Sumpfwiesen westlich des Plattensees. Diese tragen eindeutig Reliktcharakter und weisen auf eine viel weitere Verbreitung der Sippe in kälteren Zeiten hin. Als Wanderweg kommt nur eine nördliche Route in Frage, da der Kaukasus von *P. alpina* nicht besiedelt worden ist. Die Besiedlung Gotlands ist sicherlich auch erst nach dem Ende der Eiszeiten vom Ostbaltikum her erfolgt (TURESSON 1927, FAEGRI 1940, ARWIDSSON 1943, SELANDER 1950 a).

Der eben skizzierte altweltlich arktisch-alpine Charakter des Areals steht in der Gattung völlig isoliert da. Während *P. vulgaris* eine typisch amphi-atlantische Verbreitung mit der Ostgrenze am Baikalsee hat, haben die anderen europäischen Arten mit Ausnahme der zirkumpolaren *P. villosa* engbegrenzte west- bzw. südeuropäische Areale. Wir können mit einiger Sicherheit annehmen, daß die östliche Einstrahlung von *P. alpina* auf den Beginn des Eiszeitalters zurückgeht, daß aber die Aufsplitterung des Areals in seine heutigen Teilareale die Folge von Klimaänderungen der Zwischen- und der Nacheiszeiten und offenbar heute noch nicht abgeschlossen ist — die Vorkommen in den baltischen Provinzen sind in unaufhaltsamer Regression begriffen, das klassische Vorkommen bei Dorpat ist erloschen.

*P. alpina* ist ein charakteristischer Bestandteil der Rieselfluren und Quellmoore der subalpinen Stufe sowie der Steinrasen der alpinen Stufe. Die höchstgelegenen Standorte befinden sich in Felsritzen. Sie bewohnt sickerfeuchte oder nasse, überrieselte, oft lückige, basenreiche, kalkhaltige, aber auch kalkfreie, mild-humose, tuffige Steinböden oder Sumpfhumböden. In den Alpen steigt sie bis etwa 2600 m auf (Arosener Weißhorn), im Himalaja ist sie noch in 4100 m Höhe (Naur Khola, SW des Kang Guru) blühend angetroffen worden. Im Voralpenbereich steigt sie in einigen Fällen in die Ebene hinab, so z. B. bei Saal an der Donau (370 m), bei Tschernutsch und Jeschitza an der Save (300 m), bei Moosbrunn südlich Wien (180 m) und im Lesencetomajer Moorgebiet (115—140 m). Diese Standorte sind charakterisiert durch ständig fließendes, kaltes Wasser; oft liegen sie direkt im Bereich unterirdischer Kaltwasserströme, die von den Bergen herabkommen (Moosbrunn bei Wien), oder frischer Quellen (Lesencetomaj). Auf der Kanin-Halbinsel besiedelt *P. alpina* flache Uferanschwemmungen, die den kleinen Schwankungen des Mittelwasserstandes unterworfen sind und sich nach Regen unter Wasser befinden (POHLE 1903).

In den Hochlagen ist die Art häufig im Seslerion coeruleae-Verband (Caricetum firmae) und in ähnlichen frischen Kalkrasen-Gesellschaften. Als Begleitpflanzen sind besonders zu nennen: *Carex firma* Host, *Polygonum viviparum* L., *Helianthemum alpestre* (JACQ.) DC., *Dryas octopetala* L., *Pedicularis rostrato-capitata* CR. In den tieferen Lagen tritt sie meist disjunkt in Eriophorion latifolii- (Schoenetum praealpinum) oder in Cratoneurion commutati-Gesellschaften (Eucladio-Pinguiculetum alpinae) auf. Hier wird sie u. a. begleitet von *Schoenus nigricans* L., *Schoenus ferrugineus* L., *Epipactis palustris* L., *Cochlearia officinalis* L., *Pinguicula vulgaris* L., *Primula farinosa* L., *Tofieldia calyculata* (L.) WAHLENB., *Parnassia palustris* L., *Molinia coerulea* (L.) MOENCH, *Cratoneurum commutatum* (HEDW.) ROTH, *Drepanocladus vernicosus* (LINDB.) WARNST.

Die Pflanze überwintert mit zwiebelartiger Endknospe, in deren Innerem sich die Anlagen für die Rosettenblätter des nächsten Jahres finden. In den Achseln der obersten Laubblätter bilden sich häufig kleine, etwa 3 mm lange Brutzwiebelchen, die der vegetativen Vermehrung dienen. Im arktischen Teilareal scheint die vegetative Vermehrung zu fehlen (SÖYRINKI 1938). Samenreife tritt regelmäßig ein. Die Blühreife wird erst nach mehreren Jahren erreicht. Die Bestäubung der schwach proterogynen Blüten wird durch Fliegen vermittelt. Der Sporn ist honiglos. Oft werden die Blüten, besonders die Antheren, von *Ustilago pingvicularae* ROSTRUP befallen. Selbstbestäubung ist möglich.

Die Chromosomenzahl von *P. alpina* beträgt  $n = 16$ , die der nächsten Verwandten *P. variegata* ist unbekannt. Die fennoskandischen Formen von Abisko (LÖVE, A. & D., 1944) unterscheiden sich dabei von den alpinen Typen vom Col du Lautaret (DOULAT 1947), von der Raxalpe und von Moosbrunn (Eigenzählungen) nicht, so daß die Vermutungen ARWIDSSON's (1938) nicht bestätigt werden konnten. Auch hinsichtlich der Chromosomenzahl verhalten sich fennoskandische wie alpinische Sippen in gleicher Weise!

*P. alpina* ist eine klar umrissene Sippe von relativ hohem Alter und großer Merkmalskonstanz, die ihren Ursprung einem Formenkreise verdankt, dessen Entwicklungszentrum in den Gebirgen Zentral- bzw. Ostasiens zu suchen ist. Engere verwandtschaftliche Beziehungen zu den übrigen europäischen Arten bestehen nicht.

Ser. *Variiegatae* CASPER in Bot. Jb. 82 (1963) 335

Scapi dense glandulosi; lobus intermedius labii inferi corollae in parte media cum palato.

Typusart: *P. variegata* TURCZ.

Zwei ostasiatische Sippen; unzureichend bekannt.

28. *P. variegata* TURCZ. in Bull. Soc. nat. Mosc. (1840) 77

Perennis. Rhizoma simplex breve, radicibus adventitiis numerosis filiformibus. Folia 3—7 radicalia rosulata integerrima subspathulata petiolo erecto margine longe ciliato lamina  $\pm$  orbiculata margine parum involuta superne glanduloso-viscosa glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis modice dense vestita 6—9 mm longa 5—7 mm lata (petiolo  $\pm$  5 mm longo excluso) virentia. Hibernacula. Pedicellus solitarius erectus glandulis stipitatis apicem versus dense obsitus (45) 70—90 (130) mm altus uniflorus. Flores parvi (8) 10—12 (17) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis  $\pm$  dense obsitus; labium superum profunde trilaciniatum laciniis ovatis obtusis vel acutiusculis; labium inferum bipartitum laciniis usque ad  $\frac{1}{2}$  longitudinis connatis, plus minusve divergentibus elliptico-obtusis vel late obovatis. Corolla bilabiata variegata: albida-caerulea-lutea violaceo-striata; labium superum bilobum lobis ovato-oblongis; labium inferum trilobum albidum lobis inaequalibus intermedio subquadrato apice rotundato-truncato basi angustato lateralibus latissime ovatis multo maiore cum palato vesiculoso. Tubus brevis conicus infundibuliformiter dilatatus violaceo-striatus pilosus pilis cylindrico-ciliatis. Calcar breve conicum rectum luteum 2—4 mm longum tubo limboque corollae multo brevius. Stamina  $\pm$  2 mm longa; antherae reniformes. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis modice dense obsitum. Stigma bilabiatum labio infero maximo orbiculato margine fimbriato. Capsula obovoideo-retusa 2—3,5 mm longa 1,5—2 mm lata calycem multum superans. Semina scobiformia.

Chromosomata ignota.

Floret VI—VII.

Holotypus: Inter Aldan et Alach-Jun. (TURCZANINOV-! LE).

Hab. in sphagnetis Sibiriae septentrionali-orientalis; ab regione Transbaicalensi usque ad Terram Tschuktschorum et Amur fluminem dispersa.

Syn.:<sup>26</sup> *P. glandulosa* TRAUTVETTER & MEYER, Flor. Ochot. Phaen. in MIDDENDORF, Reise in den äuß. Nord. u. Ost. Sib. I, Th. 2, Botanik (1856) 65 — *P. macroceras* KOMAROV, Fl. Penins. Kamtschatka III (1930) 93, pr. p.!

Icon.: TRAUTVETTER & MEYER, Fl. Ochot. Phaen. (1856), t. 31 — CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 17, fig. 6.

Icon. nostr.: Abb. 6, Fig. 7, S. 21 (pili); Abb. 32, Fig. 8, S. 109 (flos).

Tab. distr. geogr.: CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 47, Abb. 11.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 34, S. 125.

#### Specimina visa:

Sibirien: Sadaikalsk. obl. Bagrusinsk (KOROTKIN et LEBEDEWA nr. 467-LE).

Ostsibirien: am Flusse Witim (POLJAKOW-LE); Inter Aldan et Alach-Jun. (TURCZANINOV-LE, LAU, H — Cotypen); Inter Jakutiam et Ochoti (TURCZANINOV-G).

Nordostsibirien: Gebiet Tomponsk, Jakutien (KILDJUSCHEWSKI-LE); Tschuktschen-Halbinsel, brachium fl. Anadyr (MAYDEL-LE), Anadyr-Bay, Tineimyt Mountain (JOCHELSON-S), Flumen Peshina in mare Orotensem influens (GORODKOV et TICHOMIROV-S).

Provinz Amur: Dusse-Alin, Wisokogorn (SOTSCHAWA-LE).

*P. variegata* ist ein wenig gesammelter und daher auch noch ungenügend bekannter Endemit des nordöstlichen Sibirien (Abb. 34, S. 125). Durch ihre relativ kleinen, weiß-blau-gelben, blauviolett gestreiften Blüten, deren Schlund und Sporn gelb gefärbt sind, durch die fast spatelförmigen, vorn kreisförmig abgerundeten Blätter, durch den im Vergleich mit den Seitenlappen stark vergrößerten Mittellappen der Kronunterlippe und durch die außerordentlich dichte drüsige Behaarung von Blütenstiel und Kelch ist die Sippe hinreichend charakterisiert. Aus Bau und Farbe der Blüte geht ihre nahe Verwandtschaft mit *P. alpina* hervor. Aber auch mit *P. ramosa* besitzt sie viele Gemeinsamkeiten. DE CANDOLLE (1844) und HERDER (1871/72) haben darauf hingewiesen, daß *P. variegata* gleichsam die Mitte zwischen *P. alpina* und *P. villosa*, von der sie durch Blattform, Behaarung des Blütenstiels und Farbe der Blüte unterschieden ist, halte. Infolge dieser Ähnlichkeiten ist *P. variegata* oft verkannt und mit *P. alpina* oder *P. villosa* verwechselt worden.

Leider liegen die nomenklatorischen Verhältnisse nicht völlig offen zutage. Sicher ist, daß die unter dem Namen *P. glandulosa* TRAUTV. et MEY. bekannte Sippe von der Mündung der Uda mit *P. variegata* gleichzusetzen ist, obgleich HERDER (1871/72) sie zu *P. alpina* zieht. Die sehr gute Abbildung und die außerordentlich genaue Beschreibung der *P. glandulosa* in der Fl. Ochot. (1856, t. 31) lassen gar keinen Zweifel aufkommen: Sie stimmen mit den Original Exemplaren TURCZANINOV's gänzlich überein. Da TURCZANINOV seine *P. variegata* bereits 1840 gültig veröffentlicht hat, gebührt diesem Namen die Priorität.

Fraglich bleibt, was LEDEBOUR unter seiner *P. spathulata* verstanden hat (1815). LEDEBOUR's Diagnose hilft nicht viel weiter. Sie zeigt, was die Blüte anbetrifft, Anklänge an *P. alpina*, was Behaarung und Blattform angeht, Übereinstimmungen mit *P. variegata*. Völlig unverständlich ist sein Hinweis auf die Ähnlichkeit mit *P. lutea* WALT. Leider habe ich sein Original exemplar nicht gesehen. HERDER (1871/72), der die Originalpflanze LEDEBOUR's studiert hat, will sie jedenfalls mit *P. alpina* vereinen. GLEHN (1876) dagegen hält *P. spathulata* lediglich für eine Form der *P. variegata*. Solange das Original LEDEBOUR's nicht zugänglich ist, müssen wir uns an dessen Meinung selbst halten: „ab antecedente (i. e. *P. variegata* TURCZ.) diversissima“ (LEDEBOUR 1847/49). ERNST's (1961) Auffassung deckt sich völlig mit meiner Darstellung. Die Bearbeitung der Gruppe durch STEINBERG (Flora URSS XXIII, 1958: 118—122), die mir bei Abfassung der „Revision“ nicht vorlag, ist fehlerhaft und ganz ungenügend.

Ebenfalls verfehlt ist das Vorgehen KOMAROV's (1930), der *P. glandulosa* in die Synonymie von *P. macroceras* verweist.

<sup>26</sup> Gekürzt; vgl. CASPER (1962 a).

29. *P. ramosa* MIYOSHI ex YATABÉ in Bot. Mag. Tokyo 4 (1890) 1

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis numerosis filiformibus. Folia 5—6 radicalia rosulata petiolata circuitu orbiculato-spathulata vel elliptica apice rotundata margine involuta, superne glanduloso-viscosa laete viridia (8) 10—12 (15) mm longa 5—8 mm lata (petiolo excluso). Hibernacula. Pedicellus erectus dense glandulosus laete viridis saepe concaulescenter 2—3 ramosus (15) 30—60 (90) mm altus ramis unifloris. Flores parvi (7) 9—10 (11) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus dense glandulosus; labium superum profunde tripartitum lobis ovato-lanceolatis; labium inferum bipartitum lobis ovato-lanceolatis usque ad dimidium connatis plus minusve divergentibus. Corolla bilabiata alba; labium superum bilobum lobis ovato-rotundatis; labium inferum lobis inaequalibus intermedio lateralibus ligulato-rotundatis multo maiore apice profunde emarginato vel bilobo basi angustato cum palato vesiculoso. Tubus brevis albidus infundibuliformis dilatatus pilosus pilis subulatis retro conversis. Calcar breve conicum rectum luteum (1,5) 3—4 mm longum tertiam partem longitudinis tubi limbique corollae subaequans. Capsula obovoideo-retusa vel elliptica 2—4 mm longa 2—3 mm lata calycem multum superans. Semina scobiformia.

Chromosomata ignota.

Floret VI—VII.

Holotypus: Hondo, Mt. Koshin (MIYOSHI — non vidi).

Hab. Japonia, in montibus provinciae Shimotsuke insulae Hondo.

Icon.: MIYOSHI in Bot. Mag. Tokyo 4 (1890), nr. 43, t. 11 (sine flore) — MIYOSHI et MAKINO, Pocket-atlas of alpine plants of Japan 2 (1907), t. 41, Fig. 231 — MAKINO, Ill. Fl. Jap. (1924) 149 — MAKINO in J. Jap. Bot. 5 (1928) 40 — CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 17, Fig. 7.

Tab. distr. geogr.: CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 47, Abb. 11.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 34, S. 125.

**Specimina visa:**

Japan: HONDO: Nikko, Tochigi, Mt. Nantai (Y. OGURA-TI), Shimotsuke, Mt. Nyoho (Y. SATAKE-LAU; K. ZYOO-TL), Mt. Koshin (K. SEKURAI-H), Mt. Kostimso (-LD).

*P. ramosa* ist ein Endemit der japanischen Hauptinsel Hondo (Abb. 34, S. 125). Sie ist erst 1890 in den Bergen der Provinz Shimotsuke (Mt. Koshin) entdeckt worden. Deshalb ist es nicht verwunderlich, wenn unsere Kenntnisse von dieser eigentümlichen Sippe noch recht unbefriedigend sind.

Das mir vorliegende Material fällt durch die hochgradige Konkauleszenz der Blütenstiele auf, der die Sippe ihren Namen verdankt. Etwa  $\frac{2}{3}$  des aufgelegten Materials sind typisch zwei- bzw. drei„ästig“. Diese Erscheinung ist in der Gattung *Pinguicula* gar nicht so selten. Mir sind „*ramosa*-Typen“ bei *P. vulgaris* und *P. villosa* mehrfach begegnet.

Natürlich reicht das Merkmal der verzweigten Blütenstiele allein nicht aus, um der japanischen Sippe Artrecht zuzuschreiben. Ihr sind vor allem die kleinen, mehr oder weniger spatelförmig-elliptischen Blätter, die im Bau an *P. variegata* erinnernde Krone, deren Kronunterlippe einen außerordentlich großen Mittellappen besitzt, und die dichte Drüsenbehaarung von Blütenstiel und Kelch eigentümlich. Im Gegensatz zu *P. variegata*, deren Mittellappen der Kronunterlippe nur am Vorderrande eingedrückt ist, ist der von *P. ramosa* sehr tief ausgerandet, ja fast zwiegelappt, die Krone insgesamt gesehen kleiner, der Sporn etwas schlanker und länger, die Blütenstiele weniger drüsig.

ERNST (1961), der kein blühendes Material gesehen hat, hält *P. ramosa* für eine Form von *P. variegata*. Ich kann mich nicht zu dieser Auffassung bekennen. Zwar ist die Ähnlichkeit der beiden Sippen groß, doch sehe ich in den oben erwähnten Differentialmerkmalen im Verein mit der charakteristischen geographischen Verbreitung genügend artwertige Charaktere, die für die ursprüngliche Kategorisierung durch MIYOSHI (1890) sprechen. Künftige zytologische und palynologische Untersuchungen werden endgültig Aufschluß geben.

An meiner früher (CASPER 1962 a) geäußerten Vermutung eines Zusammenhanges zwischen *P. variegata* und *P. ramosa* mit *P. villosa* möchte ich nicht mehr festhalten. Morphologische Ähnlichkeiten sind ohne Zweifel vorhanden, dürften aber doch lediglich konvergenter Natur sein.

*P. ramosa* und *P. variegata* sind die „östlichen“ Vertreter des altweltlichen *Temnoceras*-Formenkreises, dessen Herkunft noch ziemlich unklar ist (siehe S. 67—68).

### Subgenus *Pinguicula*

CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 60

Herbae perennes foliis radicalibus rosulatis uniformibus vel biformibus rosulariter vel hibernaculis hibernantes; corolla distincte bilabiata lobis integerrimis purpurea vel caerulea vel rubra vel albida fere semper colore luteo distituta (excepto *P. villosa*); tubus distincte infundibuliformis longitudine diversissima sine palato pilosus pilis non in striis triabus ordinatis; calcar tubum subaequans vel superans cum tubo angulum distinctum non formans porrectum vel incurvatum.

Syn.: Sect. II. *Pionophyllum* Dc. Prodr. 8 (1844) 28, pr. p.!; ERNST in Bot. Jb. 80 (2) (1961) 153, pr. p.! — Subgen. *Pionophyllum* BARNHART in Mem. N. Y. Bot. Gard. 6 (1916) pr. p.!

Die artenreiche, auf die Nordhemisphäre beschränkte Untergattung zeichnet sich vornehmlich durch die deutlich zweilippige Krone mit ihren stets ganzrandigen Kronlappen aus. Im Kronenbereich herrschen blauviolette Farbtöne vor, rötliche und weiße treten gelegentlich dazu, gelbe dagegen — Ausnahme: *P. villosa* — nicht. Die Länge der trichterförmigen Kronröhre und des Sporns schwanken. Ein Gaumen fehlt. Die Röhrenhaare sind unregelmäßig angeordnet und treten oft weit auf die Innenflächen der Kronlappen über. Der Sporn ist in Richtung der Kronröhre ausgestreckt oder eingebogen, ohne daß er deutlich von ihr abgesetzt ist. Alle vier Wuchsformtypen sind — entsprechend der Verbreitung der Sippen — entwickelt.

#### 9. Sect. *Homophyllum*

CASPER in Bot. Jb. 82 (1963) 325

Folia uniformia rosulariter hibernantes; corolla bilabiata labio infero supero non multo maiore; tubus late infundibuliformis brevis; calcar brevissimum. Una species in Hispaniola (Cuba).

Eine endemische Art im zentralen Gebirgsstock Kubas mit tropisch-homophyllem Wuchsformtyp und breit-trichteriger, zweilippiger, sehr kurz gespornter Krone. Ziemlich isolierter Typ mit eindeutigen *Pinguicula*-Charakteren.

#### 30. *P. jackii* BARNH. in Addisonia 15 (1930) 61

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis filiformibus numerosis. Folia (5) 10—12 (16) radicalia rosulata integerrima obovata rotundata basin versus cuneatim angustata pallide luteo-viridia margine parum involuta superne glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis modice dense obsita (27) 35—50 (100) mm longa (18) 25—35 (50) mm lata. Hibernacula nulla. Pedicelli (1) 2—5 (6) erecti pallide viridis glandulis stipitatis disperse obsiti (40) 70—120 mm alti uniflori. Flores magni (21) 25—30 (40) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis disperse obsitus; labium superum usque ad basin trilobum lobis oblongis rotundatis  $\pm 3$  mm longis; labium inferum usque ad basin bilobum lobis ovalibus divergentibus. Corolla bilabiata obscure caerulea extus glandulis stipitatis disperse obsita; labium superum bilobum lobis oblongo-obovatis paulum longioribus quam latis; labium inferum supero non multum maius trilobum lobis oblongo-obovatis paulum longioribus quam latis basi pilis longis cylindricis obsitis. Tubus late infundibuliformis subduplo latior quam longus 7—11 mm longus 11—13 mm latus albida venis purpureis sine palato intus dense albido-pilosus pilis longis cylindricis vel subclavatis. Calcar subcylindricum breve obtusum 5—7 mm longum  $\pm 1$  mm crassum. Stamina  $\pm 2,5$  mm longa; pollen 5—6-colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis modice dense obsitum. Stigma bilabiatum labio infero obovato margine ciliato superne papilloso. Capsula ovoidea-oblonga  $\pm 5$  mm longa  $\pm 2$  mm lata. Semina scobiformia numerosa ellipsoidea  $\pm 0,75$  mm longa  $\pm 0,5$  mm lata verrucosa.

Chromosomata ignota.

Floret VIII—IV (V—VII?).

Holotypus: Cuba, province of Santa Clara, at Las Lagunas, on the face of perpendicular rock with north exposure, at above 2500 feet altitude, Dec. 5, 1928 (J. G. JACK nr. 6794 — non vidi).

Hab. in saxis calcareis deruptis humidis regionis temperatae Hispaniolae (Cuba); adhuc solum in montibus Trinidad inventa.

Icon.: BARNHART in Addisonia 15 (1930), t. 511.

Icon. nostr.: Abb. 5, Fig. 7, S. 20 (pili); Abb. 8, Fig. 1, S. 24 (flos); Taf. 7 (habitus).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 20, S. 52.

**Specimina visa:**

Cuba: Prov. Santa Clara, Trinidad Mountains, San Blas (BAILEY nr. 12443-BH, NY), San Blas — Buenos Aires (HOWART nr. 6451-C, S).

*P. jackii* nimmt innerhalb des Subgenus *Pinguicula* eine Schlüsselstellung ein. Die „dem Aussehen der Blüte nach ziemlich isolierte“ Art (ERNST 1961: 168) ist der einzige tropisch-homophylle Vertreter dieses Formenkreises, dem er sich seines Kronenbaus wegen zwanglos einordnet. Die breit trichterige Kronröhre, die zweilippige Blüte von *grandiflora*-Charakter und die Art und Weise der Behaarung des Tubus sprechen für die Zugehörigkeit zur *vulgaris*-Gruppe.

Leider ist die Sippe noch ziemlich unbekannt. Angaben über die Zahl der Chromosomen fehlen.

Ich halte *P. jackii* für einen sehr alten, wenn nicht den ältesten Typ des Formenkreises um *P. vulgaris*. Sie ist der Überrest eines tropisch-homophyllen neuweltlichen Komplexes des Subgenus *Pinguicula*.<sup>27</sup> Es ist zu wünschen, daß die schöne Art bald in Kultur genommen wird.

ERNST (1961) schied eine Varietät aus, deren Diagnose ich hier wiedergebe. Ich habe keine entsprechenden Belege gesehen.

var. *parviflora* ERNST in Bot. Jb. 80 (1961) 168 — Corolla 1,75 cm longa. Lacinae corollae circ. 0,5 cm longae. Calcar 0,5—0,75 cm longum, 2—2,5 mm crassum. Verbreitung: Cuba: Prov. Santa Clara.

#### 10. Sect. *Orcheosanthus*

A. DC. in DE CANDOLLE, Prodr. 8 (1844) 27

Folia biformia hibernaculis nullis; corolla ringens: profunde bilabiata lobis tubum multoties superantibus; tubus brevissimus late infundibuliformis; calcar longissimum tubum multoties superans.

Typusart: *P. moranensis* H. B. K.

Artengruppe des tropisch-heterophyllen Wuchsformtyps mit tief zweilippiger, nahezu fünfteilig erscheinender Krone, in der Unter- und Oberlippe oft in einer Ebene ausgebreitet sind. Die sehr kurze, breit-trichterige Kronröhre steht im Gegensatz zu dem sehr langen, dünnen Sporn. Arten der mexikanisch-zentralamerikanischen Tropen- bzw. Subtropengebirge.

\*

Dieser bereits von DE CANDOLLE (1844) gut umrissene Formenkreis ist das „enfant terrible“ der Gattung *Pinguicula*. Kaum jemand ist bisher in der Lage gewesen zu sagen, was unter den zahlreichen Nomina zu verstehen ist, die sich um „*P. caudata* SCHLECHT.“ scharen. FOURNIER (1873), SPRAGUE (1928), ERNST (1961) und MC VAUGH & MICKEL (1963) haben sich um dieses Problem — ohne durchschlagenden Erfolg freilich — bemüht, und ERNST (1961: 159) vermerkte resignierend: „Es muß die sichere Klärung dieser Artengruppe Untersuchungen an lebendem Material am Standort oder in Kultur vorbehalten bleiben.“

Die fraglichen Arten sind mit folgenden Nomina belegt worden: *P. moranensis* H. B. K. (1817), *P. macrophylla* H. B. K. (1817), *P. caudata* SCHLECHT. (1832), *P. orchidioides* A. DC. (1844), *P. oblongiloba* A. DC. (1844), *P. flos-mulionis* MORR. (1872), *P. bakeriana* SANDER (1881), *P. rosei* WATSON (1911), *P. sodalium* FOURN. (1873), *P. gypsicola* BRANDEGEE (1911), *P. purpusii* BRANDEGEE apud A. PURPUS (1912), *P. cyclosecta* CASPER (1963 a), *P. lateciliata* MC VAUGH & MICKEL (1963) und *P. colimensis* MC VAUGH & MICKEL (1963).

KUNTH (1817), der die ersten zwei Arten der „orchideenblütigen“ Fettkräuter auf Grund des HUMBOLDT-BONPLAND'schen Herbarmaterials beschrieb, und die meisten Botaniker nach ihm wußten nichts von dem regel-

<sup>27</sup> Zu erwägen wäre, ob *P. clivorum* zu *P. jackii* Beziehungen hat!

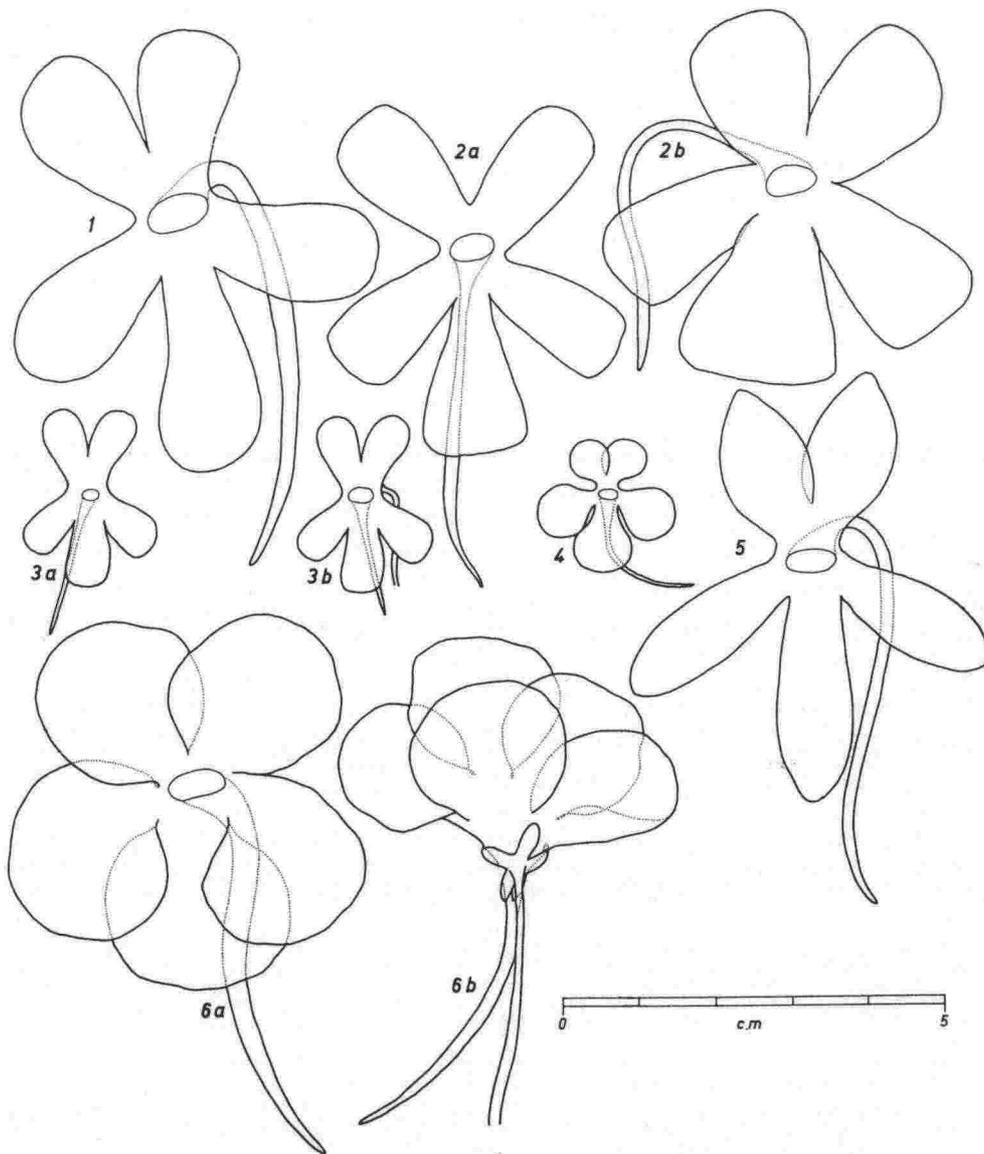


Abb. 35. Kronentypen der Sektion Orcheosanthus. — Fig. 1: *P. macrophylla*. — Fig. 2 a, b: *P. moranensis*. — Fig. 3 a, b: *P. gypsicola*. — Fig. 4: *P. cyclosecta*. — Fig. 5: *P. oblongiloba*. — Fig. 6 a, b: *P. colimensis*.

mäßigen Gestaltwechsel, den die Orcheosanthus-Typen im Laufe ihrer Entwicklung durchmachen, da die getrockneten Pflanzen meist nur eine Phase repräsentieren. Den Beschreibern blieb verborgen, daß die Blätter der sogenannten „Winterrosette“ sich in Größe und Form sehr von denen der „Sommerrosette“ unterscheiden.

Die Unkenntnis dieser Zusammenhänge, die zwar durch die Untersuchungen DUCHARTRE's (1887) und HEIDE's (1912) aufgedeckt, aber von den Systematikern — mit Ausnahme SPRAGUE's (1928) — unbeachtet geblieben waren, ist die Hauptursache der unglaublichen Verwirrung und Unsicherheit, die in der Beurteilung des Wesens der Orcheosanthus-Formen herrschen, obwohl ihre repräsentativen Vertreter bereits seit über 100 Jahren Eingang in die botanischen Gärten gefunden haben. Natürlich sind die Schwierigkeiten des Studiums der zerbrechlichen Herbarbelege nicht zu verkennen. Doch mangelte es oft auch an einem intensiven Studium der älteren botanischen Literatur und des authentischen Materials.

Für den vorgeschlagenen Lösungsversuch sind folgende Gesichtspunkte maßgebend:

1. Alle *Orcheosanthus*-Arten sind von tropisch-heterophyller Wuchsform.
2. Die Beblätterung der beiden charakteristischen Rosetten ist innerhalb einer Art konstant.
3. Alle Nomina, die nicht eindeutig belegt sind, müssen verworfen werden.
4. Alle Nomina, die sich auf unvollständige oder ungenaue Beschreibungen gründen und nicht belegbar sind, müssen verworfen werden.

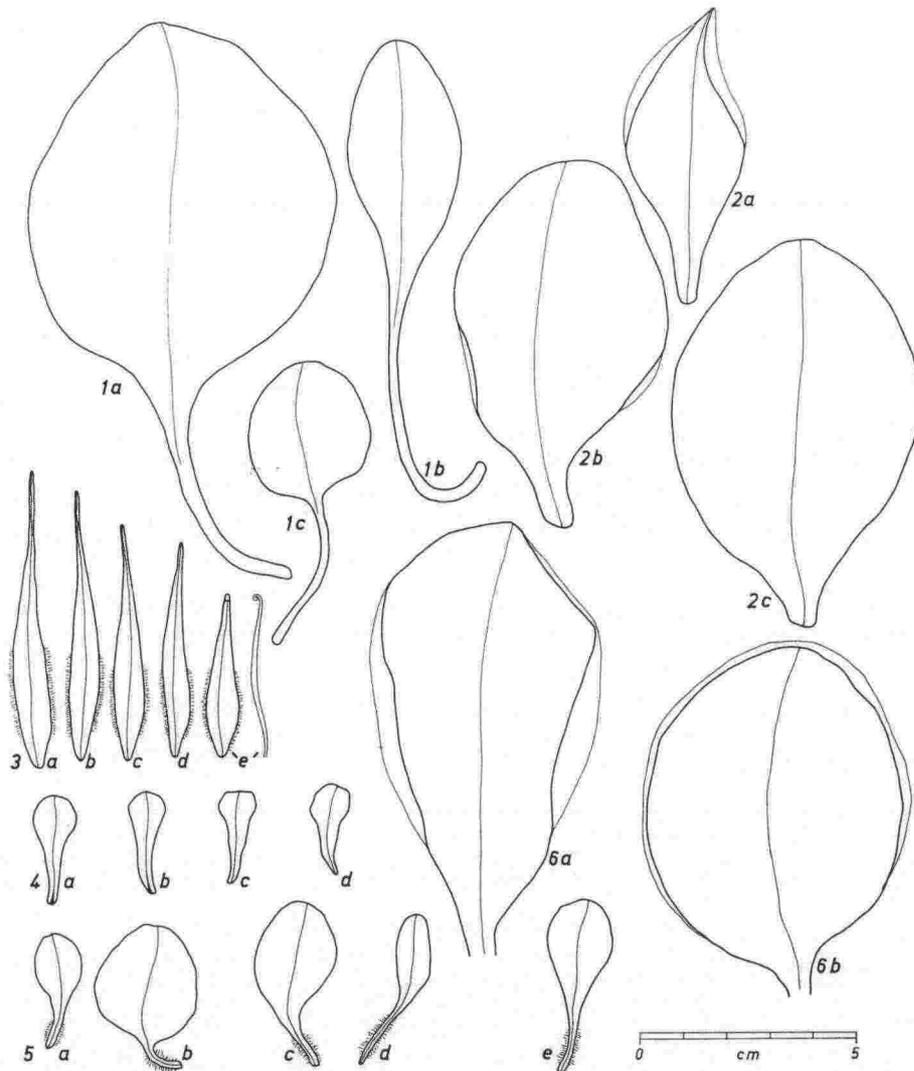


Abb. 36. Sommerblätter der Sektion *Orcheosanthus*. — Fig. 1 a, b, c: *P. macrophylla*. — Fig. 2 a, b, c: *P. moranensis*. — Fig. 3 a—e: *P. gypsicola*. — Fig. 4 a—d: *P. cyclosecta*. — Fig. 5 a—e: *P. oblongiloba*. — Fig. 6 a, b: *P. colimensis*.

Subsect. *Violiformis* subsect. nov.

Folia rosulae „hiemis“ oblongo-spathulata non in acumen attenuata, folia rosulae „aestatis“ in acumen attenuata marginibus valde revolutis et ciliatis  $\pm$  erecta longa.

Eine Art mit länglich-spateligen Winterblättern und in eine Spitze verschmälerten langen, aufrechten Sommerblättern, deren Ränder stark zurückgeschlagen und bewimpert sind.

31. *P. gypsicola* BRANDEGEE in Univ. Calif. Publ. Bot. 4 (1911) 190

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis numerosis filiformibus. Folia numerosa radicalia rosulata biformia; inferiora (rosula densissima „hiemis“ ut dicitur) innumerabilia sessilia oblongo-cuneata vel spatulata obtusa (4) 7—10 (12) mm longa 2—3,5 mm lata facie plana dorso obtuse carinata margine pilis subulatis ciliata ceterum praeter apicem glanduloso-pilosum; superiora (rosula „aestatis“ ut dicitur) 10—30 subpetiolata erecta lanceolato-linearia medio pilis subulatis ciliata (30) 40—70 (130) mm longa medio 4—8 mm lata superne glandulis sessilibus et stipitatis dense vestita marginibus parum revolutis pallide viridia; in statu iuvenili apice spiraliter involuto. Hibernacula nulla. Pedicelli (1) 3—7 (11) erecti filiformes glandulis stipitatis obtecti folia multum superantes (60) 75—125 (170) mm alti uniflori. Flores maximi (30) 34—42 (50) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus laete viridis extus glandulis stipitatis dense obsitus; labium superum profunde tripartitum lobis late triangulo-ovatis; labium inferum usque ad  $\frac{1}{3}$  longitudinis bilobum lobis oblongis. Corolla ringens profunde bilabiata violaceo-purpurea; labium superum bilobum lobis lineari-oblongis subrotundatis; labium inferum trilobum lobis lineari-oblongis subrotundatis vel truncatis longioribus quam latis 6—10 mm longis 3—5 mm latis inter se non tegentibus. Tubus brevissimus infundibuliformis 3—4 mm longus sine palato intus albid-opilosus pilis clavatis irregulariter ordinatis. Calcar gracile cylindricum horizontaliter patens vel subdescendens purpurascens intus pilosum pilis subulatis (18) 20—26 (31) mm longum tubum limbumque corollae superans. Pollen (5) 6—(7)-colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis nonnullis obsitum. Stigma bilabiatum violaceum labio infero maximo suborbiculato. Capsula ignota. Semina ignota.

Chromosomata  $2n = 22$ .

Floret VI—XI.

Holotypus: Mexiko. San Luis Potosi. Minas de San Rafael. Nov. 1910 (leg. C. A. PURPUS nr. 4886-1 UC 148373).

Hab. adhuc solum juxta Minas de San Rafael Mexicanorum inventa.

Icon.: A. PURPUS in Möllers Dt. Gärtn. Z. 27 (1912) 1, 2 — STAFF in Bot. Mag. 141 (1915), t. 8602.

Icon. nostr.: Abb. 5, Fig. 1, S. 20 (pili); Abb. 37, Fig. 3 a—d, S. 135 (folia hiemis); Abb. 36, Fig. 3 a—e, S. 133 (folia aestatis); Abb. 35, Fig. 3 a—b, S. 132 (flos); Taf. 8 (folia, flores, habitus).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 38, S. 137.

**Specimina visa:**

Mexiko: San Luis Potosi, Minas de San Rafael (C. A. PURPUS, Juni 1911-P).

*P. gypsicola* ist die einzige Art aus der Vielzahl der Orcheosanthus-„Sippen“, die von vornherein ein gewisses „Eigenleben“ geführt hat und im Prinzip als „gute Art“ sowohl von SPRAGUE (1928) als auch von Mc VAUGH & MICKEL (1963) und ERNST (1961) anerkannt worden ist, wenngleich letzterer sie noch zusammen mit seiner „Sammelart“ *P. caudata* bespricht, sicherlich nur deswegen, weil ihm keine Belege vorgelegen haben.

Die Pflanze der „winterlichen“ Ruheperiode bildet eine kleine, aus unzähligen Blättern dicht zusammengesetzte, je nach dem Alter etwa 20—40 mm im Durchmesser messende Rosette aus. Ihre Blätter sind länglich-keilförmig oder spatelig und oberseits, vor allem am Vorderende, mit weißlichen Drüsenhaaren besetzt und außerdem gewimpert.

Während sich die „Sommerrosette“ entwickelt, sterben die Blätter der „Winterrosette“ zentripetal ab. Die generative Rosette treibt zunächst an der Spitze zurückgerollte, später gestreckte lineal-lanzettliche, aufgerichtete, zum Vorderrande sich verschmälernde, am Rande zurückgerollte, mit Drüsenhaaren besetzte und randlich im Mittelabschnitt gewimperte Blätter von hellgrüner Farbe, die meist 40—70 mm, maximal bis 130 mm lang werden können.

Der lange Blütenstiel trägt eine veilchenähnliche, langgespornte, violett-purpurne, große, tief zweilippige Blüte. Die Kronlappen sind etwa in einer Ebene ausgebreitet und untereinander ziemlich gleichförmig linealisch-länglich. Die Lappen der Unterlippe divergieren. Die sehr kurze, trichterförmige Kronröhre geht unmerklich in den langen, zylindrischen, meist gebogenen Sporn über.

Auch *P. gypsicola* blüht wie *P. moranensis* aus der Sommer- und Winterrosette.

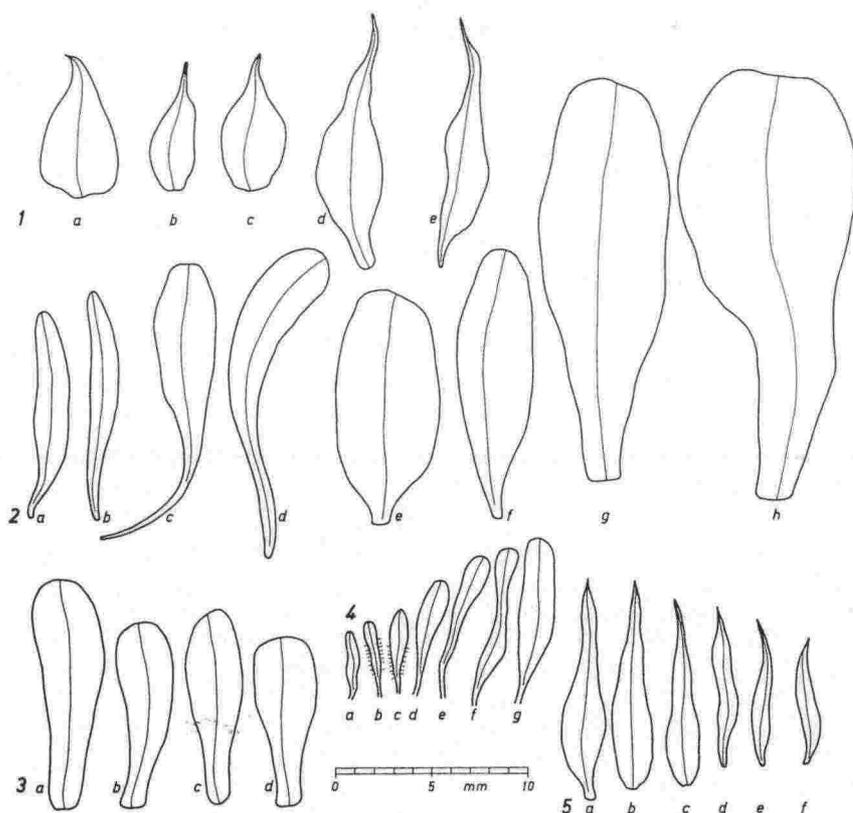


Abb. 37. Winterblätter der Sektion Orcheoanthus. — Fig. 1 a—e: *P. macrophylla*.  
— Fig. 2 a—h: *P. moranensis*. — Fig. 3 a—d: *P. gypsicola*. — Fig. 4 a—g:  
*P. cyclosecta*. — Fig. 5 a—f: *P. oblongiloba*.

Die Chromosomenzahl beträgt  $22n = 22$ . Die Bildung der Pollenmutterzellen verläuft normal und störungsfrei. In Kultur herrscht vegetative Vermehrung vor. Es ist nicht bekannt, ob *P. gypsicola* am natürlichen Standort normal fruchtet. In Kew sind angeblich Hybriden zwischen *P. „caudata“* und *P. gypsicola* hergestellt worden (STAPP 1915).

C. A. PURPUS sammelte die eigentümliche Sippe im Herbst 1910 im Staate San Luis Potosi in Mexiko. BRANDEGEE (1911) beschrieb sie als neue Art. Seither ist sie nicht wieder gefunden worden; wenigstens sind mir außer den zitierten Aufsammlungen keine neuen Belege und keine neuen Fundorte aus der Literatur bekanntgeworden.

A. PURPUS (1912) verdanken wir eine nähere Kennzeichnung des Standortes, an dem *P. gypsicola* vorkommt. Als typischer Felsbewohner wächst sie an den beschatteten Wänden von Gipsfelsen oder auf Gipshügeln. Als Begleitpflanzen werden Kakteen, Hechtien, *Agave stricta*, *Selaginella cuspidata* und andere Xerophyten genannt. In ihrem Siedlungsgebiet herrscht im allgemeinen Trockenheit vor. Im Winter können die Temperaturen bis weit unter den Gefrierpunkt absinken, und es regnet fast gar nicht. Die Sommer sind ziemlich heiß, die Niederschläge gering. In den Nächten kommt es wahrscheinlich zu starker Taubildung.

Die Typuspflanzen sind unmittelbar vor dem Einsetzen der winterlichen Trockenperiode (Ende November bis Mai) gesammelt worden.

Die Kultur der Sippe in den botanischen Gärten dürfte auf das Material zurückgehen, das der Darmstädter Garteninspektor A. PURPUS von seinem Bruder C. A. PURPUS erhielt. Die leichte Kultivierbarkeit und die vegetative Vermehrung durch Blattstecklinge erleichterte ihre Verbreitung in den Gärten, in denen sie eine Kostbarkeit darstellt.

Subsect. *Orchidopsis* subsect. nov.

Folia hiemis oblongo-spathulata non in acumen attenuata, folia aestatis non in acumen attenuata marginibus non vel leviter revolutis solum  $\pm$  adpressum.

Typusart: *P. moranensis* H. B. K.

Artengruppe mit länglich-spateligen, nicht in eine Spitze verschmälerten Winterblättern und dem Boden  $\pm$  anliegenden Sommerblättern, die ebenfalls nicht in eine Spitze ausgezogen sind.

Drei Arten der mexikanisch-zentralamerikanischen Gebirgsregion, darunter die „umstrittene“ *P. moranensis* (*P. „caudata“* auct.).

Ser. *Cyclosectae* ser. nov.

Corollae lobi late-rotundati vel orbiculati  $\pm$  aequae longi ac lati inter se tegentes.

Typusart: *P. cyclosecta* CASPER.

Reihe mit zwei schönen Arten, die sich durch ihre fast kreisrunden, etwa so lang wie breiten und einander überdeckenden Kronlappen auszeichnen.

32. *P. cyclosecta* CASPER in Repert. spec. nov. 67 (1963) 11

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus filiformibus adventitiis numerosis. Folia numerosa (—25) radicalia  $\pm$  dense rosulata biformia integerrima; inferiora (rosula hiemis ut dicitur) obovato-spathulata longe petiolata basin versus pilis longis ciliata vix involuta (3) 5—10 (12) mm longa 0,75—2,5 mm lata; superiora (rosula aestatis ut dicitur) obovato-spathulata margine basin versus pilis longis ciliata parum involuta, superne glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis modice dense vestita (15) 20—30 (35) mm longa 5—12 mm lata virentia. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—3 erecti glandulis stipitatis disperse obsiti 30—50 mm alti uniflori. Flores magni 25—35 mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis obsitus viridis; labium superum profunde trilobum lobis oblongo-lanceolatis 2 mm longis; labium inferum usque ad  $1/2$ — $2/3$  longitudinis bilobum lobis lanceolatis vel oblongis acutiusculis 0,5—0,8 mm longis. Corolla ringens profunde bilabiata intense violacea (in sicco albida) extus glandulis stipitatis disperse obsita; labium superum bilobum lobis suborbiculatis vel obovato-rotundatis; labium inferum duplo maius trilobum lobis suborbiculatis inter se tegentibus inaequalibus intermedio lateralibus maiore. Tubus brevissimus late infundibuliformis sine palato intus pilosus pilis cylindrico subulatis. Calcar subulatum acuminatum subrectum vel incurvatum 15—22 mm longum tubum limbumque corollae subduplo superans. Stamina 2 mm longa; pollen (5) 6—7 (8)-colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis disperse obsitum. Stigma bilabiatum labio infero maximo. Capsula subglobosa calycem subaequans. Semina scobiformia.

Chromosomata ignota.

Floret VI (VII—V?).

Holotypus: Mexiko, Sierra Madre Oriental, Dulces Nombres, Nueva Leon, and just east of border into Tamaulipas, 24° N., 99,5°—100,5° W., in limestone crevices on cliffs near El Caracol, 3 mi NE Dulces Nombres (leg. F. G. MEYER and D. J. ROGERS, June 17, 1938, nr. 2538-! MO; sub nomine: *Pinguicula lilacina* C. et S. vel aff.).

Isotypus: MEYER and ROGERS nr. 2538-! G.

Hab. in Nova Hispania; adhuc solum prope Dulces Nombres et Huisachal Mexicanorum inventa.

Syn.: *P. lateciliata* MC VAUGH & MICKEL in Brittonia 15 (1963) 138.

Icon.: MC VAUGH & MICKEL in Brittonia 15 (1963) 137, fig. 5 (habitus) — CASPER in Bot. Jb. 82 (1963).

Icon. nostr.: Abb. 5, Fig. 2, S. 20 (pili); Abb. 8, Fig. 2, S. 24 (flos); Abb. 35, Fig. 4, S. 132 (flos); Abb. 36, Fig. 4a—d, S. 133 (folia aestatis); Abb. 37, Fig. 4a—g, S. 135 (folia hiemis).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 38, S. 137.

Specimina visa:

Mexiko: Nueva Leon, Dulces Nombres (MEYER & ROGERS nr. 2658-G); Tamaulipas, Huisachal (STANFORD, LAUBER & TAYLOR nr. 2098-DS 451091).

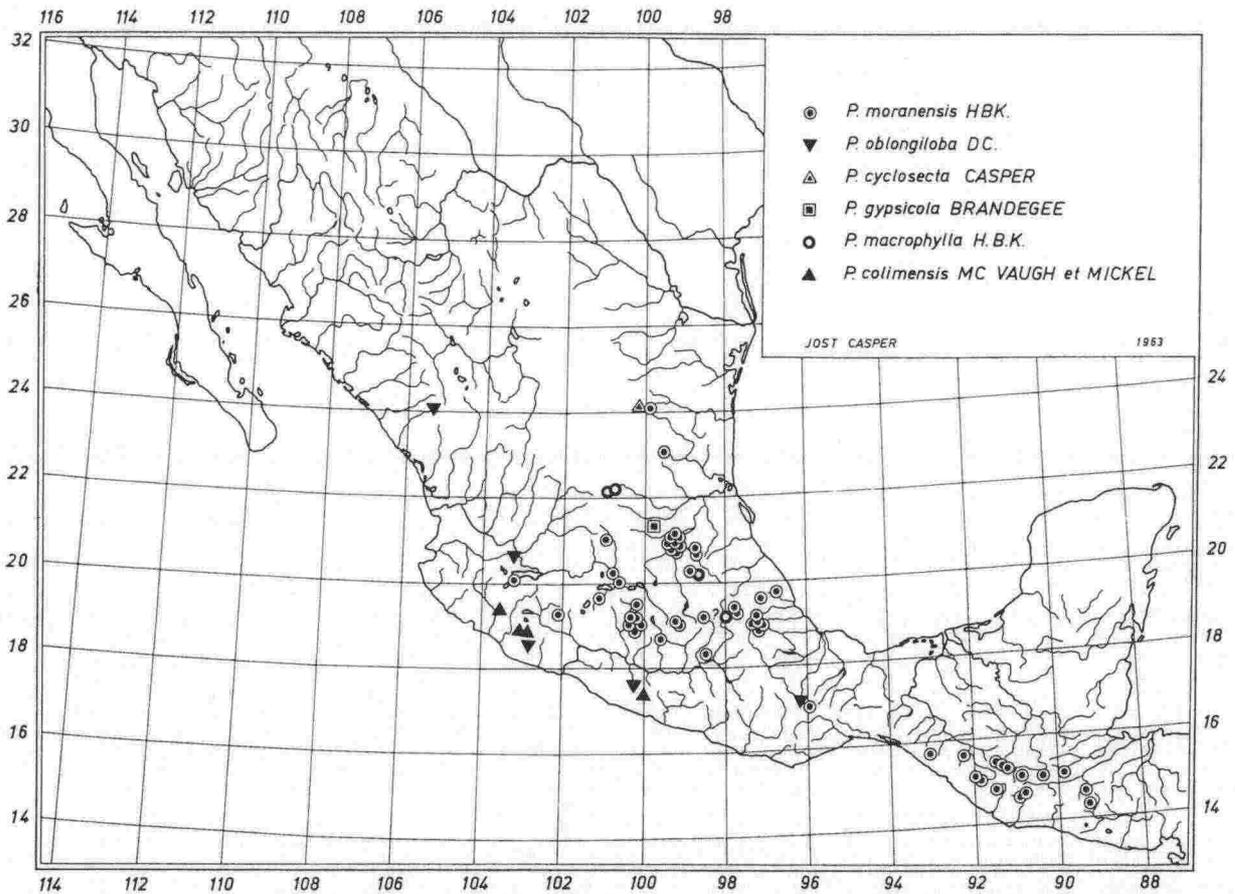


Abb. 38. Areale von *P. moranensis*, *P. oblongiloba*, *P. cyclosecta*, *P. gypsicola*, *P. macrophylla*, *P. colimensis*.

*P. cyclosecta* besitzt verkehrteirund-spatelförmige Blätter, die in einer  $\pm$  dichten Rosette dem Untergrund angepreßt sind. Der Blattrand ist kaum eingekrümmt und im schmalen Basisteil des Blattes deutlich gewimpert. Der relativ kurze, drüsige Blütenstiel trägt eine ansehnliche, nach Angaben der Sammler tief violett gefärbte Krone, die sich durch einen außerordentlich langen und pfriemlichen Sporn auszeichnet. Er ist zwar nicht ganz so lang wie der von *P. moranensis* H. B. K., überragt aber den Rest der Krone fast um das Doppelte. Die Kronröhre ist extrem kurz, außerordentlich breit und trichterförmig. Die Kronlappen sind kreisförmig abgerundet, die Unterlippe größer als die Oberlippe, die Lappen der Unterlippe unter sich nicht gleich: der Mittellappen ist viel größer als die Seitenlappen.

Die zitierten Sammelnummern sind die einzigen Belege, die ich bisher von der schönen Pflanze gesehen habe. Durch ihre Langspornigkeit und durch die kurze Kronröhre erweist sie sich als Vertreter der Sect. *Orcheosanthus*. Ihr Name *P. cyclosecta* weist auf die Form der Kronlappen hin.

Nur wenige Wochen später — *Repert. spec. nov.* 67, 1/3 (1963), in dem ich *P. cyclosecta* beschrieb, erschien Ende März — meldeten Mc VAUGH & MICKEL (1963; *Brittonia* 15, 2; die Seiten 126—133 erschienen im April) ihre *P. lateciliata* an, die mit *P. cyclosecta* synonym ist: das untersuchte Belegmaterial ist das der MEYER-ROGERS-Aufsammlung.

Die Pflanze, die sicher genau so leicht kultivierbar sein dürfte wie *P. moranensis*, sollte Eingang in die botanischen Gärten finden.

### 33. *P. colimensis* Mc VAUGH & MICKEL in *Brittonia* 15 (1963) 138

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis filiformibus numerosis. Folia numerosa radicalia rosulata integerrima biformia; inferiora (rosula „hiemis“ ut dicitur) numerosa spatulata obtusa  $\pm$  10—

20 mm longa; superiora  $\pm$  6—10 (rosula „aestatis“ ut dicitur) maxima obovato-oblonga rotundata subpetiolata marginibus parum revolutis (!) superne glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis modice dense vestita floratione 15—40 mm longa 11—24 mm lata (teste Mc VAUGH & MICKEL) post florationem 60—120 mm longa 30—65 mm lata viridia. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—3 erecti glandulis stipitatis dense obtecti (40) 60—140 (190) mm alti uniflori. Flores maximi, 35—50 mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis dense obsitus viridis; labium superum profunde trilobum lobis lineari-oblongis acutiusculis vel obtusis; labium inferum usque ad dimidium bilobum lobis oblongis acutiusculis. Corolla ringens profunde bilabiata labiis subaequalibus punicea extus glandulis stipitatis dense obsita; labium superum bilobum lobis suborbiculatis inter se tegentibus; labium inferum paulo maius trilobum lobis suborbiculatis inter se tegentibus subaequalibus  $\pm$  10—20 mm longis latisque. Tubus brevissimus latissime infundibuliformis sine palato intus pilosus pilis cylindrico-subulatis irregulariter ordinatis. Calcar subulatum acuminatum incurvatum longissimum (20) 25—35 (40) mm longum tubum limbisque corollae multum superans. Pollen (4) 5—6 (7)-colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis disperse obsitum. Capsula subcoriacea erecta 3—4 mm longa 2 mm lata. Semina scobiformia minutissima.

Chromosomata ignota.

Floret VII—XII (?).

Holotypus: Mexiko: COLIMA: Mountain summits near the pass 10—11 miles south-southwest of Colima, sunny slopes, on gypsum, elevation ca. 500 m, 18 Jul 1957 (in flower and fruit), (Mc VAUGH 15534-MICH; non vidi).

Hab. in rupibus humidis, in declivibus apricis montium Novae Hispaniae; adhuc in civitatibus Colima, Guerrero et Michoacan hinc inde inventa.

Icon.: Mc VAUGH & MICKEL in Brittonia 15 (1963) 189, fig. 6, 7.

Icon. nostr.: Abb. 5, Fig. 3, S. 20 (pili); Abb. 35, Fig. 6a—b, S. 132 (flos); Abb. 36, Fig. 6a—b, S. 133 (folia aestatis); Taf. 9 (habitus).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 38, S. 137.

#### Specimina visa:

Mexiko: GUERRERO: Galeana, Teotepac (HINTON et al. nr. 14442-UC M 113585), Mina, Pilas (HINTON et al. nr. 10682-UC MO 98055, F 1510274, DS 397409, C); MICHOACAN: Coacomán, Barroloso (HINTON et al. nr. 15107-WTU 119916, NA 169043, ILL, NY 2548, F 1254052).

*P. colimensis* kann als stattlichste und schönste aller Orcheosanthus-Sippen gelten (ich nannte sie in sched. daher *P. pulcherrima* — z. B. HINTON 10682-C). Sie unterscheidet sich von der „gemeinen“ *P. moranensis* in wesentlichen Zügen. Die breit gerundeten, so lang wie breiten, sich deckenden Kronlappen, die breit verkehrt-eirunden und großen, leicht revolut berandeten Sommerblätter sowie das spezifische Vorkommen auf Kalkstein- und Gipsfelsen kennzeichnen *P. colimensis* ausreichend, um sie von ihren Verwandten zu scheiden (Abb. 35, Fig. 6a—b; Abb. 36, Fig. 6a—b).

„Except for the thousands of plants at the type-locality, we have not seen any undoubted specimens of *P. colimensis*“ (Mc VAUGH & MICKEL 1963: 138). Sie glaubten, daß die Pflanzen des von HINTON in Guerrero (nr. 10682) gesammelten Materials ihrer neuen Art ähnlich wären, aber durch die längeren, spärlich drüsigen Blütenstiele und die involuten Blätter abwichen.

Meine eigenen Untersuchungen der mir zugänglichen Aufsammlungen G. B. HINTON's hatten mich bereits früher zu dem Schluß geführt, daß seine Belege nur. 10682, nr. 15107 und nr. 14442 eine besondere Art darstellten, die ich *P. pulcherrima* nannte und unter diesem Namen auf den Belegen aus UC, MO, F, NA, WTU und C auch revidierte sowie mit einer Diagnose versah (F, UC). Ich bin fest davon überzeugt, daß die Pflanzen dieser Sammelnummern mit *P. colimensis* identisch sind. Wenn die Abtrennung der Art berechtigt ist, dann vornehmlich auf Grund der so charakteristisch ausgeprägten fast kreisförmigen Kronlappen, die — außer bei *P. cyclosecta* — bei keiner anderen Sippe wiederkehren. Sie sind bei der Mc VAUGH'schen nr. 15534 und bei den HINTON'schen Belegen absolut gleichartig. Die Länge des Blütenstieles ist bestimmt kein hinreichendes Differentialmerkmal — die Blütenstiele können auch bei den HINTON-Exemplaren auffallend kurz sein —, seine Drüsenbehaarung ist bei den HINTON'schen Pflanzen keineswegs „rather sparingly glandular“, wie Mc VAUGH & MICKEL

(1963: 138) meinen, sondern in der Regel dicht drüsig. Bleiben die Blätter. Ihre Ränder scheinen bei getrockneten Exemplaren leicht involut (?) zu sein, lebend sind sie leicht revolut. Diese Erscheinung begegnet uns auch bei *P. moranensis*. Ich halte sie für diagnostisch bedeutungslos. Jedenfalls läßt sich das „revolute“ Blatt von *P. colimensis* mit den typisch revoluten Blättern etwa von *P. gypsicola* nicht vergleichen.

Gibt es Nomina, die auf *P. colimensis* bezogen werden könnten?

Die von HOOKER in Bot. Mag. 38 (1882), t. 6624 abgebildete *P. caudata* besitzt wohl „corollae lobis obovatis apice rotundatis“ aber „inferiore (i. e. intermedio — von mir hinzugefügt) cuneato-obovato apice truncato vel retuso angulis rotundatis“: damit ist die *P. moranensis*-Kronlappen-Variabilität an einem Extrempunkt gekennzeichnet. Das gilt auch von MORREN's (1872) *P. Flos Mulionis* und von *P. orchidioides* HOOKER non Dc. (in Bot. Mag. 72, 1846, t. 4231), deren Abbildungen *P. colimensis* entfernt ähneln.

Es gibt in der Literatur der Orcheosanthus-Gruppe keine *Pinguicula* „corollae lobis orbiculatis inter se tegentibus“. Damit ist das Nomen *P. colimensis* Mc VAUGH & MICKEL gültig.

Ser. Caudatae ser. nov.

Corollae lobi obovati vel cuneati longiores quam lati inter se non tegentes.

Reihe mit einer Art, die sich durch verkehrteirunde bis keilförmige Kronlappen auszeichnet.

34. *P. moranensis* H. B. K. Nov. gen. spec. 2 (1817) 184

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis numerosis filiformibus. Folia radicalia rosulata integerrima biformia; inferiora (rosula „hiemis“ ut dicitur) crebra „innumerabilia“ (25—40) caespitosa subsessilia vel subpetiolata spathulata vel oblonga obtusa vel cochleariformia (8) 10—30 (39) mm longa 3—10 (19) mm lata superne apice glandulis stipitatis instructa (in descriptionibus auctorum saepe „ciliata“ nominata); superiora (rosula „aestatis“ ut dicitur) (4) 6—9 (12) ± petiolata subrotundato-ovata vel obovata obtusa superne glanduloso viscosa glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis modice dense obsita margine parum involuta vel (raro) revoluta vel plana (40) 60—115 (130) mm longa (petiolo non ciliato incluso) (20) 30—60 (90) mm lata laete viridia. Hibernacula nulla. Pedicelli (1) 3—5 (7) erecti crassiusculi glandulis stipitatis modice dense apice dense obtecti (110) 130—180 (220) mm alti uniflori. Flores maximi (30) 35—50 (64) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus laete viridis extus glandulis stipitatis ± dense obsitus; labium superum profunde tripartitum lobis lanceolato-oblongis obtusis vel subrotundatis 3—4 mm longis 1—2 mm latis; labium inferum usque ad dimidium longitudinis bilobum lobis lanceolato-oblongis acutiusculis vel obtusis ± 3 mm longis ± 1,5 mm latis. Corolla ringens profunde bilabiata violaceo-purpurea vel rosea labiis subaequalibus extus glandulis stipitatis obsita; labium superum bilobum lobis ± divergentibus vel (raro) inter se tegentibus lineari-oblongis vel obovato-rotundatis 15—23 mm longis 8—12 (16) mm latis; labium inferum profunde tripartitum lobis subcuneatis vel obovatis vel sublinearibus truncatis-subrotundatis vel plane retusis divergentibus vel (raro) inter se tangentibus 10—25 mm longis apice 8—19 mm latis lobo intermedio paulo maiore saepe subcuneato-truncato. Tubus brevissimus infundibuliformis 3—6 mm longus sine palato intus pilis cylindrico-subulatis vestitus. Calcar subulatum acuminatum rectum vel incurvum longissimum (18) 25—35 (44) mm longum tubum limbunq; corollae subduplo fere superans. Antherae ± 2,5 mm longae; pollen (4) 5—6 (7)-colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis nonnullis obsitum. Stigma bilabiatum labio infero maximo fimbriatum ablbido vel pallide rosea. Capsula subglobosa. Semina scobiformia.

Chromosomata  $2n = 44$ .

Floret IV—VIII; X—II (IX, III ?).

Holotypus: Mexiko, prope Moran Mexicanorum, alt. 1340 hex. (HUMBOLDT & BONPLAND-! P).

Isotypus: Am. Equat. nr. 4117 (sub nomine *P. mexicana* 4117) — herbarium donné par mr. BONPLAND en 1833-! P. (atque is: *P. macrophylla* H. B. K. — Isotypus — et *P. heterophylla* BENTH. ? — flos —).

Hab. in humidis et muscosis rupibus et declivibus, ad ripas rivulorum et in faucibus umbrosis, raro „epiphytica“ regionis temperatae vel frigidae montium Novae Hispaniae; a Tamaulipas et Michoacan Mexicanorum per Guatemalam usque ad El Salvador dispersa.

**Syn.:** *P. caudata* SCHLECHT. in *Linnaea* 6 (1832) 393; HEMSLEY in *Biol. Centr. Am. Bot.* 2 (1881/82) 470 pr. p.!; ERNST in *Bot. Jb.* 80 (1961) 158 pr. p.! — *P. flos-mulionis* MORR. in *Belg. Hortic.* 22 (1872) 371 — *P. sodalium* FOURN. in *Bull. Soc. bot. Fr.* 20 (1873) LXVII; HEMSLEY in *Biol. Centr. Am. Bot.* 4 (1881/82) 79 — *P. rosei* WATSON in *Gard. Chron. ser. III*, 49 (1911) 82 — *P. macrophylla* Mc VAUGH & MICKEL in *Brittonia* 15 (1963) 135—137 pr. p.! non *P. macrophylla* H. B. K. — *P. bakeriana* SANDER in *Gard. Chron. n. s.* 15 (1881) 541.

**Icon.:** SANDER in *Gard. Chron. n. s.* 15 (1881) 541 — HOOKER in *Bot. Mag.* 108 (1882), t. 6624 — WITTMACK in *Garten-Zeitung*, Berlin, 4 (1885) 283 — BARNHART in *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 6 (1916) 46 — WATSON in *Gard. Chron. ser. 3*, 49 (1911) 82, fig. 42.

**Icon. nostr.:** Abb. 5, Fig. 6, S. 20 (pili); Abb. 35, Fig. 2a—b, S. 132 (flos); Abb. 36, Fig. 2a—c, S. 133 (folia aestatis); Abb. 37, Fig. 2a—b, S. 135 (folia hiemis); Taf. 10 (habitus, flos).

**Tab. distr. geogr.:** Mc VAUGH & MICKEL in *Brittonia* 15 (1963) 135, Fig. 1.

**Tab. distr. geogr. nostr.:** Abb. 19, S. 50 (vertikale Verbreitung); Abb. 38, S. 137 (horizontale Verbreitung).

#### Specimina visa:

**Mexiko:** TAMAULIPAS: NW of El Progreso (WTU 70322; DS 286257; NY 2341); Sierra Madre Oriental, Dulces Nombres (MEYER & ROGERS nr. 2762-G); JALISCO: Barranca de Manzanilla (herb. H. NICOLAS-P); GUANAJUATO: Dolores-Hidalgo (UC 916725); SAN LUIS POTOSI: Los Hoyos (MEDELLIN-LEAL nr. 1272 — SLP); HIDALGO: Zimapán, San Vicente (TEX 134105), San Vicente near km 238 (BH 2621), San Vicente, near Puerto Ing. Isidro Díaz (MOORE & WOOD nr. 3769-BH), 35 mi NE of Zimapán (F 1393390); Pachuca (MOORE & WOOD nr. 4089-BH); Zacualtupán, Río Panotlan (MOORE nr. 3278-BH), road to Metztitlan (MOORE nr. 2388-BH; UC 919329); km 240 on highway to Encarnación (ATCHISON 491-BH); Jacala (TROLL 452a-M), 15 mi SSW (WTU 58445; F 1002486); Yavesia (LIEBMANN Pl. mex. nr. 2680-C); Aganguvo (HEGEWISCH-GOET); VERA CRUZ: Pico de Orizaba (LIEBMANN Pl. mex. nr. 2682-C; MÜLLER herb. mex. nr. 114-P, NY), Río Blanco (BOURGEAU nr. 2835-P); Cuesta Grande de Chiconquiaco (SCHIEDE nr. 74-NY, H, MO, F 1468539); Vaqueria del Jacal (LIEBMANN, Pl. mex. 2682-C); Las Vigas, Perote (UC 685248); Mageyas (UC 685111); Nogales (MATUDA 1163-NY, F 1267727); MICHOACAN: Morelia, Cerro Azul (ARSÈNE 6033-ILL); Zitacuaro, Cerro de los Carpinteros (UC 097746), Valle de Bravo (UC M 097746); Tancitaro to Apatzingán (F 1076739); MEXICO: Temascaltepec, Ixtapán (HINTON 2924-G), Cajones (HINTON 7975-WTU 119914, F 1254051), San Miguel (HINTON 843-NY 2548), Ixtacciuatl (UC 138995); MORELOS: Lakes of Zempoala (DC 158000; PH 806038), Lagunas de Zempoala (PH 840708); PUEBLA: Cerro del Oro (UC 138996); Tlahuapán (NORMAN-BH), Chiautla (LIEBMANN Pl. mex. 2681-C); GUERRERO: Taxco (HITCHCOCK & STANFORD 7084-DC 234382, DS 315193, WTU 58397, UC 710692, F 1137739, NY 2533, ILL); OAXACA: Arumbaro (GHISBREGHT-P), Sierra de San Felipe (SMITH 856-NY 2311), Zempoaltepetl (CAMP 2736-UC 945029, NY); CHIAPAS: Mt. Male (F 1113736), Vol. Tacaná (MATUDA 2779-NY), Fraylesca, Siltepec (F 1267726).

**Guatemala:** HUEHUETENANGO: Chiantla (F 934300, 1150575, 977330); Laguna de Ocubilá (F 1124320), Río Selegua (F 1140950), Sierra de los Cuchumatanes (F 1140756); QUICHE: Chichicastenango (F 985515, 984719), San Siguan (HEYDE & LUX 3823-F 1442554, NY); BAJA VERAPAZ: Santa Rosa (TUERCKHEIM-P, BP, F 1442553); SAN MARCOS: Tajumulco (F 1035043, 1060171); CHIMALTENANGO: Chocoyes (F 1252439), La Sierra (F 985490), Tecpán (DS 230749); QUEZALTENANGO: Zunil (F 1038492); ZACAPA: Sierra de las Minas (F 1141062); CHIQUIMULA: Cerro Brujo (F 1034015).

**El Salvador:** SANTA ANA: Cerro Miramundo (F 1184463; WEBERLING & SCHWANITZ 606-J).

Die ältesten bekannten Aufsammlungen, die die *Orcheoanthus*-Gruppe betreffen, scheinen von SESSÉ und MOÇIÑO zu stammen, die in den Jahren 1786—1803 in Mexiko und Zentralamerika sammelten. Ihr Material ist in die botanische Literatur meist nur in Form der Pausen ihrer Originalabbildungen eingegangen, die DE CANDOLLE (1874) herausgab und die er seinen Beschreibungen mexikanischer Arten im *Prodromus* zugrunde legte. Das originale Herbarmaterial wurde meist übergangen. Es ist in Madrid (MA) niedergelegt, gegenwärtig jedoch zur Bearbeitung Chicago (F) überlassen worden. Dank des freundlichen Entgegenkommens des Chief Curators Mr. JOHN R. MILLAR konnte ich Fotokopien der Originalbogen erhalten.

Zu meiner großen Überraschung enthält das Herbarium lediglich 2 *Pinguicula*-Belege, während der „Codex MOÇIÑO“ drei *Pinguicula*-Arten abbildet, die DE CANDOLLE mit den Nomina *P. oblongiloba*, *P. obtusiloba* und *P. crenatiloba* belegte. Die Sammelnummern SESSÉ & MOÇIÑO nr. 243 („*P. elliptica* nr. 74“) und nr. 244 stellen weder *P. obtusiloba* Dc. (= *P. lilacina*) noch *P. crenatiloba* Dc., noch *P. oblongiloba* Dc. dar! In beiden Fällen ist eine *Orcheoanthus*-Sippe aufgezogen, die die spateligen Winterblätter, die ziemlich lang gestielten, bei nr. 243 elliptischen, bei nr. 244 breit verkehrteirunden bis eirunden Sommerblätter und *moranensis*-artige Blüten einigermassen deutlich erkennen läßt. Diese Pflanzen können niemals die Vorlage zu DE CANDOLLE's Abb. (Pl. 1071, Fig. 2) der *P. oblongiloba* gewesen sein, es sei denn, wir müßten annehmen, daß die Maler von ihrer Kunst nichts verstanden hätten. Daß dem nicht so ist, habe ich bereits anlässlich der Erörterungen über *P. crenatiloba* und *P. lilacina* hervorgehoben (S. 111 und S. 79—80; vgl. auch S. 147—149).

Im Herbarium Sessé & Moçino sind keine Belege für die Abbildungen der „Icones“ enthalten. Dieser Befund deckt sich mit der Feststellung, daß sich auch Sessé & Moçino in den Pl. Nov. Hisp. ed. 2 (1893) lediglich auf die Sippen der Bildersammlung beziehen. Vielleicht stammen die Herbarbelege gar nicht von Moçino oder Sessé selbst, denn außer ihnen nahmen ja noch Castillo und Maldonado an den Expeditionen teil.

Wie dem auch sei: das älteste Orcheosanthus-Material ist niemals beschrieben worden!

Damit sind die ältesten Nomina des Formenkreises — *P. moranensis* und *P. macrophylla*, beide von KUNTH in H. B. K. (1817) beschrieben — samt ihren Belegen zum Angelpunkt des Problems geworden. ERNST (1961: 159) bemerkte: „Wenn *P. macrophylla* sicher mit *P. caudata* identifiziert werden könnte, müßte ihr Name als der älteste gelten. Wenn das nicht möglich ist, tritt derselbe Umstand für *P. moranensis* ein.“ Und Mc VAUGH & MICKEL (1963) entschieden sich für *P. macrophylla*, die ihnen in einem Beleg des BERNHARDI Herbariums (MO) vorzuliegen und mit *P. caudata* identisch zu sein schien.

Die Lösung aber bringt — wie nicht anders zu erwarten — das — offenbar kaum untersuchte: Ausnahme: SPRAGUE (1928)! — Originalmaterial HUMBOLDT's und BONPLAND's aus Paris (P). Der Bogen nr. 4117 zeigt neben zwei Blütenstielen eine kleine, dicht gepackte Rosette von eben den Blättern, die KUNTH (1817: 184) mit der Phrase „foliis spathulatis, obtusis, convexis, glabris, apice ciliatis, sessilibus“ kennzeichnete. Außerdem ist das Duplikat BONPLAND's (siehe S. 146) erhalten, das gleichfalls aus einer Blüte und einer blattreichen kleinen Rosette besteht, mit dessen handschriftlichem Zusatz „*P. mexicana* nr. 4117“! An der Identität der beiden Exemplare ist nicht zu zweifeln. Entscheidend aber ist, daß die genaue, klare und eindeutige Beschreibung KUNTH's, die auf nr. 4117 des Herbariums HUMBOLDT und BONPLAND bezogen werden muß, nichts anderes wiedergibt als die Charakteristik der „Winterrosette“ einer Orcheosanthus-Pflanze! Dieser Tatbestand ist allen Botanikern, die sich nach KUNTH an die Diagnostizierung mexikanischer Orcheosanthus-Sippen machten, entgangen. Das ist auch der Grund dafür, daß SCHLECHTENDAL (1832) mit seiner *P. caudata* ebenfalls lediglich eine Entwicklungsphase beschrieb, da die SCHIEDE'sche Sammelnummer 74 (! HAL-Holotypus-; ! NY, ! MICH) nur die Sommerrosette zeigt, die er ziemlich korrekt mit der Phrase „. . . foliis ovalibus suborbicularibus obtusis, basi fere in petiolum angustatis“ (1832: 393) umschrieb. Da die knappen Diagnosen der Blütenorgane von *P. moranensis* und *P. caudata* einigermaßen übereinstimmen, kann nicht länger bezweifelt werden, daß *P. caudata* SCHLECHT. mit KUNTH's *P. moranensis* identisch ist. Das Nomen *P. caudata* SCHLECHT. ist in die Synonymie zu verweisen.

Die Aufnahme von *P. macrophylla* H. B. K. als gültiges Nomen an Stelle von *P. caudata* und *P. moranensis* durch Mc VAUGH & MICKEL (1963) ist falsch. Sie stützt sich auf die unberechtigte Annahme, daß der Beleg „*Pinguicula macrophylla* H. K.“ (sic!) im BERNHARDI-Herbarium (MO) vom Typusmaterial stamme. Das Typusmaterial repräsentieren allein die beiden Belege nr. 4117 in den Herbarien HUMBOLDT & BONPLAND sowie BONPLAND in Paris (P) !! Damit besteht die in Nordamerika geübte Gewohnheit (z. B. BARNHART, STEYERMARK, STANDLEY u. a.), *caudata*-Formen mit dem Nomen *P. moranensis* zu belegen, zu Recht.

Das Merkmalsgefüge der *P. moranensis* läßt sich in seinen wesentlichen Zügen etwa folgendermaßen umreißen: Die „Winterrosette“ setzt sich aus länglich-spateligen oder breit-spateligen, am Vorderrande abgerundeten oder sich schwach verjüngenden, dann löffelförmig erscheinenden, 10—30 mm langen Blättern zusammen, die zahlreich und dicht gepackt sind. Die „Sommerrosette“ besteht aus großen, gestielten, eirundlichen oder verkehrteirundlichen oder ovalen, etwa 60—115 mm langen und 30—60 mm breiten Blättern, deren Stielteil nicht gewimpert ist. Die großen, etwa 35—50 mm langen Blüten sind lang gespornt. Ihre Kronlappen variieren von lineal-keiliger über breit-keiliger zu verkehrteirunder Form, wobei der Mittellappen der Kronunterlippe etwas größer als die Seitenlappen und an seinem Vorderrande meist flach abgeschnitten oder eingedrückt ist. Die Blütenfarbe ist purpurviolett bis hellrötlich.

Es ist eigentümlich, daß unter den zahlreichen, in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts beschriebenen und abgebildeten Orcheosanthus-Formen nur wenige zu diesem Bilde passen wollen. Dabei stützen sich die Bilder auf die unmittelbare Beobachtung am lebenden Objekt, da die Botanischen Gärten zu Kew und Lüttich mehrfach *Pinguicula*-Sendungen aus Mexiko erhielten.

Bereits 1846 bildete HOOKER *P. orchidioides* ab, die DE CANDOLLE (1844) auf Grund der Sammelnummer 130 ANDRIEUX's aus Oaxaca beschrieben hatte und die sich durch ihre länglich-gestielten Blätter und die länglichen Kronlappen von den anderen Arten unterscheiden sollte. Das HOOKER-Material stammt aus der Gegend von Real del Monte und unterscheidet sich doch wesentlich von den Pflanzen ANDRIEUX's, da die Farbtafel deutlich verkehrteirund-keilige Kronlappen und neben den  $\pm$  spateligen Sommerblättern eine dichte Winterrosette zeigt, deren Blätter klein und eirund-zugespitzt erscheinen. Damit paßt die Pflanze weder zu *P. orchidioides* noch zu *P. moranensis*! SPRAGUE (1928) meinte, daß die eirund-spitzlichen „Winterblätter“ lediglich die exponierten Obertheile von im Grunde genommen spateligen — besser löffelförmigen!! — Blätter wären. Wenn diese Annahme stimmt — und sie hat viel für sich, da die Blätter der Winterrosette bei üppigen Exemplaren zur Löffelform neigen —, ist *P. orchidioides* HOOKER Synonym zu *P. moranensis*. Es bleibt jedoch die Möglichkeit bestehen, daß die „Winterblätter“ tatsächlich „ovatis acutis“ sind, wie HOOKER in seiner Beschreibung zur Abbildung betont. Dann ist *P. orchidioides* HOOKER eine von *P. moranensis* deutlich unterschiedene, mit *P. orchidioides* Dc. gleichfalls nicht identische und überhaupt nicht sicher einzuordnende Sippe. Ich schlage daher vor, *P. orchidioides* HOOKER als nomen dubium vel ambiguum zu verwerfen (vgl. STAPF in ELWES 1911).

Aus dem mexikanischen Staate Vera Cruz (Passo del Macho) bezog MORREN (1872) seine *P. flos-mulionis*, die er aus Samen aufzog. Sie ist durch ihre spatelig-zugespitzten Blätter und ihre keiligen Kronlappen gekennzeichnet. Von Heterophyllie weiß der Autor nichts. Er wollte sie ursprünglich auf *P. oblongiloba* Dc. beziehen, wurde aber brieflich von ALPH. DE CANDOLLE eines Besseren belehrt. *P. flos-mulionis* ist eine üppige *P. moranensis*.

Das gilt auch für FOURNIER's (1873) *P. sodalium*. Doch ist der „Fall FOURNIER“ insofern interessant, weil hier zum ersten Male der Versuch gemacht wurde, die mittlerweile recht unübersichtliche Sect. Orcheosanthus zu gliedern. Es lohnt sich, den Schlüssel wiederzugeben:

„foliis inferioribus squamiformibus	
calcare incurvato	<i>P. orchidioides</i> Dc.
calcare recto	<i>P. moranensis</i> H. B. K.
foliis non squamiformibus	
petalis ovatis, calcare ciliato	<i>P. oblongiloba</i> Dc.
petalis obtusis-truncatis	
calcare recto	<i>P. caudata</i> SCHL.
calcare incurvo	
latis subaequalibus	<i>P. Flos mulionis</i> ED. MORR.
strictis angustioribus, medio longiori et latiori	<i>P. sodalium</i> n. sp.“

FOURNIER unterschied bereits schuppenförmige und nicht schuppenförmige Blätter! Aber von einem phasenbedingten Zusammenhang der Blattformen wußte er nichts. Unverständlich ist, wieso er *P. orchidioides* schuppenförmige Blätter aufzwingt. Oder sollte er einfach die Phrase „foliis spathulatis“, die sowohl in der Diagnose KUNTH's (1817) als auch DE CANDOLLE's (1844) vorkommt, durch seine Formulierung „foliis squamiformibus“ ersetzt haben? Er bemühte sich, *P. caudata*, *P. flos mulionis* und *P. sodalium* zu trennen und übersah die deutlich ausgeprägten Schuppenblätter an den MÜLLER'schen Exemplaren (nr. 114) vom Orizaba, auf die er seine *P. sodalium* gründete! FOURNIER's Schlüssel ist symptomatisch für den Stand des Wissens um die Orcheosanthus-Sippen in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts.

1881 tauchte ein weiteres Nomen auf. SANDER schrieb in der „Home Correspondence“ des Gardeners' Chronicle über eine wahrscheinlich aus Zentralamerika stammende, rosa-lila blühende *Pinguicula*, die ihn an *Masdevallia Lindenii* erinnerte und deren *Sempervivum*-ähnliche Rosetten mit gestiellten, löffelförmigen (!) Blättern er abbildete. Da er sie nicht mit irgendeinem anderen Fettkraut zu identifizieren vermochte, nannte er sie *P. bakeriana*. Ein Jahr später (1882) behauptete HOOKER, daß die SANDER'sche Pflanze lediglich — wie er meinte — eine Jugendform von *P. caudata* sei (siehe S. 10—11) und zog SANDER's Nomen ein.

Die HOOKER'sche Mitteilung rief eine Reihe von „Kommentatoren“ auf den Plan (z. B. WITTMACK 1885), die ihre vorwiegend gärtnerisch interessierten Leser mit der neuen Wendung der Dinge vertraut machen wollten

und Einzelheiten über die Kultur mitteilte. Das kann aber nur bedeuten, daß die 1881 durch die Firma F. SANDER & Sons — denn sie verbirgt sich hinter dem Home-Correspondence-Schreiber — aus Mexiko oder Zentralamerika eingeführten Pflanzen inzwischen in die größeren botanischen Gärten Europas gelangt waren. Die Wahrscheinlichkeit ist groß, daß die Masse des „*caudata*“-Materials, das in den europäischen botanischen Gärten gezogen wird, auf jene Pflanzen zurückgeht, die SANDER eingeführt hatte!! Dadurch würde sich auch leicht die Langlebigkeit des SANDER'schen Nomens erklären lassen, das noch heute in den botanischen Gärten trotz der HOOKER'schen Revision herumspukt.

So wäre denn *P. bakeriana* SANDER Synonym zu *P. moranensis*, wenn nicht die fatalen eirund-zugespitzten Blätter — so schreibt HOOKER (1882)! — der Winterrosette wären! STAFF (in ELWES 1911), der das Typenmaterial in Kew einsehen konnte, bekannte sich zu der Gleichsetzung HOOKER's: *P. bakeriana* = *P. caudata*. Aber SPRAGUE (1928) war sich seiner Sache nicht so sicher, denn er zitierte zu *P. bakeriana* einige Sammelnummern von PARRY & PALMER sowie SCHAFFNER aus San Luis Potosi, deren „Winterrosette“ in der Tat aus breit-eirundlichen, allerdings lang zugespitzten Schuppenblättern besteht, deren Kronlappen aber gar nicht dem verkehrteirund-keiligen Typ von *P. bakeriana* entsprechen.

Das in den botanischen Gärten gezogene *P. „caudata-bakeriana“*-Material bildet Winterknospen mit typisch länglich-spateligen Blättern aus. Es gibt aber auch Pflanzen — meist solche von besonders üppigem Wuchs —, deren „Schuppenblätter“ von im Prinzip länglich-eirunder Form am Vorderrande etwas verschmälert-„zugespitzt“ erscheinen. Das sind die löffelförmigen Blätter SANDER's!! Die Kronlappen sind oft besonders breit verkehrteirund-keilförmig, so daß sich die Oberlippenlappen sogar decken, die der Unterlippe sich berühren können (Taf. 10). Auf solche üppigen Exemplare weist besonders STAFF (in ELWES 1911) hin.

Mit ziemlicher Sicherheit läßt sich die Auffassung vertreten, daß *P. bakeriana* SANDER tatsächlich nichts anderes als eine üppige Form der *P. moranensis* ist. Das Nomen ist in die Synonymie zu verweisen. Andernfalls müßte es verworfen werden, da die „Genealogie“ der Gartenform, auf die es sich gründet, nicht mehr sicher zu rekonstruieren ist.

*P. rosei* WATSON (1911) ist nur eine Form von *P. moranensis* mit auffällig breiten, „crenulaten“ Kronlappen, *P. purpusii* (BRANDEGEE in A. PURPUS 1912) ein nomen nudum. So scheint, wenn die hier vorgetragene Ansicht gebilligt wird, der „Leidensweg“ der KUNTH'schen *P. moranensis* zu Ende zu sein.

*P. moranensis* ist von Tamaulipas und Michoacan in Mexiko bis Santa Ana (Cerro Miramundo) in El Salvador verbreitet. Sie ist unter allen mexikanischen Fettkräutern am meisten gesammelt worden und kommt offensichtlich ziemlich häufig vor. Den besonderen Charakter des Areals habe ich an anderer Stelle hervorgehoben (siehe S. 53—54; vgl. auch Abb. 19, S. 50, und Abb. 38, S. 137). Es spart die ariden und subariden Zonen des mittleren Mexiko und die Senkungsfelder des Isthmus von Tehuantepec aus.

Unsere Art ist ein typischer Vertreter der subtropischen Gebirgsflora Mexikos und Zentralamerikas. Zwischen 1500 und 3800 m wächst sie überall da, wo sich in den Bergen zusagende Bedingungen für eine hygrophile Pflanze finden. Sie siedelt an feuchten Flußufnern, Felsen, steilen Abhängen, an den Wänden von Hohlwegen in kühlen Schluchten, auf Granit- und Kalkboden, aber auch — gleichsam epiphytisch — im feuchten Moos der Baumstämme. Die Standorte können im tiefen Schatten liegen, sie können aber auch der prallen Sonne ausgesetzt sein und zeitweilig gänzlich austrocknen. Sie gehören der Kiefern-Eichenwald-Stufe Mexikos genauso an wie dem Nebelwald El Salvadors.

CANTU (1949) beschreibt einen Standort aus der Sierra de Tepeztlán (Morelos), wo im unteren Teil eines Felshanges (2100—2300 m) eine spezifische hygrophytische Pflanzengesellschaft wächst, zusammengesetzt aus zahlreichen Farnen und Moosen, darunter *Notholaena sinuata*, *Cheilanthus* ssp., *Woodsia mollis*, *Polypodium* ssp., *Selaginella lepidophylla*, und verschiedenen Blütenpflanzen wie *Sibthorpia pichinchensis*, *Heuchera longipetala*, *Monochaetum alpestre* und *Pinguicula „caudata“*, die im Schatten die feuchten Stellen besiedelt.

Vom Gipfel des Miramundo in El Salvador hat LÖTSCHERT (1959; vgl. auch REZNIK & WEBERLING 1963) eine anschauliche Schilderung des Nebelwaldes gegeben. Hier wachsen zwischen üppig mit Epiphyten besetzten Baumriesen (darunter immergrüne *Quercus*-Arten) zahlreiche Baumfarne (*Cyathea* ssp., *Alsophila* ssp. u. a.) und Farne, die den dürftigen Krautwuchs (z. B. *Selaginella martensii*, *Smilacina flexuosa*) völlig zurückdrängen. Die

Epiphyten setzen sich aus Bromeliaceen, Orchidaceen, Cactaceen, Araceen, Lycopodiaceen, Farnen und Moosen zusammen. „Auch Angehörige anderer Familien können als Epiphyten auftreten. So wächst z. B. am Miramundo *Pinguicula moranensis* mit auffallend großen, rosafarbenen Blüten in den triefenden Moospolstern der Baumstämme.“ (LÖTSCHERT 1959: 72.)

Blütenökologische Daten sind mir nicht bekannt, ebensowenig Angaben über die Verbreitungsmittel. Die Pflanzen lassen sich sehr leicht durch Blattstecklinge vermehren. Die Pflanze blüht aus beiden Rosetten. In der Regel blüht die „Sommerrosette“ von April bis Oktober, die „Winterrosette“ von November bis Februar. Die Chromosomenzahl beträgt  $2n = 44$  (Herrz 1926): *P. moranensis* ist ein jüngerer Abkömmling des Orcheosanthus-Formenkreises.

Subsect. *Caudatopsis* subsect. nov.

Folia „hiemis“ lanceolata vel late-ovata in acumen longum attenuata; folia „aestatis“ oblongo-ovata vel spatulata vel suborbiculata solum  $\pm$  adpressum.

Typusart: *P. macrophylla* H. B. K.

Artengruppe mit lanzettlichen oder breit-eiförmigen Winterblättern, die in eine lange Spitze auslaufen. Die Sommerblätter sind verschiedengestaltig und liegen dem Untergrund  $\pm$  dicht an.

35. *P. macrophylla* H. B. K., Nov. gen. spec. 2 (1817) 184

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis filiformibus numerosis. Folia radicalia rosulata integerrima biformia; inferiora (rosula „hiemis“ ut dicitur) numerosa squamosa circuitu late ovata  $\pm$  longe acuminata vel ovato-lanceolata acuminata 8—16 mm longa 3—5 mm lata; superiora (rosula „aestatis“ ut dicitur) pauca (3—6) longe (30—60 mm) petiolata petiolo non ciliato lamina circuitu ovato-suborbiculata vel elliptica obtusa vel rotundata margine vix involuta superne glandulis sessilibus et glandulis stipitatis et utrimque nervi mediani pilis longis vestita 35—90 mm longa 25—70 mm lata. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—3 (5) erecti glandulis stipitatis disperse obtecti (110) 160—200 (230) mm alti uniflori. Flores maximi 35—55 mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis disperse obsitus; labium superum usque ad basin fere trilobum lobis lineari-oblongis acutiusculis; labium inferum usque ad  $\frac{2}{3}$  longitudinis bilobum lobis lineari-oblongis acutiusculis  $\pm$  divergentibus. Corolla ringens profunde bilabiata violaceo-purpurea; labium superum bilobum lobis oblongis rotundatis; labium inferum trilobum lobis oblongo-obovatis apicem versus gradatim dilatatis rotundatis 18—24 mm longis 9—12 mm latis inter se non tegentibus. Tubus infundibuliformis brevissimus sine palato albido-pilosus pilis cylindricis. Calcar cylindricum incurvatum tenue 23—28 mm longum tubum limbumque corollae superans. Pollen (4) 5—6 (7)-colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis nonnullis obsitum. Capsula et Semina ignota.

Chromosomata ignota.

Floret VII—VIII.

Holotypus: „*Pinguicula macrophylla*, S. Rosa“ (manu scriptum); leg. HUMBOLDT & BONPLAND (P). — In schedula: „Herb. Mus. Paris. Herbarium HUMBOLDT & BONPLAND. Amérique Equatoriale.“ (typis exscriptum).

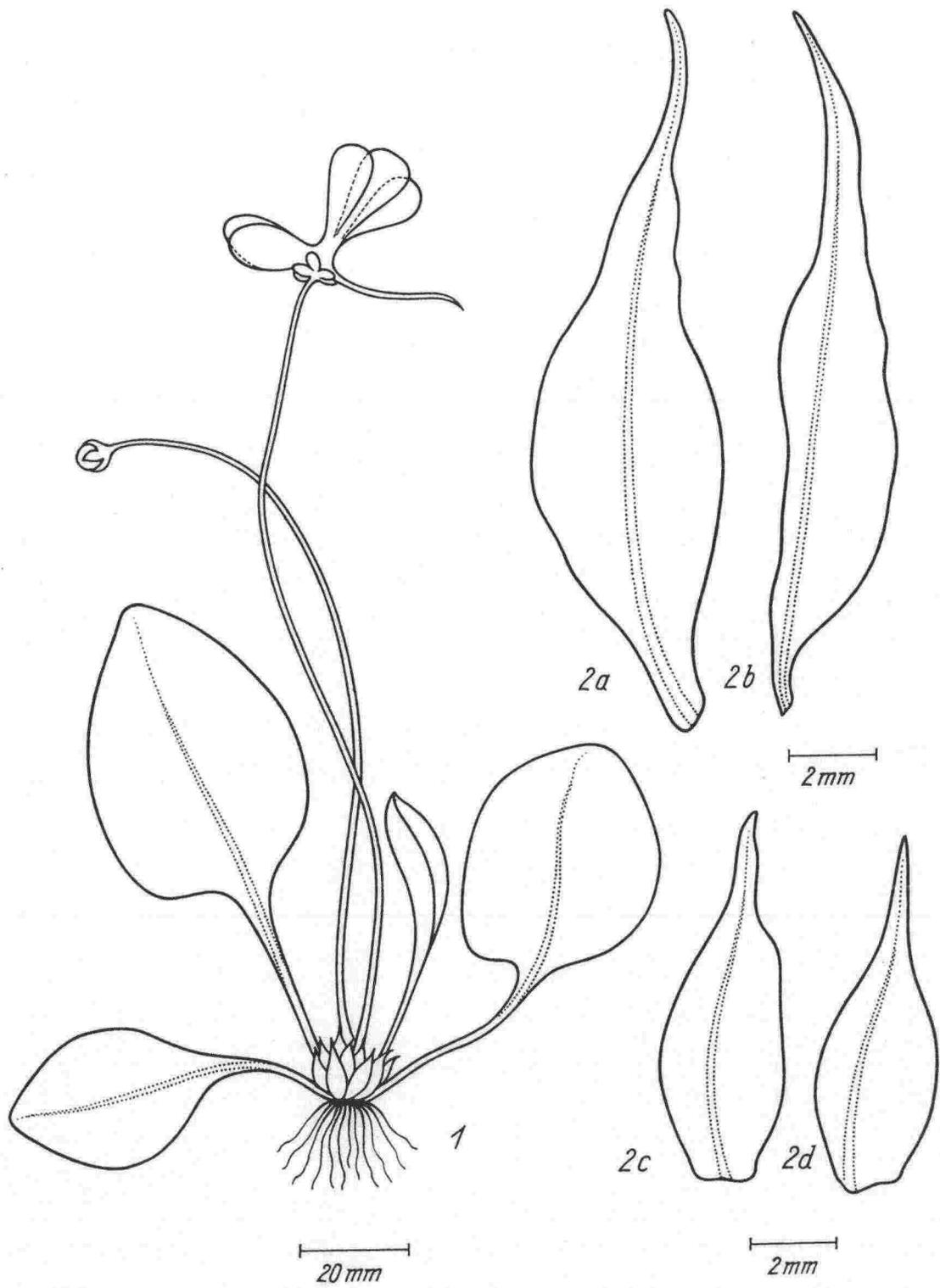
Isotypus: „*P. macrophylla*. Foliis subrotundo ovalibus apice obtusis planis. Habitat in collibus novae hispaniae inter Guanajuato et Santa Rosa.“ (leg. HUMBOLDT & BONPLAND — P; sub „*P. macrophylla* — Isotype. Am. Equat. no. 4117, herbarium donné par Mr. BONPLAND en 1833“. Specimen mixtum).

Hab. in montibus Novae Hispaniae; adhuc solum prope San Luis Potosi et Real del Monte Mexicanorum inventa.

Syn.: *P. caudata* HEMSLEY, Biol. Centr. Am. Bot. 2 (1881/82) 470 pr. p.!; ERNST in Bot. Jb. 80 (1961) 158; RZEDOWSKI in Acta Cient. Potosina 3 (1955) 109 — *P. bakeriana* SPRAGUE in Kew Bull. (1928) pr. p.!

Icon. nostr.: Abb. 5, Fig. 5, S. 20 (pili); Abb. 35, Fig. 1, S. 132 (flos); Abb. 36, Fig. 1a—c, S. 133 (folia aestatis); Abb. 37, Fig. 1a—e, S. 135 (folia hiemis); Abb. 39, S. 145 (habitus).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 38, S. 137.



*Pinguicula macrophylla* H.B.K. [PALMER no. 30 - San Luis Potosi]

Abb. 39. *P. macrophylla*. Zeichnung nach Herbarmaterial (PALMER nr. 30). 1: Habitus. — 2 a—d: Blätter der Winterrosette.

**Specimina visa:**

Mexico: SAN LUIS POTOSÍ: San Luis Potosí (PARRY & PALMER 692-NY; leg. PALMER 30-UC 139707, C, NA 19064; leg. SCHAFFNER 103-C, GOET, NY; FESTER-CLF), Pico El Agujón (leg. MEDELLIN-LEAL 1341-SLP), Puerto de la Huerta (leg. MEDELLIN-LEAL 647-SLP); HIDALGO: Real del Monte (leg. MARTINEZ 15062-S).

1878 sammelten C. C. PARRY & E. PALMER bei San Luis Potosí in Mexiko eine stattliche *Pinguicula*, die sich durch ihre großen, sehr lang gestielten Blätter mit im Umriß fast kreisförmiger Lamina und  $\pm$  herzförmigem Grunde auszeichnet. Diese „Sommerblätter“ umschließen eine dicht gepackte kleinblättrige Rosette aus breit eirundlichen, deutlich in eine Spitze ausgezogenen „Schuppenblättern“. Die langen Blütenstiele sind fast kahl. Die großen, langgespornten Blüten besitzen breite, verkehrteirunde, am Grunde stark verschmälerte Kronlappen. Die gleichen Typen sammelte ein Jahr später SCHAFFNER an den gleichen Örtlichkeiten. PALMER wiederholte seine Aufsammlung 1902.

SPRAGUE (1928) brachte die PARRY-PALMER-Typen mit *P. bakeriana* SANDER in Verbindung. Aber die Blätter der „Sommerrosette“ (Bot. Mag. 108, 1882: t. 6624) passen gar nicht zu denen der San-Luis-Potosi-Pflanze, ebensowenig die „Winterblätter“. Auf die Unterschiede im Bau der Kronlappen machte SPRAGUE selbst aufmerksam.

Von größerem Gewicht scheint mir eine Bestimmung BARNHART's aus dem Jahre 1938 zu sein, die sich auf einem Zettel eines Bogens aus dem Herbarium CANBY (nr. 10 = PARRY & PALMER nr. 694-NY) befindet. Sie lautet auf *P. macrophylla* H. B. K.

Als *P. macrophylla* beschrieb KUNTH (1817) ein Blatt und einen blütenlosen Stiel, die HUMBOLDT & BONPLAND in Mexiko zwischen der Stadt Guanajuato und dem „Weiler“ Santa Rosa gesammelt hatten. Seither ist das Nomen ein steter „Stein des Anstoßes“.

Auf dem Duplikat der Aufsammlung, das BONPLAND dem Pariser Museum (P) 1833 übereignete und das allgemein als Isotyp zu *P. macrophylla* gilt, finden sich neben einem gestielten Blatt (!!) und einem blütenlosen Stiel (!!) eine kleinblättrige Rosette und eine Einzelblüte. Gehörten diese vier Pflanzenteile zu einem Individuum, dann wäre das *macrophylla*-Problem gelöst. Leider ist dem ganz und gar nicht so! Dem Bogen sind zwei handschriftliche schedulae BONPLAND's aufgeklebt. Der erste Zettel trägt den Vermerk „*P. macrophylla*“, die Ortsangabe „inter Guanajuato et Santa Rosa“ und eine lateinische Diagnose, die im Wortlaut der KUNTH'schen Beschreibung fast gleicht. Auf dem zweiten Zettel aber ist von einer Pflanze mit Blüte und blattreicher Rosette die Rede, die „*P. mexicana*“ genannt wird, die Nummer 4117 (!!) trägt und der späteren *P. moranensis* entspricht.

Das BONPLAND-Duplikat enthält also beide KUNTH'schen Sippen: Blatt und blütenloser Stiel sind das genaue Doppel des Typusbogens, die reichblättrige Rosette ist das Doppel zum Typusbogen nr. 4117, und die Einzelblüte ist ein Fremdling — Tubus zylindrisch, Sporn extrem kurz, Kronlappen länglich —, der gar nicht in die BONPLAND'sche Sammlung gehört!! Der sogenannte *macrophylla*-Isotypus-Bogen (P) ist in Wirklichkeit das Isotyp-Material zu *P. macrophylla* und *P. moranensis* samt fremder „Zutat“.<sup>28</sup>

Eine genauere Untersuchung des Holotypusbogens, die mir durch das besondere Interesse und Entgegenkommen von Herrn Prof. A. AUBREVILLE, Paris, ermöglicht wurde, ergab, daß außer einem großen „Sommerblatt“ und vier abgeblühten und teilweise fruchtenden Blütenstielen noch die Reste der Winterrosette erhalten sind. Sie setzt sich aus kleinen, eiförmigen, relativ lang zugespitzten „Schuppenblättern“ zusammen. Die spezifische Ausbildung der „Winterblätter“ und das langgestielte, unbehaarte „Sommerblatt“ — in dieser Gestalt in der Orcheosanthus-Verwandtschaft ohne Entsprechung — ordnen das HUMBOLDT-BONPLAND-Material zwanglos den PARRY-PALMER-Typen zu. *P. macrophylla* gehört nicht in die Synonymie von *P. moranensis*. Sie ist eine von dieser Art grundverschiedene und eigenwertige Sippe von gleichem Range.

Zu erwägen bliebe, ob etwa *P. orchidioides* Dc. dem *macrophylla*-Typ ähnelte. Dafür könnten die länglichen, langgestielten und in auffälliger Weise zurückgebogenen „Sommerblätter“ des ANDRIEUX'schen Typusbogens (nach SPRAGUE 1928<sup>29</sup>) sprechen. Die Diagnose selbst bietet zu wenig Anhaltspunkte. Da mir das Typus-

<sup>28</sup> Der Bogen „*P. macrophylla* H. K.“ (sic!) aus dem BERNHARDI-Herbarium (MO) hat nichts mit dem Originalmaterial HUMBOLDT's & BONPLAND's zu tun (siehe S. 141). Er enthält *P. moranensis*.

<sup>29</sup> Vielleicht gehört auch HARTWEG 509 hierher.

exemplar (G-DC) nur in einer Fotokopie vorliegt, kann ich nicht entscheiden, ob die „Winterblätter“ denen des *macrophylla*-Typs entsprechen. Sollte das der Fall sein, so ist das DE CANDOLLE'sche Nomen synonym zu *P. macrophylla* H. B. K.

Die wenigen Sammelnummern vermitteln keine richtige Vorstellung von der Verbreitung der Sippe (Abb. 38, S. 137). Vielleicht ist die *Pinguicula* sp. in der Arbeit von RZEDOWSKI, J. & G. C. (1957) *P. macrophylla*. Dann siedelte die Art zusammen mit *Agave celsii*, *Pilea serpyllifolia* und *Sedum* ssp. in der Eichenwaldstufe (*Quercus rugulosa* und *Q. Hartwegii* als Dominanten) in den feuchtesten Teilen der Gebirge.

### 36. *P. oblongiloba* Dc. Prodr. 8 (1844) 27

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus filiformibus adventitiis numerosis. Folia numerosa radicalia rosulata integerrima biformia; inferiora (rosula „hiemis“ ut dicitur) lanceolata acuta (5) 8—12 (15) mm longa (1) 2—3 (5) mm lata; superiora (rosula „aestatis“ ut dicitur) pauca (4—6) spathulato-rotundata vel oblonga distincte petiolata petiolo erecto  $\pm$  12—23 mm longo margine pilis cylindricis 2—3 mm longis ciliato superne glandulis sessilibus dense vel glandulis stipitatis modice dense vestita (23) 30—40 (42) mm longa (8) 10—20 (27) mm lata. Hibernacula nulla. Pedicelli 1—3 (vel plures?) erecti glandulis stipitatis dense obsiti (60) 80—130 (154) mm alti uniflori. Flores maximi (28) 30—38 (42) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis dense obtectus; labium superum trilobum lobis lanceolatis; labium inferum bilobum lobis lanceolatis acutis. Corolla ringens profunde bilabiata labiis subaequalis „purpureo-violeacea“ extus glandulis stipitatis obsita; labium superum bilobum lobis oblongis obovatis apicem versus  $\pm$  angustatis 6—10 mm longis 5—7 mm latis; labium inferum supero paulo maius trilobum lobis oblongo-lanceolatis vel oblongo-obovatis apicem versus  $\pm$  distincte angustatis vel rotundatis 9—13 mm longis 5—8 mm latis. Tubus late infundibuliformis brevissimus 3—4 mm longus intus pilosus pilis longis cylindricis capitatis irregulariter ordinatis sine palato. Calcar cylindricum aeuminatum incurvatum longissimum (13) 18—23 (26) mm longum tubum limbumque corollae multum superans intus pilosus pilis cylindricis. Pollen 5—6 (7)-colporatum. Capsula ignota.

Chromosomata ignota.

Floret V—VII.

Holotypus: A. Dc., Ic. Mex. ined. (1874), t. 1071, Fig. 2.

Hab. in rupibus et declivibus umbrosis humidis regionis frigidae montibus Novae Hispaniae; adhuc in civitatibus Durango, Jalisco, Guerrero, Michoacan, Mexico et Oaxaca hinc inde inventa.

Syn.: *P. caudata* HEMSLEY in Biol. Centr. Am. Bot. 2 (1881/82) 470 pr. p.!; ERNST in Bot. Jb. 80 (1961) 158 pr. p.! — *P. vulgaris* SÉSSÉ et MOÇIÑO, Pl. Nov. Hisp. ed. 2 (1893) 5 — *P. macrophylla* Mc VAUGH & MICKEL in Brittonia 15 (1963) 135—137 pr. p.!

Icon.: MORREN in Belg. Hort. 22 (1872) 373 — A. Dc. in Moç. & SÉSSÉ, Calq. dess. Fl. Mex. (1874), t. 1071, fig. 2 — Mc VAUGH & MICKEL in Brittonia 15 (1963) 136, fig. 2 (1—3; flos).

Icon. nostr.: Abb. 5, Fig. 4, S. 20 (pili); Abb. 35, Fig. 5, S. 132 (flos); Abb. 36, Fig. 5a—e, S. 133 (folia aestatis); Abb. 37, Fig. 5a—f, S. 135 (folia hiemis); Taf. 11 (habitus); Abb. 40, Fig. 2, S. 148 (habitus).

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 38, S. 137.

#### Specimina visa:

Mexiko: DURANGO: Coyotes (MAYSILLES nr. 7188-NY, TEX 189020); JALISCO: near Guadalajara (PRINGLE-VT), wet ledges near Guadalajara (PRINGLE nr. 2554-VT); GUERRERO: Mina, Toro Muerto (HINTON et al. nr. 14504-NY, UC M 113895); MICHOACAN: Coalcomán, Ocorla (HINTON et al. nr. 13841-NY); MEXICO: Toluca (HITCHCOCK & STANFORD nr. 7224-WTU 58486); OAXACA: Tonagua (LIEBMANN pl. mex. nr. 2679-C).

Im Jahre 1844 beschrieb A. DE CANDOLLE eine *P. oblongiloba*, deren Typus die Pflanze der Abbildung t. 1071, fig. 2 des sogenannten Codex MOÇIÑO (Icones florae mexicanae ineditae) darstellt. Er hatte die Aquarellsammlung, die während der von MOÇIÑO gemeinsam mit SÉSSÉ im Auftrage der spanischen Krone in den Jahren 1786—1803 durchgeführten Entdeckungsreisen in Mexiko und Zentralamerika von den Malern DE LA CERDA und A. ECHEVERRÍA zusammengestellt worden war, zur Zeit des Aufenthaltes MOÇIÑO's in Genf und Montpellier (1816) kopieren lassen. Die Originalsammlung nahm MOÇIÑO mit nach Spanien, wo sie seit seinem Tode ver-

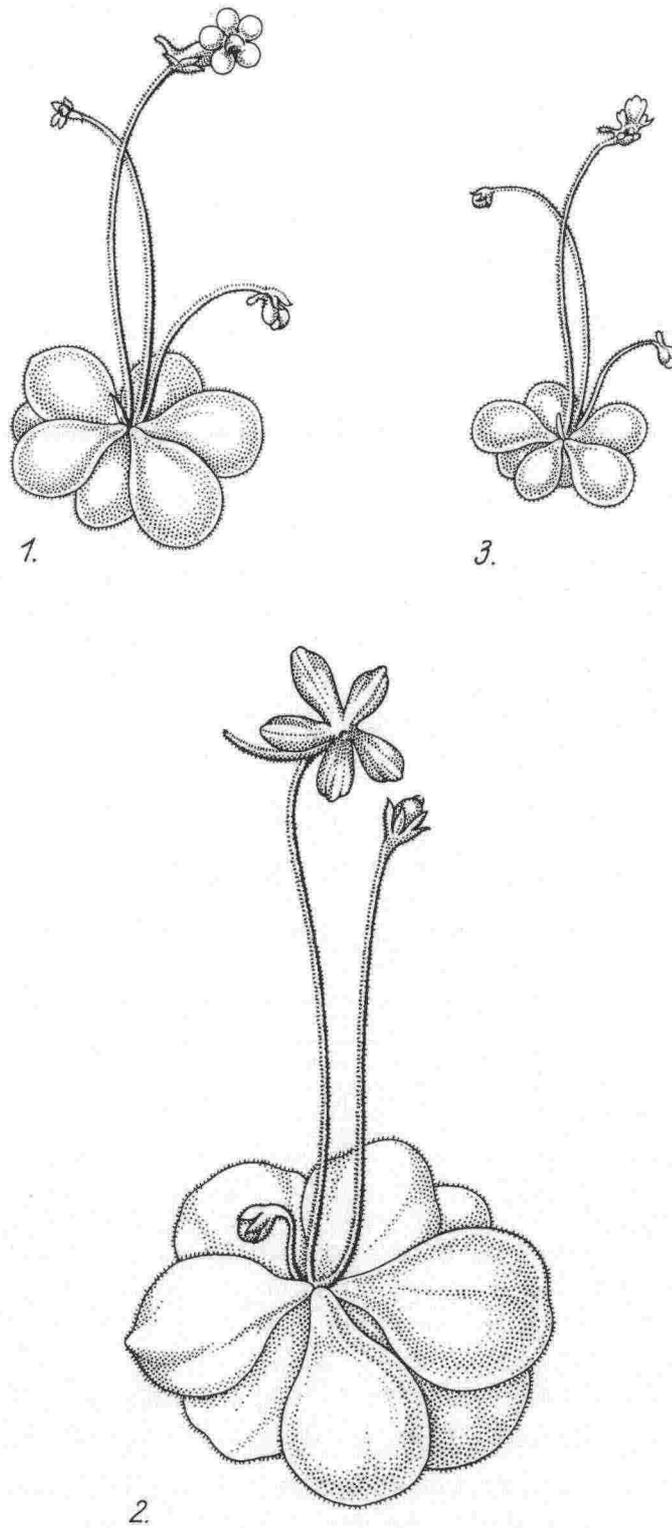


Abb. 40. Nachzeichnung der *Pinguicula*-Abbildungen der DE CANDOLLE'schen „ *Ic. Mex. ined.*“ (1874), t. 1071. — Fig. 1: *P. lilacina* (= *P. obtusiloba* DC). — Fig. 2: *P. oblongiloba*. — Fig. 3: *P. crenatiloba*. — Beachte die in allen Figuren invers aufgesetzten Blüten.

schollen ist. Wir kennen das Werk folglich nur in Form der Pausen, die DE CANDOLLE 1874 unter dem Titel „Calq. dess. Fl. Mex. Moç. et Sessé“ herausgab.

Diese Zusammenhänge sind insofern von Bedeutung, als das Herbarium MOÇIÑO & SÈSSÉ (MA) kein Belegexemplar der DE CANDOLLE'schen Art enthält. Damit erhebt sich die Frage, ob es Sammelnummern gibt, die sich eindeutig auf DE CANDOLLE's Typ beziehen lassen.

Die klare Zeichnung entspricht der Diagnose im Prodrömus vollständig. Das augenfälligste Merkmal der Sippe sind die länglichen Kronlappen, die aus schmalem Grund sich verbreitern, um zum abgerundeten Vorderende hin wieder schmaler zu werden. Daneben hebt die Beschreibung die spateligen Blätter und den langen zylindrisch-zugespitzten Sporn hervor. Eine Rolle spielt ferner die „Behaarung“ von Blütenstiel, Kelch, Sporn und Ovarium, unter der wir natürlich eine Drüsenbehaarung verstehen müssen, was der Zeichner sicher nicht wußte: Alle drei Abbildungen der Fettkräuter des „Codex Moçino“ zeigen dicht behaarte Pflanzen. Abgesehen von diesem Fehler verdient noch die eigentümliche „Befestigung“ der Blüte am Blütenstiel erwähnt zu werden: Sie ist um 180° gedreht — Unterlippe und Oberlippe vertauscht! — aufgesetzt, obwohl zeichnerisch die Blüte — das beweist die Verteilung von Licht und Schatten! — absolut richtig aufgefaßt ist (siehe Abb. 40, S. 148; man drehe die Abbildung um 180°, um sich davon zu überzeugen). Diese eigentümliche Darstellung des Blütenansatzes am Blütenstiel, die allen *Pinguicula*-Abbildungen des Codex gemeinsam ist, zwang DE CANDOLLE, in seinen Diagnösen zu schreiben: „calcare lobisque maioribus per anthesin sursum spectantibus“. In einem Brief an MORREN (in MORREN 1872: 374) weist er darauf hin und vermutet: „La position inverse de la fleur pourrait être aussi une erreur du dessinateur“, bekräftigt aber die prinzipielle Exaktheit der Zeichnung, insbesondere in Hinsicht auf die Form der Kronlappen. Von Heterophyllie weiß er nichts.

Es kommt nun fast einer Sensation gleich, daß tatsächlich in der Sammelnummer 14504 HINTON's ein Beleg existiert, der die Vorlage zu DE CANDOLLE's Pause seiner *P. oblongiloba* hätte abgeben können (Taf. 11). Kurioserweise ist die Blüte der mittleren Pflanze wie in der Abbildung invers „aufgesetzt“! Am meisten frappiert die Ähnlichkeit bezüglich der Formung der Kronlappen. Sie gleichen denen der Abbildung aufs Haar (Abb. 40, S. 148). Da auch die deutlich gestielten Blätter der Zeichnung entsprechen, ist die HINTON'sche *Pinguicula* nichts anderes als *P. oblongiloba* Dc.!

MC VAUGH & MICKEL haben die HINTON'sche Sammelnummer ebenfalls untersucht, stießen auf die eigentümlichen Kronlappen und glaubten, diese Lappenform einer Variationsreihe einordnen zu können, die schließlich zu den breit-keilförmigen Kronlappen gewisser *moranensis*- bzw. *macrophylla*-Formen führt. Wäre die Lappenform tatsächlich das einzige Merkmal, das *P. oblongiloba* von z. B. *P. moranensis* trennte, dann könnte man dieser Ansicht einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit nicht absprechen. Doch die Autoren unterließen es, die Blattrosette zu untersuchen. Und hier zeigt es sich, daß die Winterrosette aus typisch lanzettlichen, etwa 10—15 mm langen Schuppenblättern besteht, die absolut von den bei *P. moranensis* bekannten spateligen Winterblättern verschieden sind. Außerdem sind die „Laubblätter“ am Stiel lang gewimpert, ebenfalls ein Merkmal, das *P. moranensis* abgeht.

So erweist sich *P. oblongiloba* als völlig eigenwertige Sippe mit charakteristischem Merkmalskomplex. Die Winterrosette wird aus zahlreichen lanzettlichen, 10—15 mm langen und  $\pm 3$  mm breiten Blättern gebildet. Die Sommerrosette setzt sich aus wenigen spatelig-länglichen „Laubblättern“ zusammen, deren aufrechte Stielteile von langen Haaren berandet sind, die den Blütenstiel gleichsam umhüllen. Schaft und Kelch sind stark drüsig. Die tief zweilippige Krone zeichnet sich durch den langen Sporn und die typisch länglich-verkehrteirunden Kronlappen aus. Orcheosanthus-Typen wie die z. B. von MAYSILLES in Durango und LIEBMANN in Oaxaca gesammelten müssen gleichfalls *P. oblongiloba* zugeordnet werden.

*P. oblongiloba* ist bisher aus den mexikanischen Staaten Durango, Jalisco, Guerrero, Michoacan, Mexiko und Oaxaca bekannt. Sie wächst in Höhen zwischen etwa 1700 und 2500 m „on rocks in pine forest“ oder in „open grasslands with patches of oak-pine-woodland on a shady slope under oaks“, wie manche Sammler vermerken.

Chromosomenzahlen sind nicht bekannt.

11. Sect. *Pinguicula* CASPER

Folia uniformia vel biformia hibernaculis hibernantes; corolla bilabiata limbo obliquo labio infero supero maiore; tubus infundibuliformis; calcar porrectum tubum subaequans vel superans.

Typusart: *P. vulgaris* L.

Syn.: Sect. II. Pionophyllum Dc. Prodr. 8 (1844) 28, pr. p.!; ERNST in Bot. Jb. 80 (1961) 151, 153 pr. p.! — Subgen. Pionophyllum BARNHART in Mem. N. Y. Bot. Gard. 6 (1916) pr. p.!

Zum Unterschiede von den beiden vorausgegangenen Sektionen der Untergattung *Pinguicula* werden in dieser Artengruppe, die über die gesamte gemäßigte Zone der Nordhalbkugel mit dem Schwerpunkt in Europa verbreitet ist, Winterknospen ausgebildet. Der temperierte Wuchsformtyp tritt in seinen beiden Varianten auf. Die zweilippige Krone, deren Unterlippe die Oberlippe in der Regel an Größe merklich übertrifft, besitzt eine trichterige Kronröhre von wechselnder Länge, die in den sich in Richtung des Tubus erstreckenden Sporn übergeht.

Hier die Typusart der Gattung: *P. vulgaris* L.

Ser. *Longifoliae* CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 61

Folia biformia vel uniformia; superiora elongata taeniiformia margine undulata; corolla profunde bilabiata lobis longioribus quam latis; tubus brevissimus; calcar longissimum.

Typusart: *P. vallisneriifolia* WEBB.

Die Reihe umfaßt zwei felsbewohnende Arten des westlichen Mittelmeergebietes, die im Bau der Blüte an die *Orcheosanthus*-Typen „erinnern“. Die lang bandförmigen und am Rande gewellten Blätter sowie die große, langgespornte, kurzröhrlige Blüte zeichnen die Sippen besonders aus.

37. *P. vallisneriifolia* WEBB, Otia Hispan. (1853) 48

Perennis stolonifera. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis numerosis filiformibus. Folia radicalia rosulata integerrima biformia; inferiora 5—8 sessilia elliptico-ovato-oblonga obtusa vel rotundata margine non involuta (25) 30—40 (55) mm longa (12) 15—20 (25) mm lata glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis disperse vestita; superiora 6—15 erecta solum non adpressum longissima taeniiformia basin versus angustata subpetiolata acutiuscula margine  $\pm$  undulata superne glandulis sessilibus dense et glandulis stipitatis modice dense vestita (40) 100—200 (260) mm longa (3) 8—20 (28) mm lata laete-viridia. Hibernacula. Pedicelli 1—8 erecti filiformes glandulis stipitatis modice dense obsiti folia elongata vix superantes (50) 100—150 (175) mm alti uniflori. Flores maximi (20) 25—35 (40) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis modice dense obsitus laete viridis; labium superum profunde trilobum lobis ovato-oblongis vel ovatis basin versus angustatis apice obtusis duplo vel triplo longioribus quam latis; labium inferum usque ad  $\frac{1}{2}$  longitudinis bilobum lobis obovatis. Corolla bilabiata violacea cum macula albida extus glandulis stipitatis singularibus vestita labiis subaequalibus; labium superum bilobum lobis ovato-oblongis obtusis; labium inferum trilobum lobis longioribus quam latis obovato-oblongis inter se tegentibus. Tubus infundibuliformis brevissimus  $\pm$  5 mm longus intus pilosus pilis longis cylindricis. Calcar cylindrico-subulatum rectum vel subincurvum (8) 10—14 (20) mm longum tubum limbumque corollae subaequans. Stamina  $\pm$  2 mm longa. Ovarium ovoideum glandulis stipitatis dense obsitum. Stigma bilabiatum labio infero maximo flabelliformi. Capsula ovoidea calycem vix superans. Semina scobiformia numerosa alveolata.

Chromosomata ignota.

Floret V—VII.

Holotypus: in Baetica ... non longe ab Velez-el-Rubio (BLANCO 1851 — non vidi!).

Hab. in rupibus umbrosis aquae madidis et ad rivulorum fontes Hispaniae meridionali-orientalis.

Syn.: *P. longifolia vallisneriifolia* GANDOGER in Bull. Soc. bot. Fr. 52 (1905) 453 — *P. longifolia* f. *vallisneriaefolia* HERVIER, Bull. Acad. Int. Geogr. Bot. Le Mans 19 (1907) 74 — *P. leptoceras* b. *longifolia* REICHENBACH fil., Icon. fl. Germ. Helv. 20 (1862) 146 pr. p.!

Icon.: WEBB, Otia Hispanica ed. 2 (1853), t. 45 — SCHINDLER in Österr. bot. Z. 58 (1908), t. 3, fig. 1; t. 4, fig. 9—11 — CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 18, Abb. 5, fig. 1; 63, Abb. 12, fig. 2—3.

Icon. nostr.: Abb. 4, Fig. 2, S. 19 (pili); Taf. 12 (habitus).

Tab. distr. geogr.: CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 66, Abb. 13 — CONTANDRIOPOULOS, Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines (1962) 247, carte no. 24.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 41, S. 152.

**Specimina visa:**

Spanien: ALMERIA: Sierra de Abrocena (GROS? nr. 115246-MA); GRANADA: Sierra Nevada (?-MA); JAÉN: Sierra de la Cabrilla (REVERCHON nr. 1429-P, G, MA, PRC, E); Sierra de Cazorla (GANDOGGER-JE, W), Aquilones de Fuente Umbria (LACAITA-G; CUATRECASAS nr. 77773-BG); Sources du Guadalquivir, Baranco del Río Guadalentin (REVERCHON-MA, PRC, E, H, CLF, LD, WU), Cueva de la Magdalena (REVERCHON nr. 1311-G, GFW, JE, LD, LE, MA, P, PRC, W; CUATRECASAS nr. 77772-BC); Choradillo de la Magdalena (HEYWOOD & ALSTON-LIVU); Sierra de Segura, Cascades ou Choros près Riopar (BOURGEAU nr. 647-E, P, TL, LD; CUATRECASAS nr. 53051-BC); Cataractes de los Chorros (PORTA et RIGO-W); CUENZA: Hoz de Beteta (CABALLERO-MA).

Im Jahre 1851 sammelte BLANCO unweit Velez-Rubio in Südostspanien eine eigenartige, großblütige *Pinguicula*-Art, die WEBB (1853) als *P. vallisneriaefolia* beschrieb und abbildete. Schon ein Jahr früher (1850) hatte BOURGEAU in der Sierra Segura die Pflanze entdeckt, erkannte ihren besonderen Charakter aber nicht und identifizierte sie mit *P. longifolia* aus den Pyrenäen. Auch PORTA & RIGO, die 1891 in Jaén sammelten und ebenfalls auf WEBB's Pflanze stießen, waren sich über ihren Fund nicht im klaren. Sie hielten ihre *Pinguicula* für *P. grandiflora*. Erst 1899 ging REVERCHON bewußt darauf aus, *P. vallisneriifolia* bei Velez-Rubio erneut zu suchen, um die Zweifel, die mittlerweile an der Existenz dieser Sippe entstanden waren, zu zerstreuen oder zu bestätigen. Seine Suche war vergeblich und *P. vallisneriifolia* gleichsam zu einem „Mythos“ geworden (HERVIER 1905). Doch GANDOGGER gelang es nur 3 Jahre später (1902) in der Sierra de Cazorla in der Provinz Jaén an außerordentlich reichen Standorten WEBB's Art wiederzufinden. Von nun an waren alle geäußerten Zweifel hinfällig, und in der Folgezeit wurde die schöne Art noch mehrmals gesammelt (so REVERCHON 1904, 1905; LACAITA 1928; CUATRECASAS; HEYWOOD & ALSTON 1955).

*P. vallisneriifolia* zeichnet sich durch die sehr langen und schmalen, bandförmigen Blätter, die den Blütenstiel oft überragen, durch die großen, blaßvioletten, am Schlund weiß gefleckten Blüten, deren Kronröhre außerordentlich kurz und deren Sporn sehr lang, schlank und meist schwach eingebogen sind, besonders aus. Die bandförmigen Blätter werden in der Regel von einem Kranze kürzerer, im Umriss breit-ovaler bis elliptisch-länglicher, sitzender Blätter umgeben: die Art ist heterophyll! Wesentlich ist auch, daß die Kronlappen länglich-verkehrteiförmig sind und sich mehr oder weniger decken. Ausläufer werden gebildet.

Über die Bewertung der Sippe gehen die Ansichten weit auseinander. Fast allen Autoren ist die Ähnlichkeit mit *P. longifolia* aufgefallen, was GANDOGGER (1902) z. B. zu der Bemerkung veranlaßte, daß *P. vallisneriifolia* nichts anderes als eine Form der *P. longifolia* mit linearen, verlängerten Blättern zu sein scheine.

SCHINDLER (1907/08) lagen nur wenig Belege vor. Sie ließen ihn aber den Schluß ziehen, daß *P. vallisneriifolia* zwar mit *P. longifolia* verwandt, aber dennoch eine von dieser Sippe gut geschiedene Art sei. ERNST (1961) ist von ihrem Artwert ebenfalls überzeugt. Über die Beziehungen zwischen den beiden Arten habe ich mich ausführlich in meiner „Revision ...“ (CASPER 1962a: 63—64) geäußert. Ich verweise hinsichtlich der Einzelheiten auf meine Ausführungen dort.

Ich fasse die von HERVIER (1905) in der Sierra Cabrilla an sonnigen Stellen gesammelten kurzblättrigen und kleinblütigen Formen lediglich als Spielarten der „Schattenpflanze“ *P. vallisneriifolia* auf und behandle sie taxonomisch entsprechend, obwohl ihr systematischer Wert zweifelhaft ist.

*lus. brevifolia* CASPER, Repert. spec. nov. 66 (1962) 65 — *P. longifolia* HERVIER, Bull. Acad. Int. Geogr. Bot. Le Mans 19 (1907) 72—75;

differt a typo foliis superioribus minoribus, 40—60 mm longis 15—20 mm latis floribus minoribus (15) 17—24 (27) mm longis (calcaribus inclusis) obscure violaceis; calcaribus plus minusve conicis (3) 6—8 (10) mm longo.

An sonnigen Felsen der Sierra Cabrilla.

*P. vallisneriifolia* gilt als ein Endemit der Berge Cazorlas, genauer gesagt als eine Sonderart der Gebirge im Quellgebiet des Guadalquivir. Unterdessen sind aber noch mehr Fundorte dazugekommen, die beweisen, daß die Sippe viel weiter verbreitet ist als ursprünglich angenommen wurde und sicherlich noch an manchen Stellen entdeckt werden wird. So gehört BOURGEAU's Pflanze aus der Sierra de Segura, wie schon SCHINDLER (1907/08) vermutete, ebenfalls zu *P. vallisneriifolia*, und CABALLERO (1944) gibt sie von Hoz de Beteta aus der Serrania de

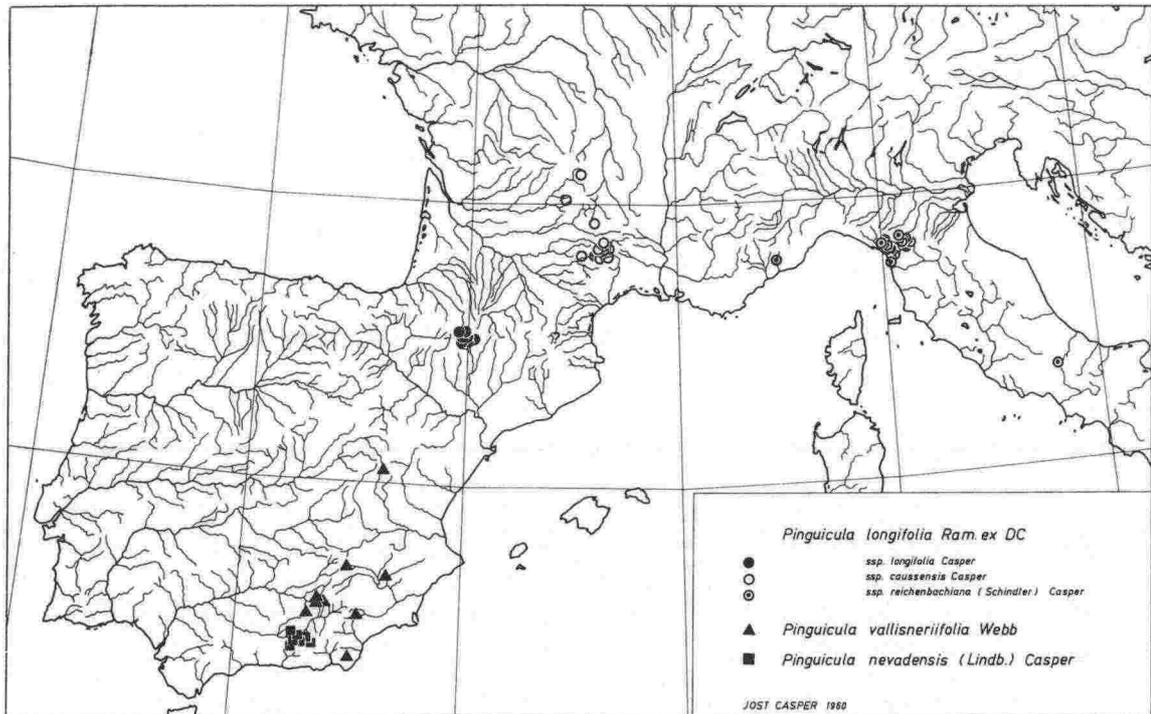


Abb. 41. Areale von *P. longifolia*, *P. vallisneriifolia*, *P. nevadensis*.

Cuenza an, dem nördlichsten bisher bekannten Fundort auf der Halbinsel. Auch die im Herbarium zu Madrid unter den Sammelnummern 149061 und 115246 liegenden Belege sind zu *P. vallisneriifolia* zu rechnen, so daß deren Areal auch die Sierra de Abrocena und Teile der Sierra Nevada (?) umfaßt (Abb. 41, S. 152).

*P. vallisneriifolia* ist ein typischer Felsbewohner. Die meist vertikalen Felswände, an denen sie ihre aufrechten Rosetten mit Vorliebe entwickelt, sind meist beschattet und sehr feucht, weil ständig von Wasser überrieselt. Die Pflanze haftet an den schlüpfrigen, mit Kalktuff dünn bekleideten Wänden, obwohl ihre Wurzelentwicklung relativ gering ist. Im Quellgebiet des Guadalquivirs, am Barranco del Rio Guadalentin kommt sie noch in 1700 m Höhe vor. HEYWOOD fand sie meist in Gesellschaft von *Adiantum capillus-veneris* und *Potentilla caulescens* sowie von *Viola cazorlensis*.

Nächstverwandt mit *P. vallisneriifolia* sind die bereits erwähnte *P. longifolia* und die bisher entweder mit *P. vulgaris* oder *P. leptoceras* verwechselte *P. nevadensis* aus der Schneeregion der Sierra Nevada. Auf das relativ hohe Alter von *P. vallisneriifolia* deutet das streng südostiberische Areal hin. Auch verschiedene „archaische“ morphologische Züge, wie die eigentümlich heterophylle Beblätterung, die allerdings mit der der Orcheosanthus-Sippen nicht zu vergleichen ist, die große, langgespornte und kurzröhrige Krone weisen auf ein eigenständiges Merkmalsgefüge hin. Irgendwie ist *P. vallisneriifolia* im sonst so geschlossenen *vulgaris*-Kreise eine fremdartige Erscheinung. Es wird wichtig sein, ihre Chromosomenzahl zu ermitteln.

### 38. *P. longifolia* RAM. ex DC., Fl. France 3 (1805) 728

Perennis. Rhizoma simplex breve, radicibus adventitiis numerosis filiformibus. Folia 5—11 radicalia rosulata integerrima uniformia erecta maxima elongata in petiolum alatum attenuata margine undulata superne glanduloso-viscosa glandulis sessilibus stipitatisque dense vestita (25) 60—130 (175) mm longa (8) 10—20 (22) mm lata laete viridia. Hibernacula; gemmae. Pedicelli 1—5 erecti glandulis stipitatis disperse obtecti (45) 70—130 (146) mm alti folia pro tertia parte excedentes uniflori. Flores maximi (20) 30—40 (46) mm longi (calcaribus inclusis). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis disperse obsitus; labium superum trilobum lobis conspicuis elliptico-ligulatis apice rotundatis basin versus plus minusve angustatis ±

5 mm longis; labium inferum bilobum lobis usque ad dimidium longitudinis bilobum. Corolla bilabiata lilacina vel caerulea extus glandulis stipitatis disperse obsita; labium superum bilobum lobis ovato-obtusis; labium inferum multo longius trilobum lobis obovato-cuneatis inter se plus minusve tegentibus apice plane retusis tubo duplo longioribus 15 mm longis 12 mm latis albido-maculatis. Tubus infundibuliformis brevis latissimus intus pilosus pilis longis cylindricis. Calcar cylindrico-subulatum rectum vel subincurvum (7) 10—16 (24) mm longum tubum limbumque corollae subaequans ex caeruleo in viridem vergens. Stamina  $\pm$  2 mm longa. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis dense obsitum. Stigma bilabiatum labio infero flabelliformi fimbriato. Capsula ovoideo-subglobosa, calycem vix superans. Semina scobiformia cylindrica  $\pm$  1 mm longa  $\pm$  0,2—0,4 mm lata alveolata.

Chromosomata  $2n = 32$ .

Floret V—VIII.

Holotypus: Zentralpyrenäen (RAMOND — non vidi).

Hab. in fissuris humidis rupium montium Pyrenaeorum centralium; ssp. *caussensis* in rupibus humidis Galliae meridionali-centralis; ssp. *reichenbachiana* in rupibus humidis Alpium Maritimarum et Apuanarum, in montibus Aprutiis quoque.

Syn.:<sup>30</sup> *P. grandiflora* SPRENGEL, Syst. veg. I (1825) 48 pr. p.! — *P. vulgaris* *P. grandiflora longifolia* SAINT-LAGER, Cat. plant. vasc. fl. bass. Rhone (1883) 521 pr. p.! — *P. grandiflora*  $\beta$  *longifolia* BENTHAM, Cat. pl. Pyr. Bas. Lang. (1826) 111 — LOISELEUR, Fl. Gall. ed. II (1828) 13 — DE CANDOLLE, Prodr. syst. nat. regni veg. VIII (1844) 29 — *P. grandiflora* ssp. *longifolia* NYMAN, Consp. fl. europ. (1878/82) 598 — *P. vulgaris*  $\alpha$  *P. longifolia* BONNIER, Fl. compl. France, Suisse, Belgique VII (1923/25) 70, 71.

Icon.: COSTE, Fl. France 2 (1903) 516 — SCHINDLER in Österr. bot. Z. 58 (1908), t. 2, fig. 1; t. 4, fig. 7, 8 — CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 18, Abb. 5, fig. 2; 63, Abb. 12, fig. 1.

Icon. nostr.: Abb. 4, Fig. 1, S. 19 (pili); Taf. 13 (habitus).

Tab. distr. geogr.: CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 66, Abb. 13 — CONTANDRIOPOULOS, Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines (1962) 247, carte no. 24.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 41, S. 152.

#### Specimina visa:

Frankreich: WESTPYRENÄEN: (herb. JEANJAQUET-ZT); HAUTES PYRÉNÉES: Gèdre (BORDÈRE-W, PRC, M), Gavarnie (BORDÈRE-W, WU, LAU, CLF, LIVU, C; LERESCHE-ZT, LAU; GRENIER-WU; WALL-S), Roches de St. Bertrand (SCHUCHARDT-S; BORDÈRE-M, E, W, WU, PRC), L'entrée du Cirque de Gavarnie (LEGRAND-CLF), Gave de Gavarnie (BOISSIER-G); Vallée de Anisclo (?-TL).

Spanien: HUESCA: Torla (BORDÈRE-GOET, ZT, LD), Vallée de Arazas (PITARD-G, BPU); Mont-Perdu, Oule du Marboré (ENDRESS-RO, E); Ordesa (CABALLOS-MA); Cueva d' Ordesa (?-TL); Bielsa, Brelia (CAMPO? nr. 115249-MA); Port de Sin (DE CANDOLLE-G, DC); Port de Pinède (DE CANDOLE-G, DC); Valle de Ordesa, Barranco de Soaso (CUATRECASAS-BC 53050), Barranco de Cotatuero (CUATRECASAS-BC 53048).

*P. longifolia* wurde von RAMOND in den Zentralpyrenäen am Port de Pinède und im Val d'Ordésa, unmittelbar an der spanisch-französischen Grenze, zuerst entdeckt. Wie schon DE CANDOLLE (1805) in seiner Originalbeschreibung hervorhob, zeichnet sich die Art durch ihre langen, geflügelt-stieligen, an den Rändern gewellten Blättern besonders aus und ist vor allem durch dieses Merkmal von *P. grandiflora*, mit der sie gemeinsam in den Zentralpyrenäen vorkommt, gut geschieden. Die großen, blaßvioletten, langspornigen, am Schlunde weißlichen Blüten besitzen ausgesprochen keilförmige, sich  $\pm$  deckende, am Vorderrande flach eingedrückte Kronunterlippenlappen; ihre Kronröhre ist sehr kurz und breit. Die Zipfel der Kelchoberlippe sind sehr tief geteilt, schmalzungenförmig bis fast lanzettlich, vorn abgerundet, an der Basis  $\pm$  verschmälert, wenigstens dreimal so lang wie breit, die der Kelchunterlippe höchstens bis zur Hälfte ihrer Länge verwachsen, oft auch tiefer geteilt und dann spreizend. Der Sporn ist schlank und sehr lang (12—15 mm) und am Ende zugespitzt.

Bezüglich der Einzelheiten der nomenklatorisch-taxonomischen Geschichte verweise ich auf CASPER (1962 a: 69—70). ERNST (1961) hat die SCHINDLER'sche Darstellung kritiklos übernommen. GAUTIER's Angaben über *P. longifolia* aus den Corbières (in ROUY 1909) konnte ich inzwischen widerlegen (CASPER 1963 d).

<sup>30</sup> Gekürzt; vgl. CASPER 1962 a: 68.

Auf Grund der ausgeprägten Tendenz zur Veränderung bestimmter Merkmalskomplexe in quantitativer und qualitativer Hinsicht, die bei den außerhalb der zentralen Pyrenäen siedelnden Populationen auftritt, gliedere ich die Art in folgende geographische Rassen:

1. ssp. *longifolia* — hab. in montibus Pyrenaeorum centralium

2. ssp. *caussensis* CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 70

Folia minora petiolata obovato-oblonga laete-viridia (15) 25—60 (80) mm longa (5) 12—20 (25) mm lata. Flores minores sat magni (15) 22—35 (38) mm longi (calcar incluso). Calycis labii superi lobi ovato-lanceolati vel lineares duplo vel triplo longiores quam lati obtusi vel acutiusculi; calycis labii inferi lobi usque ad dimidium longitudinis connati. Corolla caerulea; corollae lobi labii inferi macula albida signati longiores quam lati inter se plus minusve tegentes apice rotundati vel plane retusi. Calcar rectum conicum (5) 8—11 (13) mm longum tubum limbique corollae subaequans.

Typus: Aveyron, Vallée de la Dourbie (leg. COSTE-IW).

Floret: IV—VII.

Hab. in rupibus madidis Galliae meridionali-centralis (Causses, Puy de Dôme, Cantal?).

Syn.: *P. grandiflora* BRAS, Cat. plant. vasc. départ. L'Aveyron (1877) 306 pr. p.! — *P. grandiflora* var.  $\beta$ ) *longifolia* GRENIER et GODRON, Fl. France II (1850) 442 pr. p.! — *P. vulgaris* BRAS, Cat. plant. vasc. départ. L'Aveyron (1877) 306 pr. p.! — *P. vulgaris* d. 2° *P. reichenbachiana* BONNIER, Fl. compl. France, Suisse et Belg. VII (1923—25) 71 — *P. longifolia* LAMOTTE, Prodr. fl. plat. centr. France (1881) 511 — ROUY, Suites a la Flore de France I (1887) 149, pr. p.! — ROUY, Ill. plant. Eur. rar. fasc. IV (1895) 29 pr. p.! — COSTE, Fl. descript. et ill. France II (1903) 516 pr. p.! — BRAUN-BLANQUET, „Fl. Massif Aigoual“ in Comm. 20 Stat. Int. (1933) 283 — FOURNIER, Les quatr. Flores de la France (1946) 802, pr. p.! — *P. longifolia* pr. *reichenbachiana* ROUY, Fl. de France XI (1909) 199 — ROUY, Consp. Fl. France (1927) 205 — *P. longifolia* lus. *brevifolia* (GENTY) CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 71 et syn. eius!

Icon.: CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 18, Abb. 5, fig. 3; 63, Abb. 12, fig. 5—7.

Icon. nostr.: Abb. 4, Fig. 8, S. 19 (pili).

Tab. distr. geogr.: CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 66, Abb. 13.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 41, S. 152.

#### Specimina visa:

Frankreich: PUY-DE-DOME: Latour d'Auvergne (D'ALLEIZETTE-CLF), Hameau de Peubret (PAILLARSE-CLF), La Morte Bonteux, Besse-en-Chandesse (FRANCIS & NEEDHAM-BIRM); AVEYRON: Montagnes d'Aubrac (COSTE-TL), Lac de St-Andiol (BRAS-TL); Causse Noir, Vallée de la Dourbie (COSTE-TL, W); herb. FOURÉS-G, TL), Le Rozier (LIVU-CLF), Laume (herb. FOURÉS-MA), La Roque-Ste-Marguerite (COSTE & MALINVAUD-CLF, W), Trevezel, Cantolere (COSTE-TL); LOZÈRE: Gorge du Tarn (A. H. P. S.; herb. MOUILLEFARINE-P, PRC, W); Causse Méjean, Meyrueis (COSTE-TL, WU); herb. MOQUIN-TL; BRAUN-BLANQUET-SIGMA).

Ich habe die Belege aus Cantal und Lozère (Nasbinals) aus der Belegliste gestrichen (vgl. CASPER 1962: 71), da es mir bis heute nicht gelungen ist, das Problem der *macrantha*-Formen LAMOTTE's (1881) befriedigend zu lösen. Außerdem habe ich den systematisch wertlosen lus. *brevifolia* in die Synonymie verwiesen. Wenn die Abtrennung von ssp. *caussensis* berechtigt ist, dann gehören die COSTE'schen Populationen als natürliche Varianten ohne „Eigenleben“ in den Sippenverband. Eigene Aufsammlungen im Gebiet der Causses, die ich im Jahre 1960 durchführte, bestätigen die bis dahin lediglich an Herbarmaterial gewonnenen Eindrücke.

3. ssp. *reichenbachiana* (SCHINDLER) CASPER in Feddes Rep. 66 (1962) 71

Folia minora et angustiora ovato-oblonga vel lanceolata laete-viridia (25) 40—70 (115) mm longa (5) 9—12 (19) mm lata. Flores minores magni (16) 24—34 (44) mm longi (calcar incluso). Lobi labii calycis superi lineares duplo vel triplo longiores quam lati obtusi vel acutiusculi saepe irregulariter formantes; lobi labii calycis inferi lanceolati maxime usque ad dimidium longitudinis connati saepe usque ad basin fere divisi multum divergentes. Corolla caerulea; corollae lobi labii inferi macula albida signati longiores quam lati inter se plus minusve tegentes apice rotundati non vel raro plane retusi. Calcar rectum subulatum (5) 8—11 (15) mm longium tubi limbique corollae dimidium aequans vel superans.

Floret: IV—VII.

Typus: Seealpen, Rojatal, zwischen Fontan und San Dalmazzo di Tenda (BRUNNTHALER & PORSCH-I WU).

Hab. in rupibus madidis Alpium Maritimarum et Apuanarum, in montibus Aprutiis quoque.

Syn.:<sup>31</sup> *P. reichenbachiana* SCHINDLER in Österr. bot. Z. 58 (1908) 13 — HERMANN, Fl. Nord- u. Mitteleur. (1956) 932 pr. p.! — *P. grandiflora* BERTOLONI, Amoen. Ital. (1819) 325 — TENORE, Fl. Nap. III (1824—1829) 17 — GUSSONE, Plant. rar. (1826) 7 — *P. grandiflora* ssp. *longifolia* NYMAN, Consp. fl. Europ., Suppl. II (1889/90) 259 — *P. grandiflora* var.  $\beta$ ) *longifolia* GRENIER et GODRON, Fl. France II (1850) 442 pr. p.! — *P. vulgaris* PARLATORE, Fl. Ital. VI (1885) 397 pr. p.! — *P. vulgaris*  $\beta$ ) *grandiflora* CARUEL, Prodr. della fl. Toscana (1860) 435 — SOMMIER in Nuov. G. Bot. Ital. N. S. I (1894) 26 — *P. vulgaris*  $\gamma$ ) *grandiflora* FIORI & PAOLETTI, Fl. anal. Ital. III, 1 (1903) 88 pr. p.! — *P. vulgaris* var. *grandiflora* BARONI, Suppl. gen. al „Prodr. della Fl. Toscana di T. CARUEL“

<sup>31</sup> Gekürzt; vgl. CASPER 1962 a: 71—72.

(1897—1908) 377 — *P. vulgaris* *P. grandiflora longifolia* SAINT-LAGER, Cat. plant. vasc. fl. Bass. Rhone (1883) 521 pr. p.! — *P. vulgaris*  $\beta$ ) *leptoceras* CESATI, PASSERINI, GIBELLI: Comp. fl. Ital. (1867) 417 pr. p.! — ARCANGELI, Comp. fl. Ital. (1882) 565 pr. p.! — *P. vulgaris* var. *leptoceras* BARONI, Guida bot. Ital. ed. III (1955) 439 pr. p.! — *P. vulgaris*  $\gamma$ ) *longifolia* ARCANGELI, Comp. fl. Ital. (1882) 565 — *P. vulgaris*  $\gamma$ ) *reichenbachiana* FIORI, Nuov. fl. anal. Ital. II (1926) 471 — *P. leptoceras*  $\beta$ ) *longifolia* REICHENBACH, Icon. fl. Germ. et Helv. XX (1862) 111 pr. p.! — *P. longifolia* MUTEL, Fl. France II (1835) 399 pr. p.! — *P. longifolia* pr. *reichenbachiana* ROUY, Fl. France XI (1909) 199.

Icon.: SCHINDLER in Österr. bot. Z. 58 (1908), t. 1, fig. 4; t. 2, fig. 2; t. 4, fig. 3, 4 — CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 18, Abb. 5, fig. 4; 63, Abb. 12, fig. 8.

Icon. nostr.: Abb. 4, Fig. 3, S. 19 (pili); Taf. 14, Fig. I (habitus).

Tab. distr. geogr.: CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 66, Abb. 13 — CONTANDRIOPOULOS, Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines (1962) 247, carte nr. 24.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 41, S. 152.

#### Specimina visa:

Frankreich: ALPES MARITIMES: Vallée de la Roja, Gorges entre Fontan et St. Dalmas (herb. CHARPENTIER-LAU; BURNAT-G, LAU; BOISSIER-LE; LERESCHE-LAU; ENGLER-WU; REVERCHON-CLF, LD, G, W, ZT, P; BICKNELL-G, W; BICKNELL & POTUNE-LD; herb. BURNAT-G; SAINT-YVES-LAU, G, LD; BRUNNTHALER & PORSCH-WU; D'ALLEIZETTE-CLF; CASPER-JE), Pass of Saorgio (H. W.-E).

Italien: ALPI APUANE: (-PI), Tambura (herb. DANIELLI-PI; herb. Hort. PISANI-PI; T. C.-PI; SAVI-P); Sorgenti del Frigido (BECCARI-WU); Tal des Frigido, Forno (CASPER-JE); Stazzema, Monte Procinto (KOCH-ZT); Monte Nona (herb. SANTARELLI-PI), Monte Nona bis Monte Procinto (METLESICS-WMET); Pascoli presso il vertice di Matanna (-PI); Levigliani, Foce di Mosceta (herb. BOTTINI-PI; BARSALI-PI); Pescaglia (herb. BICCHIANUM-PI), Foce di Sella (herb. BICCHIANUM-PI); APPENNINO ETRUSCO: Alpe di Succiso (herb. PASSERINI-PAD); Alpi di Mommio, Foce della Buvella (CALANDRINI-PI); Pievepelago, Sasso Tignovo (BERNARDI-PI); Alpe tre Potence (herb. FLORENTINI-PI); Rigagnoli, Lago Baccio (herb. BOTTINI-PI); Valle delle Pozze (herb. TH. SOELAN-H; BERGEEST-PI); Boscolungo (T. C.-PI; herb. Horti PISANI-PI), Cascada Comito (LEVIER-PAD), Sestajone (LEVIER-PI); Lago Nero (herb. BOTTINI-PI; herb. Horti PISANI-PI, PAD); Libro Aperto, Verginetta (SOMMIER-RO); APPENNINO ABRUZZESE: Parco Nazionale d'Abruzzo, Camosciara, Salendo al Rifugio della Ciscia (herb. ANZALONE-RO; MONTELUCCI-RO), Viletta Barrea (MONTELUCCI-RO).

*P. longifolia* ist eng mit *P. vallisneriifolia* verwandt. Es zeigt sich — so bei den Exsikkaten aus der Umgebung von Torla —, daß die Blätter dem *vallisneriifolia*-Typ sehr nahe kommen können. ERNST (1961) spricht von „verbindenden Formen“.

Wie *P. vallisneriifolia*, ist auch *P. longifolia* ausgesprochen petrophil. CHOUARD (1942, 1949 a, b, c) und QUÉZEL (1956) haben sich besonders mit den Standortseigentümlichkeiten und der Vergesellschaftung unseres Fettkrautes in den Zentralpyrenäen, LIOU (1929) und OZENDA (1950) mit den Verhältnissen in den Causses bzw. Seealpen beschäftigt. In der Regel wächst die Art an senkrechten oder leicht überhängenden, relativ beschatteten Felswänden, die das ganze Jahr über durch Sickerwasser feucht gehalten werden. Wie *Ramonda pyrenaica*, in deren unmittelbarer Nachbarschaft die Pyrenäensippe oft angetroffen wird (CHOUARD 1949 a), ist sie ausgesprochen calcicol. In den Apuanen, z. B. am Monte Procinto, besiedelt sie ähnlich wie *P. vallisneriifolia* neben kleinen Grotten auch sonnenüberströmte, tiefend nasse Felswände, in deren dünnem Kalktuffüberzug die feinen Würzelchen Halt suchen.

In den Pyrenäen scheint die Höhengrenze der Art bei 2200 m zu liegen (QUÉZEL 1956), in den Cevennen kommt sie zwischen 400 und 1300 m Höhe vor; der locus classicus der ssp. *reichenbachiana* im Rojatal liegt etwa 450 m hoch; in den Apuanen und Abruzzen wiederum steigt sie bis 1400 m hinauf.

Offenbar blüht die Pyrenäensippe etwas später als die ssp. *caussensis* und ssp. *reichenbachiana*. Selbst an relativ niedrigen Fundorten in den Pyrenäen, etwa bei 800 m, ist *P. longifolia* noch im August blühend angetroffen worden. Die Hauptblütezeit der Seealpensippe dagegen sind die Monate April bis Juni, wenngleich Nachzügler auch noch im Juli blühend gesammelt worden sind. Chromosomenzählungen liegen bisher lediglich von ssp. *reichenbachiana* vor (DOULAT 1947):  $2n = 32$ . Eigene Zählungen an Material vom Originalstandort im Rojatal haben diese Angaben bestätigt.

*P. longifolia* ist auf Grund ihrer morphologischen Struktur, ihrer disjunkt westmediterranen Verbreitung, ihrer Ökologie und Zytologie zur tertiären, tetraploiden Entwicklungsstufe des Subgen. *Pinguicula* in Europa zu rechnen: sie ist eine „espèce autochthon archaïque“, wie CHOUARD (1949 b) treffend formuliert hat.

Ser. Hispanicae CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 112

Folia uniformia parva suborbiculata; corolla parva; calycis labii inferi laciniae obtuso-lineares usque ad  $\frac{2}{3}$  longitudinis connatae.

Nur eine Art in der alpinen Stufe der Sierra Nevada in Südspanien. Durch die kleinen, kurzgestielten Blätter mit fast kreisrunder Spreite, die kleinen Blüten und die linealisch-stumpfen Zipfel der Kelchunterlippe ausreichend charakterisierte Sippe.

39. *P. nevadensis* (LINDBG.) CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 112

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis numerosis filiformibus. Folia 5—8 radicalia rosulata integerrima sessilia vel subpetiolata lamina circuitu plus minusve orbiculata superne glandulis sessilibus stipitatisque  $\pm$  dense vestita viridia. Hibernacula. Pedicelli 1—3 erecti glandulis stipitatis  $\pm$  dense obsiti (20) 40—55 (85) mm alti uniflori. Flores parvi (10) 12—14 (16) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis obsitus; labium superum trilobum lobis longioribus quam latis, lineari-obtusis; labium inferum usque ad  $\frac{1}{3}$  longitudinis bilobum lobis raro profunde divisis et divergentibus. Corolla bilabiata „bicolorata“: lilacina lobis albidis; labium superum bilobum lobis ovato-obtusis; labium inferum paulum longius trilobum; lobis longioribus quam latis obovato-oblongis apice rotundatis inter se  $\pm$  tegentibus. Tubus infundibuliformis corollae lobos subaequans intus pilosus pilis longis clavatis. Calcar rectum vel plus minusve arcuatum obtusum breve (2) 3—4 (5) mm longum tertiam partem tubi limbique corollae vix aequans. Capsula ovoidea. Semina scobiformia numerosa.

Chromosomata ignota.

Floret VII—VIII.

Holotypus: Hispania, Sierra Nevada, in turfosis humidis in declivi supra Laguna de las Yeguas, c. 2600 m (LINDBERG, 22. VII. 1926-! LD).

Hab. Hispania, Sierra Nevada et Sierra de Alfacar, in turfosis humidis regionis nivalis inferioris, c. 2400—3000 m.

Syn.: *P. vulgaris* NYMAN, Syll. fl. europ. (1854/55) 134 pr. p.! — QUÉZEL, in Mém. Soc. Broteriana 9 (1953) 66 — *P. vulgaris* ssp. *nevadensis* LINDBERG, „Itinera Mediterranea“ in Acta Soc. sci. Fennicae n. s. B I (1932) 142 — *P. grandiflora* *P. nevadensis* GANDOGER, Nov. consp. fl. eur. (1910) 394 — *P. leptoceras* BOISSIER, Voyage botanique dans le midi de l'Espagne pendant l'année 1837, II (1839—1845) 521 — DE CANDOLLE, Prodr. 8 (1844) 29 pr. p.! — KUNZE, Chloris Austro-Hispanica (1846) 21 — WILLKOMM, M., & LANGE, J., Prodr. fl. hispan. II (1870) 634 — AMO Y MORA, Fl. fan. penins. iber. (1871) 541 pr. p.! — COLMEIRO, Enum. penins. Hispano-Lusitana e Islas Baleares IV (1888) 3.

Icon.: CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 18, Abb. 5, fig. 5; 20, Abb. 6; 63, Abb. 12, fig. 4.

Icon. nostr.: Abb. 4, Fig. 9, S. 19 (pili); Taf. 16, Fig. 3 (habitus).

Tab. distr. geogr.: CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 66, Abb. 13.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 41, S. 152.

**Specimina visa:**

Spanien: SIERRA DE ALFACAR: (GANDOGER-PRC); SIERRA NEVADA: (BOISSIER-G; WILLKOMM-P); Schneeregion (KUNTH-GOET; I. N. BUEZ?-JE); Covtal de Veleta (CAMPO-LAU); Mulhacen (WINKLER-LE; M. WINKLER-BPU), Port Septemtrionel (M. WILLKOMM-PRC); Barranco de Benalcaza (BOURGEAU-TL, GOET, P); Chorreras negras (C. PAU-115280-MA); Picacho de Veleta, Laguna de Yeguas (RECHINGER, M. O.-1009-W; LINDBERG-H, LD); Fuentes de S. Juan (herb. REIJNDERS-AMD); Jenil (herb. HEIMANS-AMD); Lanjaron, Penón Colorado (VICIOSO-MA).

Zum ersten Male wurde unsere Art durch BOISSIER (1839—1845) als *P. leptoceras* aus der Sierra Nevada erwähnt. Seine Bestimmung wurde von der Mehrzahl der Systematiker übernommen. PAU (1912, in sched.) bezeichnete die fraglichen Pflanzen als *P. vulgaris* var. *nevadensis*. Erst LINDBERG (1932) beschrieb gültig *P. vulgaris* ssp. *nevadensis* als Endemiten der Sierra Nevada und charakterisierte sie eindeutig als kleinblütige Pflanze mit dünnen, kurzgestielten, kleinen, im Umriß fast kreisrunden Blättern. QUÉZEL (1953) gab sie als *P. vulgaris* an. SCHINDLER (1907/08) übergang die Sierra-Nevada-Sippe. ERNST (1961) wußte von ihr ebenfalls nichts, und CONTANDRIOPOULOS (1962) führte sie wieder als *P. leptoceras* vor.

*P. nevadensis* ist eine gänzlich eigenwertige Sippe, die weder etwas mit *P. leptoceras* noch mit *P. vulgaris* zu tun hat (CASPER 1962 a). KUNZ (1963, brieflich) hat dies ebenfalls erkannt. Ihm verdanke ich eine Korrektur meiner Angaben über die Farbe der Blüte. Die Korollen waren bei den Pflanzen, die er zusammen mit REICHSTEIN in etwa 2800 m Höhe ob der Laguna de las Yeguas fand, typisch „bicolor“: die Kronlappen weißlich, der Rest der Krone rötlich-violett.

Besonders wertvoll sind die Bemerkungen über die Begleitpflanzen. So stellte KUNZ am Standort der *P. nevadensis* *Carex intricata*, *Gentiana alpina*, *Gentiana serraiei*, *Ranunculus acetosellifolius* und *Ranunculus angustifolius-uniflorus* fest.

Neue Fundorte sind mir nicht bekannt geworden.

Die systematische Stellung erscheint mir heute in einem helleren Licht als vor Jahren, da ich *P. nevadensis* als Sonderart Südostspaniens erkannte (CASPER 1962 a). Schien es mir damals notwendig, die Sippe zusammen mit *P. leptoceras* und *P. corsica* gegen polyphyletische Spekulationen etwa der Art, daß die genannten Formen einer einzigen taxonomischen Kategorie zuzurechnen wären, in Schutz nehmen zu müssen, so erweisen die jetzt von *P. corsica* und *P. leptoceras* verfügbaren zytologischen Daten die Unsinnigkeit solcher Behauptungen von selbst. Es ist gut möglich, daß *P. nevadensis* gleich *P. corsica* ein „uralter“ diploider Typ ist: Sein Randareal legt eine derartige Vermutung nahe (vgl. S. 36 ff. sowie Abb. 16, S. 35).

Ser. Montanae CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 88

Folia uniformia elliptica vel ovato-oblonga; corolla mediocris; calycis labii inferi lanceolato-oblonga maxime usque ad dimidium connatae; calcar tertiam partem longitudinis tubi limbique corollae subaequans.

Typusart: *P. leptoceras* RCHB.

Bewohner der alpinen Stufe Korsikas und der Alpen mit mittelgroßen Blüten und Blättern. Charakteristisch sind die lanzettlich-länglichen Zipfel der Kelchunterlippe, die höchstens bis zur Hälfte ihrer Länge verwachsen sind.

#### 40. *P. corsica* BERN. et GREN. ex GREN. et GODR. Fl. France 2 (1850) 443

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis numerosis filiformibus. Folia 5—9 (vel plures) radicalia rosulata integerrima ovata vel obovato-ovalia rotundata subpetiolata (basin versus valde angustata) margine vix involuta superne glandulis sessilibus stipitatisque dense vestita lamina (20) 25—35 (40) mm longa 9—16 mm lata. Hibernacula. Pedicelli erecti crassiusculi glandulis stipitatis modice dense, apicem versus dense obsiti (21) 40—90 (150) mm alti uniflori. Flores mediocres vel sat magni (10) 16—25 (31) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis disperse obsitus; labium superum  $\pm$  profunde trilobum lobis oblongo-lanceolatis angustissimis basin versus paulisper angustatis apice obtusis; labium inferum ad dimidium longitudinis bilobum lobis obtusis non divergentibus. Corolla bilabiata pallide caerulescens vel pallide rosea raro violacea vel albescens; labium superum bilobum lobis obovatis subrotundatis; labium inferum trilobum lobis obovatis obtusis quidquam inter se tegentibus. Tubus infundibuliformis labium superum subaequans violaceo-striatus intus pilosus pilis longis cylindricis saepe parum capitatis. Calcar cylindrico-subulatum acutum vel obtusum rectum (3) 4—6 (9) mm longum tertiam partem tubi limbique corollae vix superans. Stamina  $\pm$  2 mm longa; pollen (5)—6 (7)-colporatum. Ovarium subglobosum glandulis stipitatis disperse obsitum. Stigma bilabiatum labio infero flabelliformi fimbriato inferne piloso superne papilloso. Capsula subglobosa  $\pm$  3 mm diam. calycem vix superans. Semina ignota.

Chromosomata  $2n = 16$ .

Floret: V—VIII.

Holotypus: Corse mt. (BERNARD 1844-! G-DC).

Hab. in uliginosis alpinis et in rupestribus humidis montium Corsicae, 1000—2400 m.

Syn.:<sup>32</sup> *P. corsica* var. *pallidula* BRIQUET in Ann. Cons. Jard. Bot. Genève 9 (1905) 175 — *P. corsica* s.-var. *pallidula* ROUY, Fl. France XI (1909) 198 — *P. corsica* var. *coerulescens* BRIQUET in Ann. Cons. Jard. Bot. Genève 9 (1905) 175 — *P. corsica* s.-var. *coerulescens* ROUY, Fl. France XI (1909) 198 — *P. corsica* α) *normalis* ROUY, Fl. France XI (1909) 198 — *P. vulgaris* MUTEL, Fl. France II (1835) 399 pr. p.! — *P. vulgaris* β) *leptoceras* CESATI, PASSERINI, GIBELLI, Comp. fl. Ital. (1867) 417 pr. p.! — *P. vulgaris* γ) *corsica* CESATI, PASSERINI, GIBELLI, Comp. fl. Ital. (1867) 417 — *P. vulgaris* β) *pusilla* BERTOLONI, Fl. Ital. I (1833) 115 — *P. leptoceras* DE CANDOLLE, Prodr. 8 (1844) 29 pr. pte! — *P. leptoceras* ssp. *corsica* NYMAN, Consp. fl. eur. (1878/82) 598 — *P. grandiflora* BERTOLONI, Fl. Ital. I (1833) 117 pr. p.! — *P. grandiflora* *P. corsica* GANDOGGER, Nov. consp. fl. eur. (1910) 394 — *P. lusitanica* REICHENBACH, Plant. crit. I (1823) 70.

Icon.: REICHENBACH Pl. crit. I (1823), fig. 176, 177 (sub nomine *P. lusitanica*) — SCHINDLER in Österr. bot. Z. 58 (1908), t. 1, fig. 5; t. 4, fig. 5, 6 — CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 18, Abb. 5, fig. 6; 20, Abb. 6.

Icon. nostr.: Abb. 4, Fig. 5, S. 19 (pili); Taf. 14, Fig. 2, 3 (habitus, flos).

Tab. distr. geogr.: CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 100, Abb. 18 — CONTANDRIOPOULOS, Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines (1962) 248, carte nr. 25.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 42, S. 159.

#### Specimina visa:

Corsica: COISICA (THOMAS-LAU; SOLEIROL-TL; MIOT-RO). Montagnes de Corte (A. AUTHEMAN-W). Mt. Grosso (-TL; SOLEIROL-P; D'ALLEIZETTE-CLF). Vallée entre Capo al Berdato et Capo Teri (AUDIGIER-CLF). Massif du Mt. Cinto (D'ALLEIZETTE-CLF; herb. J. HEIMANS-AMD). Niolo (REVERCHON-M, BG, W, WU). Niolotal, Calacuccia (RONNIGER-W). Col du Vergio (H. GYSPERGER-G, LAU; A. MEEBOLD-M). Montagne de Nino (REVERCHON-TL, CLF, WU, P), Lac de Nino (herb. C. PELGRIMS-BR; D'ALLEIZETTE-CLF). Campotile (-ZT). Restoniscatal, Melope (RIKLI-ZT), Restonica, Lac Melo (herb. St.-YVES-LAU). Mt. Rotondo (herb. LEDEBOURLE; E. LEVIER-WU, W; D'ALLEIZETTE-CLF; SOULIÉ-TL; BURNAT-H, PRC), Vertonicam (herb. SALIS-ZT). Monte d'Oro (GYSPERGER-G), Cascades des Anglais (RIKLI-ZT). Bains de Guagno, Porcillelle (herb. BURNAT-LAU). Monte Renoso (FORSYTH MAJOR-SARA; ROTGES, FOUCAUD, MANDON-TL, CLF), Bastelica (REVERCHON-TL, WU, W; HERVIER-LAU). Col del Verdio (GYSPERGER-H), Li Tairmini (herb. St.-YVES-LAU). Sur le col entre Zicavo et Porto Vecchio (JACCARD-LAU).

Die erste Nachricht über eine korsische *Pinguicula*-Art stammt von REICHENBACH (1823; sub nomine *P. lusitanica*), doch erst BERNARD & GRENIER (in GRENIER & GODRON 1850) wußten um den Eigenwert der Sippe. *P. corsica* zeichnet sich durch ihre mittelgroßen, pfriemlich gespornten, in ihrer Farbe von violett über blau, blaßrötlich und hellgelb (?) zu weiß variierenden Blüten, durch die schmal-lanzettlichen Zipfel der tief geteilten Kelchoberlippe und die ähnlichen, nicht spreizenden Zipfel der etwa bis zur Hälfte geteilten Kelchunterlippe sowie durch die eirund-ovalen, ± gestielten Blätter aus.

Die von ROUY (1909) aufgestellte forma β) *grandiflora* ist durch ihre deutlich gestielten, elliptisch-länglichen, immerhin 40—75 mm langen Blätter bedeutsam, jedoch von so geringem taxonomischen Wert, daß ich sie hier übergehen möchte (vgl. CASPER 1962: 104).

CONTANDRIOPOULOS (1962) hat in ihrer jüngsten ausführlichen Untersuchung über die endemische Flora Korsikas *P. corsica* „monographisch“ bearbeitet und mit den meisten europäischen Arten der Gattung verglichen. Es kann nicht meine Aufgabe sein, im einzelnen die Irrtümer und Oberflächlichkeiten aufzuspüren, die diese „Monographie“ enthält. Ein Vergleich mit meiner „Revision . . .“ (CASPER 1962 a) läßt die Widersprüche deutlich hervortreten. Ich möchte vielmehr die *P. corsica* selbst betreffenden positiven und neuen bzw. ergänzenden Daten aufgreifen und so die Vorstellungen von der korsischen Sippe abrunden.

*P. corsica* ist nach CONTANDRIOPOULOS (1962) ein Kalkflüchter und wächst in der subalpin-alpinen Stufe der zentralen korsischen Bergmassive an Bachrändern, feuchten Felswänden und auf anmoorigen Wiesen. Häufige Begleiter sind u. a. *Nardus stricta*, *Carex frigida*, *Carex flava* ssp. *oederi* var. *nevadensis*, *Carex echinata* var. *grypos*, *Bellis perennis* ssp. *bernardi*, *Mentha requienii*, *Scirpus caespitosus* var. *austriacus*.

Am wertvollsten ist zweifellos ihr zytologischer Beitrag (CONTANDRIOPOULOS 1957). Sie wies  $2n = 16$  Chromosomen für *P. corsica* nach. Das ist die niedrigste bisher bekannte Zahl in der Sect. *Pinguicula*. Dadurch lassen sich die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb dieser Artengruppe wesentlich besser verdeutlichen.

*P. corsica* steht morphologisch *P. leptoceras* ziemlich nahe; auch *P. vulgaris* ähnelt sie. Gleiches, wenn auch in etwas geringerem Grade, läßt sich von ihren Beziehungen zu *P. longifolia* und *P. grandiflora* behaupten (CASPER 1962 a, CONTANDRIOPOULOS 1962). Diese Übereinstimmungen besagen aber an sich nicht mehr als die Binsenweisheit, daß alle diese Sippen einem einheitlichen Formenkreis in einem noch dazu geographisch eng umschrie-

<sup>32</sup> Gekürzt; vgl. CASPER 1962 a: 102.

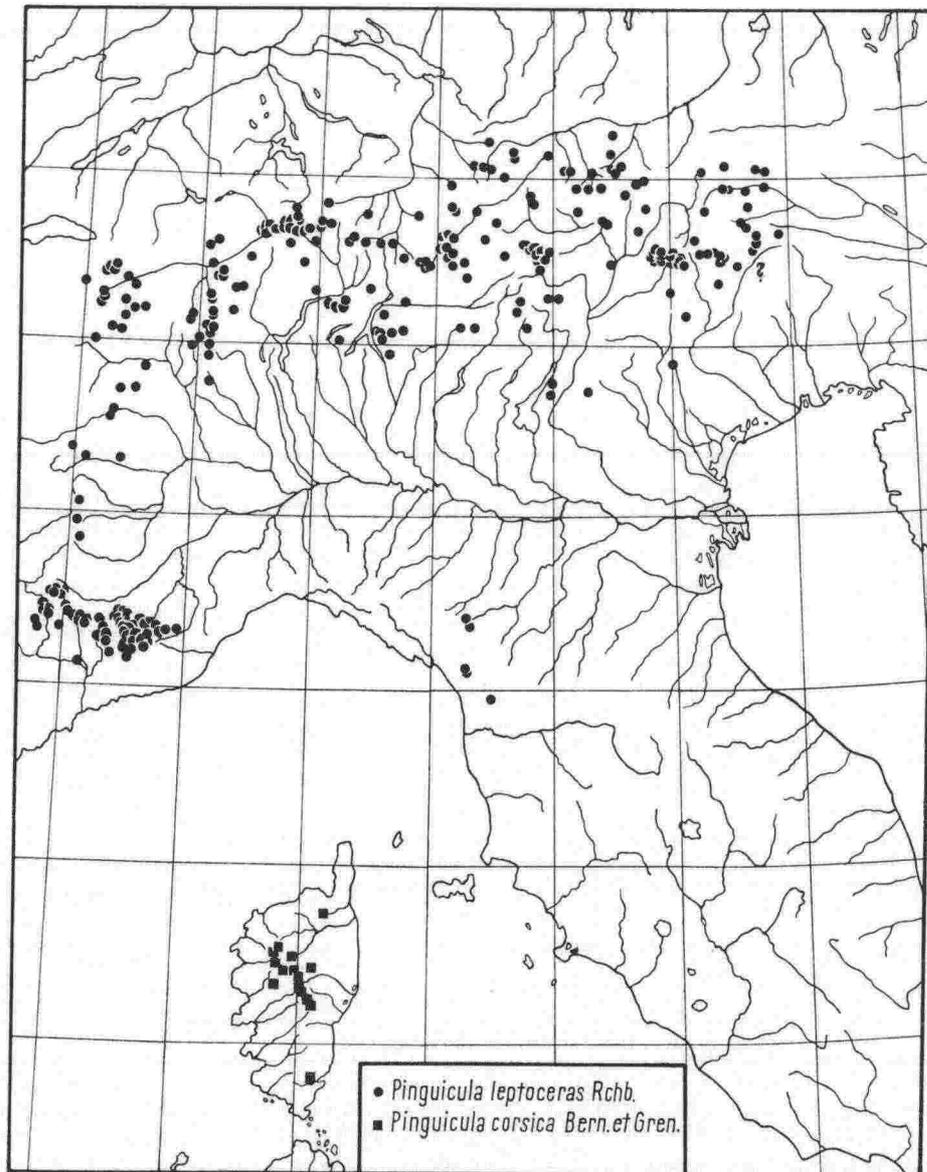


Abb. 42. Areale von *P. leptoceras* und *P. corsica*.

benen Gebiet entstammen (siehe S. 35—36). Auf Grund der zytologischen Daten läßt sich meine Ansicht, daß *P. corsica* gleich *P. leptoceras* aus einer *longifolia*-ähnlichen Stammgruppe ihren Ursprung genommen habe, in dieser Form nicht mehr halten (vgl. CASPER 1962 a: 104—105). Sie ist dahingehend zu modifizieren, daß *P. corsica* der älteste noch existierende Typ eben der Abstammungsgemeinschaft ist, die heute durch die Nomina *P. leptoceras*, *P. longifolia* und — vielleicht — *P. balcanica* umschrieben wird. Ob *P. vallisneriifolia* und *P. nevadensis* als ebenso „alt“ oder „jünger“ als *P. corsica* gelten müssen, werden künftige zytologische Untersuchungen zu erweisen haben. Mit dieser Feststellung sind wir keineswegs wieder bei BRIQUET (1905) angelangt, der *P. corsica*, *P. grandiflora*, *P. longifolia* und *P. leptoceras* für Unterarten eines Kollektivtyps hielt. Lediglich die Abstammungs„linien“ haben sich verschoben, nicht die phylogenetische Tendenzen!

Vom pflanzengeographischen Standpunkt aus verliert die BRIQUET'sche (1899, 1901, 1905) These der polytopen Entstehung gewisser *Pinguicula*-Arten (vgl. CASPER 1962 a: 136) immer mehr an Wahrscheinlichkeit.

Die korsischen Alpenpflanzen, zu denen *P. corsica* zählt, gehören dem präquartären Grundstock der mediterranen Gebirgsflora an (BRAUN-BLANQUET 1924, 1925). CONTANDRIOPOULOS (1962) rechnet *P. corsica* zu den patro-endemischen Elementen ihrer Klassifikation.<sup>33</sup>

41. *P. leptoceras* RCHB. Pl. crit. I (1823) 69

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis numerosis filiformibus. Folia 5—8 (vel plures) radicalia rosulata integerrima circuitu oblonga vel ovato-oblonga apice rotundata vel obtusa sessilia vel subpetiolata margine vix involuta, superne glandulis sessilibus stipitatisque  $\pm$  dense obsita (19) 25—40 (65) mm longa (6) 10—16 (22) mm lata laete viridia. Hibernacula. Pedicelli 1—6 erecti glandulis stipitatis modice dense obsiti (13) 40—100 (133) mm alti uniflori. Flores mediocres (10) 16—25 (31) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis disperse obsitus; labium superum trilobum loborum numerus raro amplificatus lobis triangulariter ligulatis acutis vel oblongo-obtusis incisionibus latis sejunctis lobo intermedio lobis lateralibus saepe multo latiore saepe irregulariter dentato vel emarginato; labium inferum bilobum lobis fere lanceolatis angustissimis acutis vel raro oblongo-obtusis multum divergentibus usque ad basin fere seiunctis. Corolla bilabiata caerulea albido-maculata raro albescens extus glandulis stipitatis singularibus obsita; labium superum bilobum lobis obovato-obtusis; labium inferum trilobum lobis latissimis obovatis vel suborbiculatis rotundatis inter se multum tegentibus. Tubus infundibuliformis quidquam latior quam longus intus pilosus pilis longis clavatis capitatis. Calcar cylindricum rectum vel inclinatum obtusum breve (1) 4—6 (9) mm longum tertiam partem tubi limbique corollae vix superans. Stamina  $\pm$  2 mm longa; pollen (5)-6-(7)-colporatum. Ovarium subglobosum  $\pm$  2 mm diam. glandulis stipitatis dense obsitum. Stigma bilabiatum labio infero flabelliformi fimbriato inferne piloso superne papilloso. Capsula ovoidea. Semina scobiformia fusiformia  $\pm$  0,7—0,8 mm longa, 0,2—0,3 mm lata alveolata.

Chromosomata  $2n = 32$ .

Floret V—VIII.

Holotypus: in monte Grimsel in Helvetia (H. GROH in herb. REICHENBACH; 1848 in herbario Dresdensi [DR] incendio deletus).

Neotypus: Schweiz, Grimsel (H. GROH 1827-! ZT).

Hab. in regione alpina Apium, in montibus Apuanis, forsitan in Appennino quoque; deest in Hispano-Lusitania, Pyrenaeis, Hercegovina, Montenegro, Serbia, Albania, Macedonia, Transsilvania, Bulgaria, Graeca, Anatolia.

Syn.:<sup>34</sup> *P. grandiflora* BALBIS, „Miscell. Bot.“ in Mem. Acad. Tor. (1804) 321 — BERTOLONI, Amoen. Ital. (1819) 325 pr. p.! — POLLINI, Fl. Veron. I (1822) 24 — COMOLLI, Prodr. fl. prov. Com. (1824) 5 — STEUDEL & HOCHSTETTER, Enum. pl. Germ. Helv. (1826) 4 — GAUDIN, Fl. Helv. Hist. I (1828) 46 — *P. grandiflora*  $\beta$ ) *foliis oblongis* LOISELEUR, Fl. Gall. ed. II (1828) 13 pr. p.! — *P. vulgaris* NYMAN, Syll. fl. europ. (1854/55) 134 pr. p.! — *P. vulgaris* ssp. *leptoceras* RÜBEL in Bot. Jb. 47 (1912) 431 — SCHINZ & KELLER, Fl. Schweiz ed. III, 2 (1914) 317 — *P. vulgaris* var. *leptoceras* CHENEVARD in Ann. Cons. Jard. Bot. Genève 18/19 (1914—16) 175 — *P. vulgaris* var. *alpicola* CHENEVARD in Bull. herb. Boiss. sér. 2, III (1903) 295 — *P. vulgaris* *P. leptoceras* SAINT-LAGER, Cat. pl. vasc. fl. bass. Rhone (1883) 520 — *P. vulgaris*  $\beta$ ) *leptoceras* CENATI, PASSERINI & GIBELLI, Comp. fl. Ital. (1867) 417 — ARCANGELI, Comp. fl. Ital. (1882) 565 — *P. vulgaris* ssp. *P. grandiflora* THOMÉ, Fl. Deutschl., Österr., Schweiz ed. II, 4 (1905) 204 pr. p.! — *P. vulgaris*  $\beta$ ) *grandiflora* HAUSMANN, Fl. Tirol (1854) 705 — *P. vulgaris*  $\gamma$ ) *grandiflora* KOCH, Taschenb. Deutsch. Schweiz. Fl. (1848) 417 — *P. vulgaris* var. *grandiflora* BARONI, Suppl. prodr. fl. tosc. di T. CARUEL (1897) 377 — *P. vulgaris*  $\beta$ ) *gypsophila* BOUVIER, Fl. Alpes, Suisse et Savoie, ed. II (1882) 535 — *P. vulgaris*  $\beta$ ) *longifolia* RAPIN, Guide Bot. Cant. Vaud, ed. II (1862) 481 — *P. vulgaris*  $\gamma$ ) *longifolia* HAUSMANN, Fl. Tirol (1854) 705 — *P. vulgaris*  $\delta$ ) *longifolia* KOCH, Taschenb. Deutsch. Schweiz. Fl. (1848) 417 — *P. longifolia* KOCH, Synops. fl. Germ. Helv., ed. I (1837) 578 pr. p.! — RAPIN, Guide Bot. Cant. Vaud, ed. I (1842) 283 — *P. leptoceras* var. *Hellwegeri* DALLA TORRE & SARNTHEIN, Fl. Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein VI, 3 (1912) 345 — *P. leptoceras* var. *tridentina* DALLA TORRE & SARNTHEIN, Fl. Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein VI, 3 (1912) 345 — *P. leptoceras* var. *variegata* SCHINZ & KELLER, Fl. Schweiz, ed. III, 2 (1914) 317 — *P. leptoceras* a. *typica* CHIOVENDA in Nuov. G. Bot. Ital. 30 (1923) 65 — *P. leptoceras* var. *lepon-*

<sup>33</sup> Wenn der Begriff im Sinne einer Abstammung der *longifolia-leptoceras*-Typen durch Autopolyploidie von *P. corsica* aufgefaßt werden soll, ist er unbrauchbar!

<sup>34</sup> Gekürzt; vgl. CASPER 1962 a: 88—90.

*tina* CHIOVENDA in Nuov. G. Bot. Ital. 30 (1923) 66 — *P. arveti* GENTY apud MOROT, J. Bot. 5 (1891) 240—260 — *P. Hellwegeri* MURR, „Beiträge Fl. Tirol, Vorarlberg IX“ in Dt. bot. Monatsschr. 15 (1897) 80 — *P. variegata* ARVET-TOUVET, Mon. Pil. Hier. (1853) 54, non TURCZ.

Icon.: REICHENBACH, Pl. crit. 1 (1823), t. 82 — REICHENBACH, Ic. fl. Germ. 20 (1862), t. 1820 — SCHINDLER in Österr. bot. Z. 58 (1908), t. 1, fig. 3; t. 4, fig. 1, 2 — HEGI, Fl. Mitteleur. 6, 1 (1915), t. 244; p. 158 — CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 15, Abb. 3, fig. 6; 18, Abb. 5, fig. 7; 20, Abb. 6; 95, Abb. 17.

Icon. nostr.: Abb. 4, Fig. 6, S. 19 (pili).

Tab. distr. geogr.: CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 100, Abb. 18 — CONTANDRIOPOULOS, Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines (1962) 247, carte nr. 24.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 42, S. 159.

#### Specimina visa:<sup>35</sup>

Schweiz: Helvetia (herb. REICHENBACH-BR). BERN: Mt. Chasseral (LAU); Glacier de l'Aar (LERESCHE-LAU), Grimselstraße (-ZT). NEUCHÂTEL: Chasseron (MORTHIER-W). VAUD: Südl. Jura, Mt. Tendre (HANDEL-MAZZETTI-WU); Alpes de Bex (THOMAS-LE), VALAIS: Wallis (G. R. — herb. G. REICHENBACH-JE; THOMAS, Nr. 254, RCHB. „Fl. Germ. exs.“ III-BPU, RO, H); Salvan (FARQUET-ZT); Col Verbier (MURAT-LAU); Col du Bernardin (LERESCHE, herb. -LAU, TL; herb. REHSTEINER-LAU), Zermatt (Dr. LAGER-W; MASSON-C; DAHLSTEDT-S; PINER-LAU), St. Nicolas (THOMAS-LAU), Ausserberg, Gerstenhorn (WILCZEK-LAU); Vallée de Saas (THOMAS-ZT; herb. MURET-LAU; FAVRAT-ZT; MASSON-LAU), Grundberg (MASSON-C, LD), Almagel (MURET-LAU, ZT; DUTOIT-LAU); Simplon (FAVRAT-ZT; MORTHIER-PI, LAU, W; BALLY-LAU; JACCARD-LAU; MERMOD-LAU; WILCZEK-LAU; IRMUN-H; MARRET-C); Gondo (WILCZEK-LAU), Griesgletscher (-LAU); Rhonegletscher, Galenstock (BEAUVERD-TL, CLF). URI: Hospental (MURET-ZT, LAU); Göschenalp (RONNIGER-W). TESSIN: Panetti (herb. FAVRAT-ZT); Alpe della Fontanella (herb. FAVRAT-ZT; herb. MURET-LAU); St. Gotthard (CORRENS-M; MURET-ZT; HAYNALD-BPU); Lago Ritom (BORNMÜLLER-JE); Val Piora (GUSTMÜLLER-E; KELLER-ZT), zwischen Lago Cadagno und San Carlo (KOCH-ZT). GRAUBÜNDEN: (SÖDERLUND-S); Lukmanier, Piz Rondadura (RONNIGER-W); Disentis (HAGER-ZT); Rheinwald (FELIX-ZT; herb. REHSTEINER-LAU), Grisons (LERESCHE-LAU), S. Bernardino (CUBANI-RO); Splügen (RAUSCHNING-GOET); Maloja-Blauca (ZÖTTL-M; WEISENBECK-M), Val de Bevers (herb. MURET-LAU, ZT; herb. LERESCHE-LAU; herb. FAVRAT-ZT; herb. Hort. Bot. Reg. Kew.-BIRM); Pontresina (MURET-P); Alp Bonda (VIERHAPPER-WU), Vedretta di Cambrena (HANDEL-MAZZETTI-WU), Bernina-Hospiz (v. LEEUWEN-HEIJNSAN-AMD), Poschiavo (POZZI-ZT).

Österreich: VORARLBERG: Gaschurn, Rosannatal (-AMD). Montavon, Zeinisjoch (HANDEL-MAZZETTI-WU). TIROL: Arlberg, St. Christoph (L. KELLER-W). Paznauntal, Galtür (BORNMÜLLER-JE). Ötztal, Sölden, Windacher Tal (J. VETTER-W). Nürnberger Hütte (F. VIERHAPPER-WU). Gschnitztal, Bremerhütte (WETTSTEIN-WU; E. JANCHEN & FRITZ WETTSTEIN-WU; CASPER-JE), Weg zur Nürnberger Hütte unterhalb des Unteren Grübels (CASPER-JE). Defereggental, Obersee bei St. Jakob (H. METLESICS-WMET), Defereggental, Jagdhausalm (HANDEL-MAZZETTI-W). KÄRNTEN: Schoberggruppe, Noßberger Hütte (E. HÜBL-WHU).

Italien: PIEMONTE: Alpen Piemonts und Apuanen (BALBIS & BERTOLONI-PAD, G). Mt. Blanc, Val di Ferret (WALL-S). Monte Turlo (MURET-ZT), Gressonay (WILCZEK & JACCARD-LAU), Valle Vogna, Riva (CARESTIA-PAD); Valsavaranche, Col Louson (WILCZEK-LAU); Lago del M. Cenisio (BARSALI-PI); Alpes Rodoret (ROSTAN-W). LOMBARDIA: Lago di Darenzo (herb. ARTARIA-PI); Alpi Bergamasche, Monte Legnone (SCHONW.-C; herb. CESATI-RO; herb. PASSERINI-PAD); Gerola Alta, Pizzo 3 Signori (EHBENDORFER-WEHR); Val Bondione, Stausee bei Cuoro (METLESICS-WMET); Val di Vo, Mt. del Vena (WILCZEK-LAU). Alpi Retiche, Mt. Casana (herb. MURET-LAU); Bormio, Campolongo (LONGA-PAD). VENEZIA TRIDENTINA: Alto Adige, Curon-Venosta, Bosco di Ghirne (LONGA-PAD), Monte Tavolmo (ZENARI-PAD), Alpe di Toro (ZENARI-PAD), Jaufen Paß (SCHNEIDER-W), Sterzing, Riedberg (HUTER nr. 3694-W, WU), Hühnerspiel (HAUSSKNECHT-JE), Steinhaus (TREFFER-LD, WU, W, TL, M), Monte Baldo, Costabello (GOIRAN-RO). Pustertal, Furkel bei Olang (HANDEL-MAZZETTI-WU); Sexten, Alpe Nemes (HUTER-M, W), Fassa-Tal (BERNARD-WU), Schlern (TRAXLER-PRC), Durontal, Soricia-Alpe (HANDEL-MAZZETTI-WU); Campitello (SCHRÖTER-ZT), Fedajapaß, Porta Vescovo (HANDEL-MAZZETTI-WU); Cortina d'Ampezzo, Lago d'Aial (ZENARI-PAD); Lago Cortalares (ZENARI-PAD). VENEZIA EUGANEI: Valle del Boite, Mt. Marcora, L. d. Banco di Marcora (CAMPANINI-PAD), Cima Bel Pra (UGOLINI-PAD), Forno di Zoldo (TORBIERA V. S.-PAD), Valle del Ansiei, Auronzo (CAPPONI-PAD), Mt. Grappa, Buca delle Neve (BIZZOZERO-PAD). ALPI MARITIMI: Limone-Piemonte (herb. L. LERESCHE-LAU), Certosa (BURNAT-G), Vallée de l'Ellero, Cima de Salina (herb. BURNAT-G); Alpe di Revelli, près du Pizzo d'Ormea (J. BRIQUET & CAVILLIER-G), Massif du Grande-Coyer, rocher du Carton (herb. BURNAT-G), Cirque de Millenous (A. St.-YVES-LAU).

Frankreich: ALPES MARITIMES: Sources de la Tinée (herb. St.-YVES-LAU), Lacs sup. de Morgon sur Salzo Moreno (herb. BURNAT-G), Vallée de la Tinée (WILCZEK-LAU; WILCZEK & St.-YVES-G, LAU; herb. St.-YVES-LAU), Lac de la Tortissa (BURNAT-G), Mont Tortissa (herb. BURNAT-G); Testa della Capanna (herb. BURNAT-G), Monte Castiglione (herb. St.-YVES-LAU), Col de Fenestrelle, Val Rovina (BURNAT-G), Valdieri (REICHENBACH fil.-BPU; herb. REGEL-ZT), Mont Bossaglia (herb. BURNAT-G), Col de Tende, Rocca de l'Abisso (BOURGEAU-C), Vallon de l'Abisso (BURNAT-G), Alpes de Tende (REUTEU-LAU; HUET du PAVILLON-LE), Fontan, Val de Ceva (BURNAT & GREMLI-G), Val de Rio Freddo de Tende, Margheria delle Sella (BURNAT-G). HAUTES ALPES: La Monta-en-Queyras, Col Lacroix (ARVET-T. & FAURE-CLF, G, LISU, TL), l'Hospice (d'ALLEIZETTE-CLF), Val Queyras, Lac de l'Encourgeau (MÜLLER & SCHÜEPP-ZT); Mont Viso (d'ALLEIZETTE-CLF).

<sup>35</sup> Stark gekürzt; vgl. CASPER 1962 a: 90—94.

*P. leptoceras* besitzt eine in der Regel mittelgroße, kurzgespornte Blüte, deren Kronunterlippe mit im Umriß breit verkehrteirunden bis fast kreisförmig abgerundeten, einander deckenden Kronlappen ausgestattet ist und die die Oberlippe an Länge nur wenig übertrifft. Die Kronröhre ist kurz und am Schlunde stark dilatiert. Insgesamt erscheint die Blüte nur wenig länger als breit und erinnert, wenn man vom Sporn absieht, an *P. grandiflora*. Die Kelchoberlippe, deren Zipfel in ihrer Gestalt sehr variieren — von lanzettlich-dreieckig zugespitzten bis zu elliptisch-länglich-stumpfen Formen —, zeichnet sich durch die Betonung des Mittelzipfels aus. Er ist häufig viel breiter als die Seitenzipfel, stark ausgerandet oder gar gezähnt, so daß Formen zustande kommen, bei denen die Kelchoberlippe vier- bzw. mehrzipfelig zu sein scheint. Die Röhrenhaare und die Trichome auf den Kronlappen sind lang, zylindrisch und tragen ein vielzelliges, keulen- bis traubenähnliches Köpfchen.

Die Variabilität der Art ist beträchtlich. Ein ausgeprägtes Merkmalsgefälle in Nord-Süd-Richtung ist im Westalpen-Teilareal zu erkennen. Besonders bestimmte Sammelnummern aus dem Herbarium BURNAT (G) „rappelant beaucoup“ *P. longifolia* ssp. *reichenbachiana* (CASPER 1962 a: 97). Trotzdem sehe ich davon ab, diese „transgredierenden“ Formen taxonomisch zu fassen.

In einer kleinen Studie hat RUFFIER-LANCHE (1959) erneut das Problem des Nomens *P. arveti* GENTY aufgegriffen und die immerhin interessante Frage gestellt, ob es sich bei dieser umstrittenen Sippe vielleicht um die Kreuzung zwischen *P. alpina* und *P. leptoceras* handeln könnte. Habituell und im Bau der Blätter erinnere die Sippe durch ihre geringen Dimensionen doch sehr an *P. alpina*. Da außerdem die Farbe der Blüten von gänzlich violett bis fast ganz weiß schwanke, liege eine solche Überlegung wohl im Bereiche des Möglichen.

Nun läßt sich ohne zytologische Untersuchung dazu wenig sagen. CONTANDRIOPOULOS (1962) hat die Chromosomen der Sippe vom Mt. Viso gezählt und wie bei *P. leptoceras* und *P. alpina*  $2n = 32$  gefunden. Sie neigt dazu, *P. arveti* in die Nachbarschaft von *P. grandiflora* und *P. „reuteri“* zu stellen. Ansonsten zitiert sie lediglich RUFFIER-LANCHE, der übrigens noch erwägt, ob es sich bei *P. arveti*, die allein vom Mt. Viso bekannt sei, vielleicht auch um einen Neoendemiten oder um ein Relikt handeln könne. Ich habe in meiner „Revision“ (CASPER 1962 a) unter Hinweis auf die Veröffentlichungen BEAUVERD's (1911, 1912, 1922) betont, daß *P. arveti* auch an anderen Örtlichkeiten gesammelt worden ist und keinesfalls — wenigstens was das mir zugängliche Material anbetrifft — einheitliche Züge aufweist.

Mir liegt ein Bogen vor, der am Col Lacroix, „au dessous de la Monta-en-Queyras (Htes-Alpes)“ in „pelouses humides au bord du torrent, au-dessous de l'hospice“ in 2200 m Höhe am 11. VIII. 1883 von ARVET-TOUVET und FAURE gesammelt und mit dem Nomen „*P. variegata* ARVET-T.“ versehen worden ist (CLF). Des weiteren findet sich auf dem Exsikkat die Anmerkung: „Mon. Pil. et Hier. Dauph. suiv. de l'analy. de qq. aut. plantes p. 54 (1873)“. Das Material wurde vom Autor der *P. arveti* (= *P. variegata* ARVET-T. non TURCZ.) selbst gesammelt und ausdrücklich unter Hinweis auf die Originaldiagnose bestimmt. Es fällt mir schwer, in diesem Beleg etwas anderes als eine Variante der *P. leptoceras* zu erkennen. D'ALLEIZETTE (CLF) hat 1938 die Aufsammlung an der gleichen Örtlichkeit wiederholt, ohne daß ich aus seinen Belegen etwas anderes als aus denen ARVET-TOUVET's entnehmen könnte.

Auch vom Mont Viso, dem „locus classicus“ liegt mir Material vor (D'ALLEIZETTE, Juli 1926-CLF). Es unterscheidet sich allerdings von dem ARVET-TOUVET-Beleg vom Col Lacroix. Besonders fallen an ihm die linealisch-stumpfen, sehr langen Kelchoberlippenzipfel auf, die geradezu an *P. corsica* erinnern. Schließlich mögen noch zwei Bogen BEAUVERD's erwähnt werden, die 1922 am Rhône-gletscher („massif du Galenstock“ — TL, CLF) gesammelt wurden. Außer den kleinen, *alpina*-artigen Blättern weisen alle Merkmale auf *P. leptoceras* hin.

Wenn das hier besprochene Material repräsentativ ist — und das ist es wenigstens im Falle des ARVET-TOUVET-Bogens —, so muß ich meine in der „Revision“ ausgesprochene These bekräftigen, daß es sich bei diesen Sippen um nichts anderes als um hochalpine Formen der *P. leptoceras* handelt, denen ein systematischer Wert kaum zukommt.

Überhaupt nicht zur Diskussion stehen die Erwägungen über Neoendemismus oder Reliktcharakter der fraglichen „Art“. Ich gebe gern zu, daß prinzipiell eine Kreuzung zwischen *P. leptoceras* und *P. alpina* — beide kommen zusammen am Mt. Viso vor (RUFFIER-LANCE 1961, brieflich) — möglich ist. Ob aber *P. arveti* ein derartiges Kreuzungsprodukt ist, können nur Experimente zeigen. Die Herbarbelege reichen für eine Entscheidung

nicht aus. Es ist Geschmackssache, ob bei diesem Stande der Dinge die fraglichen Pflanzen vom Mt. Viso als *Lusus* oder als Varietät geführt werden: Sie können in beiden Fällen nur im Sippenverbande der *P. leptoceras* plaziert werden.

Gänzlich streichen möchte ich MURR's f. *tridentina*. Sie ist ohne jeden systematischen Wert.

*P. leptoceras* ist eine im wesentlichen auf das Alpengebiet beschränkte und hier auch entstandene Art. Von den Seealpen im Süden über den gesamten Westalpenzug bis hinauf zum Genfer See und von dort in östlicher Richtung bis Vorarlberg und Tirol mit der Ostgrenze etwa im Tal der Piave erstreckt sich ein relativ geschlossenes Siedlungsgebiet, dessen Lückenhaftigkeit im Bereiche der Grajischen und Cottischen Alpen nur auf mangelnder Sammeltätigkeit beruht (Abb. 42, S. 159). Die Nordgrenze des Areals fällt etwa mit der Grenzlinie Südliche Kalkalpen—Zentralalpen zusammen. Einzelne Fundorte liegen — vom Hauptareal losgelöst (?) — in den Apuanischen Alpen. Das Vorkommen im Appennin ist fraglich.

Auf der Iberischen Halbinsel, im Französischen Zentralplateau und in den Vogesen fehlt die Art. Angaben aus Albanien, Mazedonien, Bulgarien und Griechenland beziehen sich auf *P. balcanica*.

*P. leptoceras* kommt in Flach- und Quellmooren (BRAUN-BLANQUET und RÜBEL 1936) über basenreichem, kalkhaltigem, aber auch kalkarmem Untergrund vor. (Sie ist nicht ausschließlich „silicicole“, wie CONTANDRIOPOULOS schreibt.) Während *P. vulgaris* höchstens bis in die subalpine Stufe aufsteigt, ist *P. leptoceras* vorzugsweise in der alpinen Stufe anzutreffen. Die höchsten Fundorte liegen in Graubünden am Tschüffer (2750 m) und an der Gandegg-Hütte ob Zermatt (3005 m), in Tirol bei Sellrain (2400 m), im Draugebiet bei Sexten (2530 m) und in den Seealpen am Mont de la Tortissa (2600 m). In 1150 m Höhe ist sie am Passo della Crocetta in den Bergamasker Alpen gefunden worden. Sie steigt in Graubünden im Misox bis auf 350 m Höhe ab.

Unter den Begleitpflanzen der Sippe sind zu nennen: *Carex frigida*, *Saxifraga aizoides*, *Deschampsia caespitosa*, *Bellidiastrum michelii*, *Viola biflora*, *Soldanella alpina*, *Bartsia alpina*, *Parnassia palustris*, *Selaginella selaginoides*, *Primula integrifolia* und *Gentiana bavarica*.

Eigene Chromosomenzählungen an Material aus dem Gschnitztal (Bremer Hütte, etwa 2300 m) ergaben  $2n = 32$ . CONTANDRIOPOULOS (1962) zählte ebensoviele bei Pflanzen vom Lac de Tre-Colpas in den Seealpen. *P. leptoceras* ist folglich tetraploid wie *P. longifolia* ssp. *reichenbachiana*, *P. grandifolia* und *P. balcanica*. Damit gehört die Art zum präquartären Stamm der Sect. *Pinguicula* in Europa (siehe S. 56).

Ser. *Grandiflorae* CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 74

Folia uniformia late ovato-oblonga subpetiolata; corolla magna lobis aequae longis ac latis labio infero superum non multoties superante; calcar longum.

Eine großblütige und großblättrige Art auf anmoorigen Böden im westlichen Europa. Die Kronlappen sind etwa so lang wie breit, die Unterlippe überragt die Oberlippe nur wenig an Länge. Der Sporn ist kräftig und viel länger als die Kronröhre.

42. *P. grandiflora* LAM. Encycl. méth. bot. 3 (1789) 22

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus numerosis adventitiis filiformibus. Folia 5—8 radicalia rosulata integerrima oblonga vel ovato-oblonga vel obovata rotundata obtusa subsessilia vel in petiolum plus minusve valde attenuata margine plus minusve involuta superne glandulis sessilibus stipitatisque  $\pm$  dense vestita (25) 30—45 (50) mm longa (10) 12—20 (30) mm lata. Hibernacula; gemmae. Pedicelli 1—3 erecti crassiusculi glandulis stipitatis disperse apicem versus  $\pm$  dense obsiti (40) 60—150 (230) mm alti uniflori laetes virides vel rubescentes. Flores magni (20) 25—35 (40) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus viridis vel purpureus extus glandulis stipitatis disperse obsitus; labium superum usque ad dimidium vel profunde trilobum lobis ligulatis obtusis vel rotundatis duplo vel raro triplo longioribus quam latis; labium inferum bilobum obovatum lobis usque ad  $\frac{2}{3}$  longitudinis coalitis. Corolla bilabiata purpureo-caerulea raro rosea vel albescens aequae longa ac lata (calcar excluso) extus glandulis stipitatis singularibus obtecta; labium superum bilobum lobis cordatis vel obovatis erectis vel subretroflexis vix longioribus quam latis; labium inferum trilobum lobis

latissimis cordatis retusis basi multo angustioribus aequae longis ac latis inter se multum tegentibus lobo intermedio lobis lateralibus quidquam maiore obscure violaceo-striato. Tubus infundibuliformis  $\pm$  ventricosus intus pilosus pilis longis cylindricis. Calcar cylindraceum rectum obtusum subbifidum (8) 10—12 (14) mm longum dimidium tubi limbique corollae quidquam superans lilacinum. Stamina  $\pm$  2,5 mm longa. Stigma bilabiatum labio infero flabelliformi. Ovarium subglobosum extus glandulis stipitatis disperse obsitum. Capsula subglobosa-ovoidea calycem excedens. Semina scobiformia fusiformia (0,6) 0,85 (1,1) mm longa (0,2) 0,3 (0,4) mm lata alveolata.

Chromosomata  $2n = 32$ .

Floret IV—VIII.

Holotypus: Dauphiné (LAMARCK — non vidi).

Hab. in muscosis humidis regionis montanae et subalpinae, in Jurasso, in Alpibus Delphinatus, in Pyrenaeis totis, in Asturia, Galicia, Soria atque Irlandia meridionali.

Syn.: *P. leptoceras* LAMOTTE, Prodr. fl. plat. centr. France (1881) 511 pr. p.! — BONNIER, Fl. compl. France, Suisse, Belg. VII (1923/25) 70 pr. p.! — non *P. leptoceras* RCHB.! — *P. vulgaris* BERGERET, Fl. Bass.-Pyr. I (1803) 17 — NYMAN, Syll. fl. eur. (1854/55) 134 pr. p.! — CUTANDA, Fl. compend. (1861) 466 pr. p.! — MARTINEZ, „Materiales para el estudio de la flora soriana“ in Ann. Jard. Bot. Madrid 2 (1942) 228 — *P. vulgaris* ssp. *grandiflora* MAGNIN, Annot. fl. Jura 109 — *P. vulgaris* var. *grandiflora* BENTHAM & HOOKER, Handb. Brit. fl. ed. V (1887) 296 — *P. vulgaris*  $\beta$  *grandiflora* LECOQ et LAMOTTE, Cat. rais. pl. plat. centr. France (1847) 306 — *P. vulgaris* f. *grandiflora* ST.-LAGER, Cat. pl. vasc. fl. Bass. Rhone (1883) 520 pr. p.! — *P. longifolia* GAUDIN, Fl. Helv. I (1828) 45 pr. p.! — MUTEL, Fl. France II (1835) 399 pr. p.! — HEGETSCHWEILER, Fl. Schweiz (1840) 17 — RAPIN, Guide Bot. Cant. Vaud ed. I (1842) 283 pr. p.! — *P. grandiflora*  $\gamma$  *longifolia* MORITZI, Fl. Schweiz (1844) 256 — *P. merinoana* SENNEN in Bot. Soc. Iber. 35 (1936) 20 — *P. inaequilobata* SENNEN in Bot. Soc. Iber. 35 (1936) 20 — *P. eliae* SENNEN in Bot. Soc. Iber. 35 (1936) 21.

Icon.: LAMARCK, Encycl. méth. bot. 3 (1789), t. 14, fig. 2 — SOWERBY & SM., Engl. Bot. 31 (1810), t. 2184 — REICHENBACH, Pl. crit. I (1823), t. 83, fig. 174 — SOWERBY's Engl. Bot. ed. 4, 7 (1867), t. 1122 — SCHINDLER in Österr. bot. Z. 58 (1908), t. 1, fig. 1; t. 4, fig. 12, 13 — CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 15, Abb. 3, fig. 4 (pili); 77, Abb. 14.

Icon. nostr.: Abb. 4, Fig. 4, S. 19 (pili); Taf. 15 (habitus).

Tab. distr. geogr.: GOOD, Geogr. flow. plants ed. 2 (1953) 226, fig. 55 — CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 81, Abb. 16 — CONTANDRIOPOULOS, Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines (1962) 248, carte nr. 25 — PERRING & WALTERS, Atlas of the British flora (1962) 239, A 441/4.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 43, S. 167.

#### Specimina visa:

Irland: GALWAY: Oran Hill (herb. REILLY-DBN). CLARE: Lisdoonvarna (PRAEGER-DBN; BIRMINGHAM-DBN; NILSSON & DEGELIUS-S). KERRY: (herb. HART-DBN; PRAEGER-DBN), Brandon (-LIVU), Dingle, Connor Hill (BARRINGTON-DBN; SHOOLBRED & SCULLY nr. 2560-DBN), Connor Hill (LOMAX-BIRM; SCULLY nr. 1082-DBN), Slieve Mish (SCULLY nr. 1083-DBN), Blennerville, Tralee (REILLY-DBN), Lough Dertiana (WEST-BIRM), Lough Caragh (herb. SOMMERVILLE-E), Killarney (BACKHOUSE-E; MORE-DBN, BIRM; OSTENFELD-C), Upper Lake (BEQUEST-BIRM; LINDMAN-S), Gap of Dunloe (LOMAX-H; MARCHALL-E), Mangerton (herb. BARRY-DBN; MISS SADLEIN-DBN; BARRINGTON-DBN; STEWART-BIRM, DBN), Lough Guitane (WEST-BIRM), Kenmare (herb. McNAB-DBN), near Lough Reagh (WEBB-S), Glencar (THOMPSON-BIRM), Clirghane (PRAEGER-DBN). LIMERICK: Carrigkerry Chapel (OBRIEN-DBN). CORK: Glengariff (-E), Inniscarra (PHILLIPS-DBN), Bancs of the Lee (PHILLIPS-E), Cork-City (DRUMOND-E; CARROLL-DBN), Belvidere (WRIGHT-DBN), Bandon (herb. SADLER-E), Inch Castle (CHANDLEE-DBN), Iron Valley (JOHNSTON-E).

Spanien: ASTURIEN: Braña de Arriba, Puerto de Leitariégos (DURIEU-LE; BOURGEOU-C, PI, PRC, MA), Puerto de Leitariégos (ROTHMALER-GFW); Colunga (JERONIMO-MA, TL); Picos de Europa, Pido (DRESSER nr. P/342-E), Refugio Aliva (DRESSER nr. P/25-E); Vega Redondo (GUINEA nr. 164262-MA); Covadonga (NILSSON-S); LEON Y ASTURIAS: (LAGASCA-MA). LEON: Sierra Cabre brera, Lago de la Bana (ROTHMALER-GFW). SANTANDER: Reinosa (Dr. DIECK-C). VIZCAYA: Bilbao, Penascal Chiqui (GUINEA-G, M). ALAVA: Pipahon, Puerto (LOSA-BPU, G, LISU, W, MA). CASTILLE: Burgos, Obarenes (SENNEN & ELIAS 1906-H, W, WU, CLF, MA; ELIAS 1908-PRC, LISU, M, BRNU; ELIAS 1918-MA, TL); Guintanar (FONT QUER-BC 53036). SORIA: Rio Urbion (CABALLERO-MA), Sierra de Urbion (CABALLOS & VICIOSO-MA), Pinar de Covalada (CABALLOS-MA). ARAGONIA: Guipuzcoa, San Sebastian, Monte Ulia (MOUILLEFARINE-P), Iruñ (WILLKOMM-C, PRC, P; herb. A. DE BUNGE-P). HUESCA: Canfranc (VICIOSO-MA), Panticosa (ATERIDO-MA), Balneario de Panticosa (LAURALUI?-BR). Zentralpyrenäen (-LISU). LERIDA: Valle de Aran (BARCINONE-W), Puigmal (CUATRECASAS-BC 53045), Valle de Aran, Estany Rodó (FONT QUER-BC 78988), Berguedà (VIVES-BC), Boi, Noguera (BOLOS-BC 95292), Espot, Ribera de Peguera (ROTHMALER-GFW). Valgrande (CYRÉN-S). NURIA: Nou Creus (CUATRECASAS-BC 53055).

Andorra: Lagos dels Pessons (KRETSCHMAR-S).

Frankreich: PYRÉNÉES: (C. L.-BIRM; CH. BOUQUE-P). BASSES PYRÉNÉES: Behola (herb. GOMBAULT-S); La Rhune (-TL); Cambo Pas de Rolland (herb. DARRACQ-TL), Itxassoa, Mont Arsamendi (NEYRAUT-H), Jardin d'Enfer (herb. GOMBAULT-S); Bidarray, Pic d'Iparla (GOMBAULT-S); Mauleon (PUEL-PRC); Foret d'Issaux, Col de Guillers (herb. GAUSSEN-TL); Urdos, Forges d'Abel

(BRAUN-BLANQUET-SIGMA); Laruns (HAFSTRÖM-S); Eaux Chaudes (herb. FITZGERALD-PI); Eaux Bonnes (MOUNIER-PI; PITARD-G), Massif du Pic de Ger, Sentier de la Cabane (VILLARET-LAU), Fontaine de Gesque (VILLARET-LAU), Le Gourzy (PITARD-G), Gourette (PITARD-G), Lac d'Anglas (PITARD-G); St. Christau, Bois du Binet (herb. COMBAULT-S). HAUTES PYRÉNÉES: Vignemale (RECHINGER fil. nr. 776-W); Cauterets (herb. HARTMANN-ZT), Val de Jeret (RONNINGER-W), Vallée de Lutour (RONNINGER-W); Luz, Pic de Bergons (MAYER-M); Gèdre (BORDÈRE-M, W + WU, LD, PRC, C, M; GANDOGER-LE; TRAPP fil.-CLF), le Hour Cabane (?) (DUFFOUR-TL); Gavarnie (PITARD-G), Pailla (PITARD-G); Val d'Asté (herb. SUDRE-TL), Zeillet (GÈZE-TL), Gorge d'Asté (herb. LARTIGUE-P). Bagnères de Bigorre (herb. SAINT-YVES-LAU; GIRARD-CLF), Pene de Lheris (herb. FRANCAVILLANUM-P), Lheris (-TL); Vallée du Bastan, Barèges (-TL); Barèges, Capet (GÈZE-TL), Lacs d'Orredon (herb. COMBAULT-S), Lac de Cap de Long (herb. COMBAULT-S); Las-Aretz (BAILLET-TL); Medasolles (LANGE-C). HAUTE GARONNE: Luchon (VERLEUR-AMD), Jouéou (-LISU), Superbagnères (-TL), Lac d'Oo (FAGES-TL), Vallée d'Hospice (ZETTERSTEDT-S, LD); Hospice de France (-TL), Hospice de France et Port de Venasque (RECHINGER fil.-W), Port de Venasque (DUFFOUR-TL). ARIÈGE: Prayols (SUDRE-TL); Vocdessos (GÈZE-TL); Prat d'Albis (herb. SUDRE-BPU, BI); l'Hospitalet-près-Andorre (TROCHAIN-TL); Canton d'An, Lac de Naguilla (MARTY-TL), Forêt du Drazet (herb. MARTY-TL); Lac du Laurenti (herb. MARTY-TL); St. de Baxouillade, Le Roc Blanc (herb. MARTY-TL); Mons Trimoyne (ROBBERTSEN-PRC). PYRÉNÉES-ORIENTALES: (herb. IRAT-P); Valle Carol (KUGEL-E); Superbolquère (RECHINGER & SLEUMER-W); Mont Louis, Straße nach La Llagonne (CASPER-JE); La Cabanasse, Weg nach Eyne (CASPER-JE); Val d'Eyne (D'ALLEIZETTE-CLF; RECHINGER & SLEUMER-W; CASPER-JE); Pic de Costabone (herb. IRAT-TL); Prats de Mollo (VAYREDA-PI), Montsacon (AULA-TL); AUDE: Fontanilles à Marsa (CARREL-W). LOIRE: Pierre sur Haute (LEGRAND-P, LAU), Coleigne (SAINT-LAGER-G), Bords de la Loire, Lapalisse (GIROD-G). JURA: (-S); Les Rousses en montant à la Dole (FLICHE-CLF). AIN: Montes Jura, Mt. Colomby de Gex (ROMIEUX-G; herb. MAYLAN-G; MONNARD-LAU), Mont Reculet (CODET-S; REUTER-LAU; herb. MURET-LAU; herb. de PUYFOL-CLF; KUNTZE-GOET; HUET DU PAVILLON-ZT; herb. BERNET-ZT; MÜLLER-ARGAU-ZT; HOCHREUTINER-G; MAYLAN-G; GIROD-G), Vallon d'Ardran (ROMIEUX-G), Haut Bugey, Brénod (BRIQUET-G), Mt. Samuel (BRIQUET-G), Neyrolles, Marais de Coillard (BRIQUET-G), Marais de Malbronde (BRIQUET-G), Plateau de Retord (BRIQUET-G), Entre Le Poizat et le Col de Bérentin (BECHERER-G), Hauteville, Le Vely (BRUNARD-G, CLF; herb. CHENEVIÈRE-LAU). ISÈRE: Grenoble, Seyssins (GUIGUET & FAURE-W + WU, CLF, -P; FAURE-TL); Vif, Varces, Col d'Uriol (ROSSET-BOULON-TL); Villard de Lans, Bois Barbu (CORTEY-TL). DRÔME: Chatuzange, Rousset (CHATENIER-TL). HAUTES ALPES: Mont Viso (D'ALLEIZETTE-CLF).

Schweiz: Vaudoise, La Dôle (D'USSEL-CLF), Jura, La Dôle, Hof Petronlaz (THOMMEN-ZT).

*P. grandiflora* ist neben der fremdartigen *P. vallisneriifolia* und neben *P. longifolia* die größte und schönste altweltliche *Pinguicula*-Art. Ihre in der Regel dunkelviolette Krone besitzt sehr breite, meist verkehrteirunde oder herzförmige, am Vorderrande etwas gestutzte, einander überdeckende Unterlippenlappen. Die Oberlippe ist nur wenig kürzer als die Unterlippe. Der kurze, dunkelviolet gestreifte Tubus ist am Schlund stark dilatiert und immer mit langen, zylindrischen Haaren ohne ausgeprägtes Köpfchen versehen. Er geht an seiner Basis in einen langen, kräftigen, geraden, zylindrischen Sporn über. Die Kelchlappen der Oberlippe sind groß, nahezu zungenförmig, etwa doppelt so lang wie breit, die der Kelchunterlippe breit oval und bis zu etwa  $\frac{2}{3}$  ihrer Länge verwachsen. Die Farbe des Kelches variiert zwischen grün und purpurolett. Die Rosettenblätter sind groß und ziemlich breit und im Umriss länglich bis länglich-eirund. Ihr Rand ist meist nur wenig eingerollt.

Die verwickelte Geschichte des Nomens *P. grandiflora* habe ich in meiner „Revision ...“ (CASPER 1962 a: 80—85) ausführlich dargestellt. Ich beschränke mich deshalb auf eine kurze Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse.

In Haute-Savoie wächst eine Sippe, die sich durch die blaßviolette, rötliche oder fast weiße Tönung der im ganzen kleineren Blüte, durch die kurzen, breiten stumpf-ovalen Zipfel der Kelchoberlippe und den geraden, pfriemlichen, schlanken Sporn, der kürzer als beim Typus ist, deutlich von typischen *grandiflora*-Formen abhebt. Sie ist zuerst von MUTEL (1830, 1835) als *P. grandiflora*  $\beta$ ) *rosea* von Revel und von den Ufern des Grand Canal bei Grenoble beschrieben worden. Ihr Merkmalsgefüge ist, wie die Belege ausweisen, ziemlich konstant und relativ weit verbreitet. Sie hat nichts — das sei nochmals ausdrücklich betont — mit *P. reuteri* GENTY zu tun! SCHINDLER (1907/08) ist in diesem Punkte ein schwerwiegender Irrtum unterlaufen, der sich noch heute in der Literatur auswirkt (so gibt z. B. CONTANDRIOPOULOS 1962 die echte „*P. reuteri*“ aus Haute Savoie an, wo sie eben nicht vorkommt!). Ich habe MUTEL's Sippe in den Rang einer Unterart erhoben.

ssp. *rosea* (MUTEL) CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 85 —

*P. grandiflora* var. *rosea* MUTEL, Fl. Dauph. ed. 1 (1830) 357; ed. 2 (1848/49) 479 — *P. grandiflora*  $\beta$ ) *pallida* BRIQUET, Rev. gen. bot. (1893) 424 — *P. grandiflora* s.-var. *albescens* ROUY, Fl. France 9 (1909) — *P. vulgaris* ssp. *P. grandiflora* var. *juratensis* MAGNIN, Annot. fl. Jura, 110 pr. p.! — *P. grandiflora* race *juratensis* ROUY, Fl. France 9 (1909) pr. p.! — *P. Reuteri* SCHINDLER, Österr. bot. Z. 57 (1907) 458 pr. p.! — *P. grandiflora* var. *Reuteri* (GENTY) ERNST in Bot. Jb. 80 (1961) 165 pr. p.! — *P. grandiflora* ssp. *reuteri* LÖVE & LÖVE in Bot. Not. 114 (1961) 55 pr. p.! —

differt a typo calycis superioris labii lobis ovalibus, obtusis, subaeque longis ac latis; corolla plus minusve rosea vel pallide-lilacina, corollae lobis brevioribus; fauce violacea vel pallide violacea-pilosa; calcar recto, subulato, acuto, brevior.

Typus: Grenoble, Revel (MUTEL 1831-! G-DC).

Chromosomata:  $2n = 32$  (teste CONTANDRIOPOULOS 1962).

Neben (!?) der Typusart in den Savoyischen Kalkalpen verbreitet.

Icon.: SCHINDLER in Österr. bot. Z. 58 (1908), t. 1, fig. 2; t. 4, fig. 14, 15.

Tab. distr. geogr.: CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 81, Abb. 16.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 43, S. 167.

#### Specimina visa:

Frankreich: HAUTE-SAVOIE: Faucigny, Bonneville (TIMOTHÉE-LD, BG), Bonneville, Brizon, Mt. Brezon (TIMOTHÉE-PRC, W + WU, S, CLF), Brizon, Mouhse (TIMOTHÉE & SPIEHS-W), Glacière de Brizon (TIMOTHÉE-G), Entre Brizon et la glacière de Solaizon (ROMIEUX-G), Mt. Solaizon (BOUCHARD-H, LD); La Roche Parnal (PALEZIEUX-ZT); Alpes d'Annecy, Plateau de Cenyse (TIMOTHÉE-RO), Massif de Soudine, La Balme (ROMIEUX-G), Ballajoux, Massif de la Fillière (BEAUVERD-CLF). ISÈRE: Corcelin (LOMBARD-LISU, PAD); St. Agnes, Plateau d'Ezy, Mt. de Lans (ROSSET-BOULON-TL); Grenoble, Revel (herb. HADEN-E; HAGUENIN-P; d'ALLEIZETTE-CLF); Pinêt-d'Uriage (PELLAT-PAD; GUIGUET-PRC, W + WU, CLF, LD).

Die blaßblütige Sippe REUTER's vom Jura erhält als Farbmutante den gültigen Namen f. *pallida* (GAUDIN) CASPER. Die Originalbelege REUTER's (Bois de la Faucille, 1853-! G-DC) und GENTY's (Ain: La route des Rousses, 1891-! GR) stimmen in den wesentlichen Zügen überein. Die Blüte ist blaßviolett gefärbt, der Schlund dunkelviolett gefleckt. Besonders fällt der außerordentlich kräftige, dickwalzliche Sporn auf. In diesem Zusammenhang ist ein Bogen GENTY's (N. de la Quille, au dessus du Col de la Faucille, 28. 7. 1888, 1400 m -! LISU) interessant, der typische *P. grandiflora*-Pflanzen zeigt. GENTY hat sie dementsprechend als *P. grandiflora* bestimmt.

f. *pallida* (GAUDIN) CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 85 —

*P. longifolia* β) GAUDIN, Fl. Helv. (1828) 46 — *P. grandiflora* β) *pallida* GAUDIN apud BABEY, Fl. Jurass. 3 (1845) 277 — REUTER, Cat. pl. vasc. Genève ed. 2 (1861) 179 — *P. reuteri* GENTY in MOROT, J. Bot. 5 (1891) 225, 229 — *P. vulgaris* ssp. *P. grandiflora* var. *reuteri* MAGNIN, Annot. fl. Jura, 110 — *P. juratensis* BERNARD in Bull. Soc. d'Emul. du Doubs, sér. 2, t. 7 (1855) 91—92 — *P. grandiflora* var. *reuteri* (GENTY) ERNST in Bot. Jb. 80 (1962) 165 pr. p.! — *P. grandiflora* ssp. *reuteri* LÖVE & LÖVE in Bot. Not. 114 (1961) 55 pr. p.!

Corolla pallide violacea; calcar cylindricum crassum obtusum.

Chromosomata  $2n = 32$  (teste CONTANDRIOPOULOS 1962).

Typus: Bois de la Faucille (REUTER 1853-! G-DC).

Icon.: GENTY in MOROT, J. Bot. 5 (1891), t. 3, fig. 1.

#### Specimina visa:

Frankreich: AIN: Montes Jura, entre le Col de la Faucille et Lavatey, bordant la route des Rousses, forêt de sapins (GENTY 1891-CLF), Jura merid., rochers humides et moussus bordant la route de la Vattay près du Col de la Faucille, calcaire, 1329 m, 25. 7. 1888 (GENTY-F 834148; sub nomine *P. alpicola*). Col de la Faucille (GENTY 1888-LISU; sub nomine *P. lilacina* GENTY); La Faucille et Lavatey (DESEGLISE 1879-GOET).

Gänzlich in die Synonymie von *P. grandiflora* möchte ich nunmehr die „Arten“ *P. inaequilobata* und *P. eliae* SENNEN verweisen. Sie scheinen mir systematisch gänzlich wertlos. Über *P. grandiflora* var. *dertosensis* von den Montes Cercanos a Portosa (CANIGUERAL in Collect. Bot. 5 [1958] 413) konnte ich mir bisher kein sicheres Urteil bilden.

Das disjunkte Areal von *P. grandiflora* (Abb. 43, S. 167) ist innerhalb der Gattung am ehesten mit dem von *P. lusitanica* (Abb. 23, S. 73) zu vergleichen. WEBB (1952) rechnet unsere Art zu seinem Hispano-Cantabrischen-Element, dessen Ostgrenze mit 5° öL. zusammenfallen soll. Allerdings liegen dann die Fundorte im Jura und Dauphiné außerhalb seiner Grenzlinie (WALTER 1954: w-euatlantisches Element; GODWIN 1956: lusitanisch-mediterranes Element).

Ähnlich wie *P. lusitanica* soll auch *P. grandiflora* die Eiszeit in Irland überdauert haben (z. B. FORBES 1846, WEBB 1952). Die Beschränkung ihrer Verbreitung auf die ständig eisfrei (?) gebliebenen Teile SW-Irlands widerspricht dieser Hypothese nicht (vgl. PRAEGER 1924; siehe aber STAPF 1914, SEALY 1949, MITCHELL 1952, HESLOP-HARRISON 1962). Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Art in den Kältezeiten im westeuropäischen Bereich auch in den niedrigen Höhenstufen viel weiter verbreitet gewesen ist (man beachte die Disjunktion Pierre sur

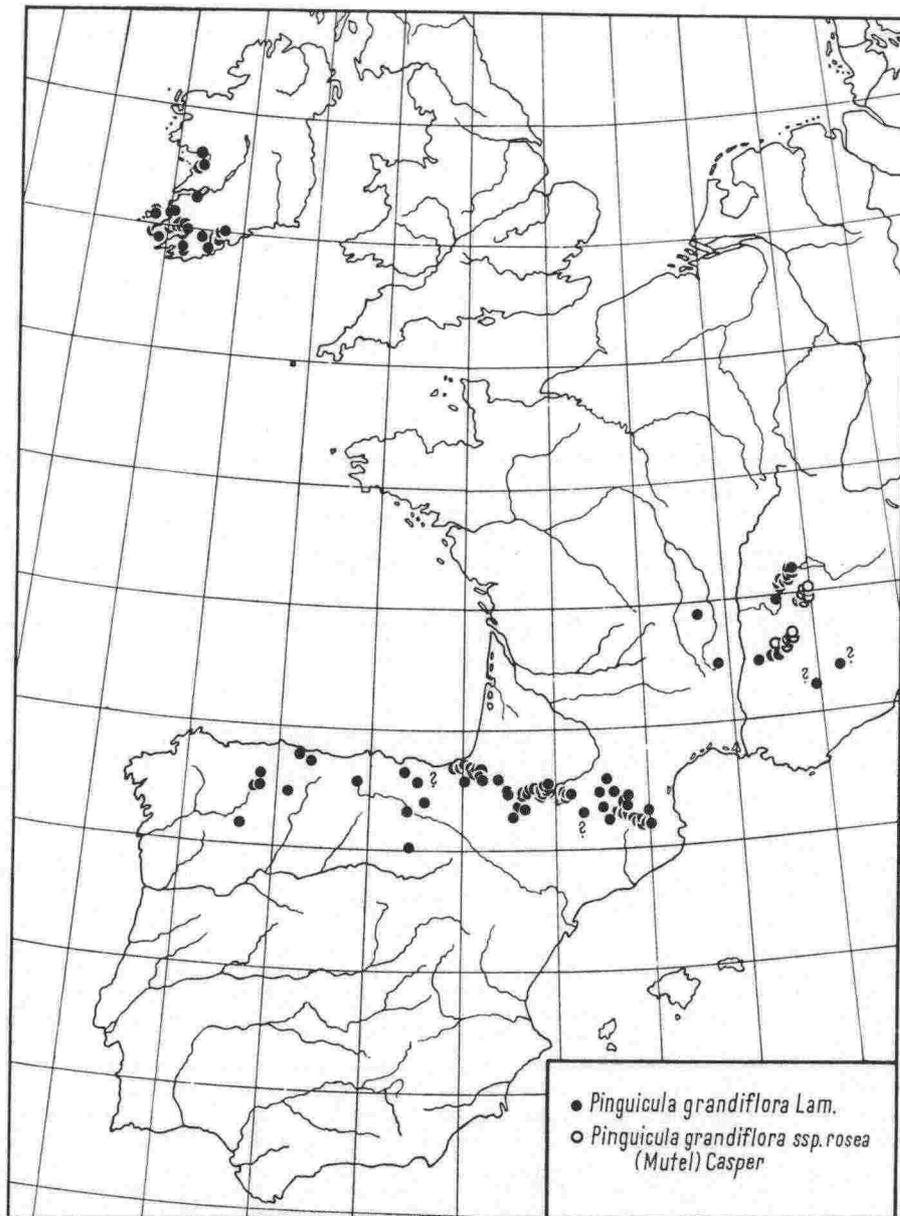


Abb. 43. Areal von *P. grandiflora*.

Haute — Jura!), im Zusammenhang mit der Klimaverbesserung aber auf die sich durch hohe Luftfeuchtigkeit auszeichnenden montanen Bezirke des atlantischen und alpischen Bereichs zurückgedrängt worden ist. Angaben, wonach *P. grandiflora* auf Black Isle vorkommen soll, beruhen auf Verwechslung mit *P. vulgaris* (BENNET 1923). In Cornwall ist die Art angepflanzt (DAVEY, Fl. Cornw. 1919: 345), ebenso in Wexford und Donegal (PRAEGER 1934).

Im Südwesten Irlands wächst *P. grandiflora* in Sumpfwäldern, deren Boden nasser, saurer, nährstoffarmer Torf ist (BRAUN-BLANQUET & TÜXEN 1952). OSVALD (1949) kennt die Art aus der *Myrica*-*Molinia*-*Sphagnum*-Soziation des extrem ozeanischen „raised moss“. Als Begleiter werden *Calluna vulgaris*, *Erica tetralix*, *Myrica gale*, *Drosera rotundifolia*, *Narthecium ossifragum*, *Pedicularis silvatica*, *Scirpus caespitosus* und andere erwähnt. TÜXEN & OBERDORFER (1958) ordnen *P. grandiflora* dem Cariceto-Pinguiculetum zu, einer Quellflurgesellschaft

aus den Zentral-Pyrenäen. Sie gedeiht auf lebhaft durchsickerten, sauerstoffreichen, flachgründigen, humosen Standorten in der Spritzzone klarer, kühler und rasch fließender Gebirgsbäche in der subalpinen Stufe um etwa 1800 m. Die Autoren bezeichnen die *Pedicularis silvatica* — *Carex davalliana* Ass. als Folgegesellschaft des Cariceto-Pinguiculetum. Zwischen Granitblöcken in kleinen Wannern und Mulden, die von Quellwasser durchsickert werden, entwickelt sich dieser braune Kleinseggen-Rasen, in dem neben *Pedicularis silvatica*, *Potentilla erecta*, *Polygala alpestris*, *Carex davalliana* und *Eleocharis pauciflora* auch *P. grandiflora* wächst. Sie kommt außerdem noch im *Pedicularietum cantabrium* der nordwestspanischen Randgebirge, das sich durch das Eindringen atlantischer Elemente (*Anagallis tenella*, *Carum verticillatum*) auszeichnet und als Vikariante des Caricetum davallianae aufgefaßt werden kann, vor. Sie steigt im allgemeinen bis in die subalpine Region (5000') auf und ist von TURMEL (1955) in den Pyrenäen noch in 2200 m, von BRAUN-BLANQUET (1948) in 2400 m Höhe gefunden worden. An feuchten Grasplätzen, kleinen Mooren und an kleinen Quellen ist sie häufig. LOSA (1954) nennt sie ein orophil-alpines Element.

Chromosomenzählungen DOULAT's (1947) ergaben für Material aus der Umgebung von Vercors (Isère)  $2n = 32$ . Sie sind von CONTANDRIOPOULOS (1962) bestätigt worden.

*P. grandiflora* ist wie *P. longifolia* und *P. leptoceras* ein präquartäres Element innerhalb der Sect. Pinguicula (siehe S. 56). Sie steht morphologisch keiner dieser Sippen so nahe, daß direkte Zusammenhänge vermutet werden könnten.

Ser. Balcanicae CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 105

Folia biformia inferiora late-ovata parum longiora quam lata superiora elliptico-oblonga multo longiora quam lata; corolla mediocris.

Eine Art in den Gebirgen der Balkanhalbinsel. Wichtigste Charaktere sind die heterophylle Beblätterung, die relativ kleinen Blüten und die kurzen, breiteiförmigen Zipfel der Kelchunterlippe.

43. *P. balcanica* CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 105

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus filiformibus adventitiis numerosis. Folia 5—9 biformia radicalia rosulata integerrima margine vix involuta solum adpressa superne glandulis sessilibus stipitatisque dense vestita laete viridia inferiora late-ovata 20—30 mm longa 15—20 mm lata superiora elliptico-oblonga 20—50 mm longa 10—20 mm lata. Hibernacula. Pedicelli 1—5 erecti glandulis stipitatis modice dense obsiti (20) 40—80 (100) mm alti uniflori. Flores mediocres (8) 14—19 (23) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis obsitus; labium superum trilobum lobis brevibus late ovatis subaeque longis ac latis saepe paene rotundatis raro longioribus quam latis; labium inferum bilobum lobis brevibus late-ovatis usque ad  $\frac{1}{3}$  longitudinis divisus non divergentibus. Corolla bilabiata caeruleo-violacea extus glandulis stipitatis obsita; labium superum bilobum lobis late-ligulatis inter se tegentibus; labium inferum trilobum lobis obovato-oblongis apice rotundatis inter se plus minusve tegentibus lobo intermedio lateralibus maiore basi albido-maculato. Tubus infundibuliformis intus pilosus pilis longis cylindricis capitatis. Calcar cylindricum rectum obtusum breve (2) 3—5 (7) mm longum tertiam partem tubi limbique corollae subaequans. Pollen (5) 6—7 (8)-colporatum. Capsula ovoidea calycem superans. Semina scobiformia.

Chromosomata  $2n = 32$ .

Floret VI—VIII.

Holotypus: Nordostalbanische Alpen, zwischen den Ortschaften Prizren und Debra; Schneegipfel des Korab, an überrieselten Felsen an Nordhängen oberhalb der höchsten Doline beim Dorfe Radomir, Kalkboden, 2400 m (leg. J. B. KÜMMERLE, 25. 7. 1918! BPU; sub nomine *P. leptoceras* RCHB.).

Hab. in montibus Albanis, Macedoniae, Graecae, Bulgariae, in regione subalpina et alpina.

Syn.: *P. leptoceras* GRISEBACH, Spic. fl. Rumel. et Byth. (1844) 9 — VELENOVSKÝ, Fl. Bulg. (1891) 474 — VELENOVSKÝ, Fl. Bulg. Suppl. I (1898) 241 — ADAMOVIĆ in Bot. Zbl. 78 (1899) 7 (294) — ADAMOVIĆ, „Nowine sa floru kralewine srbije“ in Prosvetnog glasnika (1901) — VANDAS, Reliquiae Formanekianae (1909) 497 — LAUS, „Bot. Reisesk. Bulg.“ in II. Ber. Nat. Sekt. Ver. Bot. Gart. Olmütz Jhrg. 1905—09 (1910) 24 — ADAMOVIĆ, Fl. Serb. austro-orient. (1911) 205 (280) — PETROVIC, Gratsa sa floru stare srbije

i makedonije L. in Nastawnika (1913) 10 — HAYEK in Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 99 (1924) 166 — CSIKI, JÁVORKA u. KÜMMERLE, Additam. fl. Alban. (1926) 290 — HAYEK, Prodr. fl. penins. balcan. II (1928—31) 208 — BORNMÜLLER in Bot. Jb. 61, Beibl. 140 (1928) 10 — RECHINGER in Repert. spec. nov. 38 (1935) 368 (584) — *P. vulgaris* *P. leptoceras* URUMOFF, Spisek na rastenijata sewirani is rasni mesta bulgarskata flora (1910) 181 — *P. vulgaris* var. *leptoceras* STOJANOFF-STEPHANOFF, Flora Bulg. (1948) 1059 — *P. alpina* BALDACCII in Malpighia V (1891) 77 — HALACSY, Consp. fl. graecae III (1904) 1 — TURRILL, The plant-life of the Balkan Peninsula (1919) 298 pr. p.! — *P. vulgaris* BOISSIER, Fl. orient. IV (1879) 2 pr. p.! — VELENOVSKÝ, Fl. Bulg. (1891) 473 pr. p.! — *Pinguicula* spec. PANČIĆ, Elem. fl. princ. Bulg. (1883) 57 — PANČIĆ, Nov. Elem. fl. princ. Bulg. (1886) 35.

Tab. distr. geogr.: CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 111, Abb.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 44, S. 169.

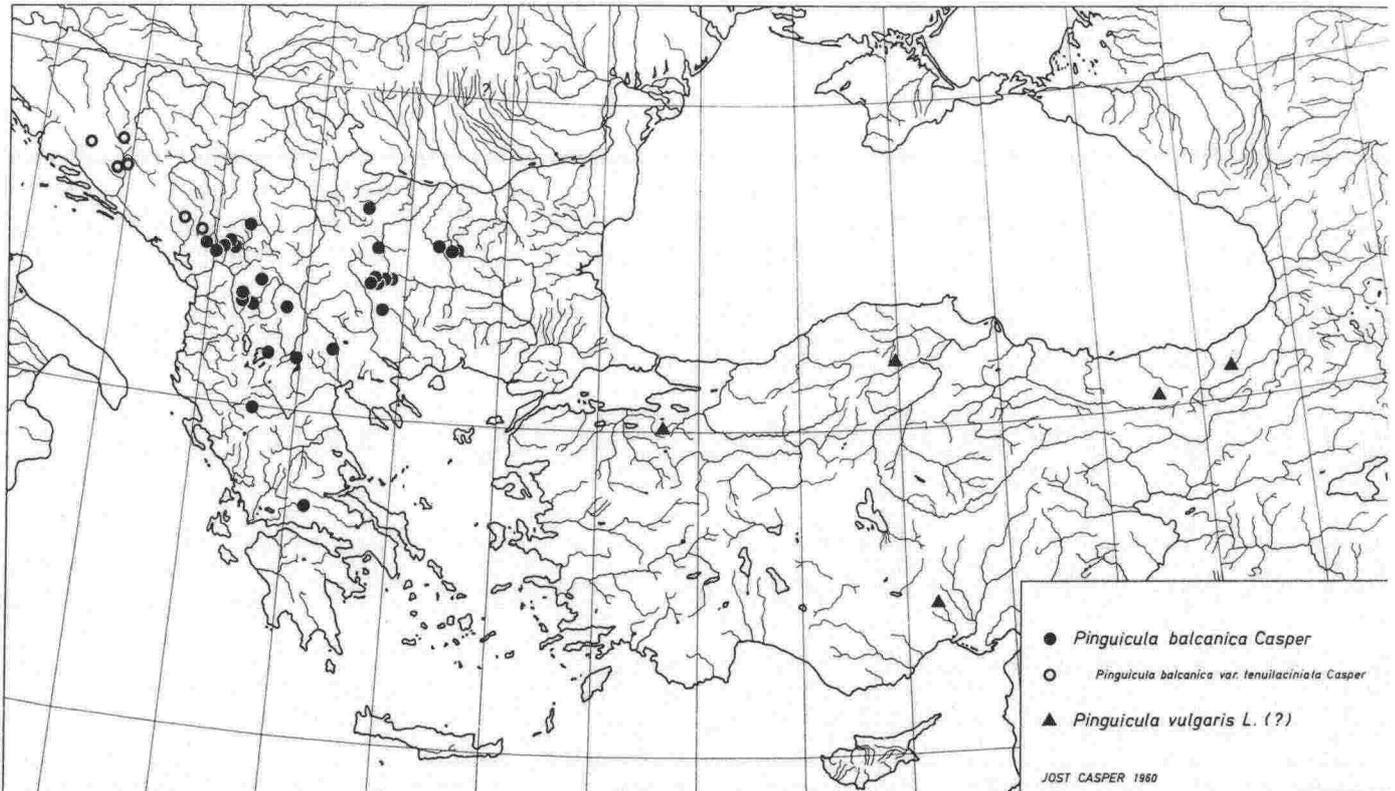


Abb. 44. Areal von *P. balcanica*.

**Specimina visa:**

**Bulgarien:** (R. DÜLL-JE). Stara Planina (PETROVIĆ-W), Monte Kom (VELENOVSKÝ-PRC). Vitosagebirge (SKORPIL-PRC; VELENOVSKÝ-PRC; HRUBY-BRNU; MILDE-BRNU; GEORGIEFF-BRNU; STOJANOFF-LE). Sofia, Vitosa (CYREN-S). Rilagebirge (VELENOVSKÝ-PRC), am See Ribjezero (LINDBERG-H), Edigeol (NOVÁK-PRC), Rila (URUMOFF-BPU), zwischen Borovec und Hütte Musallah (MEYER nr. 36-JE; RONNIGER-W), Musallah (CYREN-S; VELENOVSKÝ-PRC; STRIBRNY-P); Camkoria, montes Rhodope (RECHINGER fil.-W). Rhodopegebirge, Belabandza (REISER-SARA). Pirin-Planina (MRKVICKA-PRC; URUMOFF-BPU); Valle Banderica (PENZES-BPU); Monte Jel-tepe (DIMONI-PRC, LD). Trojanbalkan (URUMOFF-PRC). Karlovo-Balkan (REISER-PRC; URUMOFF-BPU); Jumrukcal (URUMOFF-W); Akdere-Tal (JANKA-GOET); bei Carlova (herb. GRISEBACH-GOET). Zentralbalkan, Ambariga (MANDI-W). Am Wege von der Hütte Lewski zum Botew-Gipfel (KLOSS-GFW). Latak. Karlak-Dagh (G. & V. SIRJAEV-BRNU). Mara gidik (URUMOFF-PRC).

**Jugoslawien:** BOSNIEN: Livno, Bastasi (REISER-SARA). HERZEGOVINA: Vranica-Planina, Tissovia (G. v. BECK-PRC; FIALA-SARA); Prokoske jezero (v. BECK-PRC). Prenj Planina, Udbar (v. BECK-PRC; W. HALACSY-WU, S, LD). Valle Idbar, Sminjac (MALY-SARA). Cabulja Planina, Fauce Lednica (BUCSLOVIĆ-SARA). MONTENEGRO: Javorje Planina (ROHLENA-PRC). Kom Vasojevički (ROHLENA-BPU, PRC). Bertiscus: bei Plav, Monte Starac (RECHINGER fil. & SCHEFFER-LD, W); Docanska Bistrica, Kurvala (RECHINGER fil. & SCHEFFER-W). Montes Koprivnik (CSIKI-BPU). Mokra Planina, Dalib Cehaja (APFELBACH-SARA). MACEDONIEN: Sar-Planina, Ljubatru (BIERBACH-LD, SARA); Bistra (HRUBY, JIRASEK et MARTINEC-PRC); Mt. Hoza, Mavrovo, Quellen des Vardar (BORNMÜLLER-BPU). Golesnica-Planina, Pepelak (BORNMÜLLER-BPU). Bitolj, Peristeri (LENANDER-S). Nidze Planina (MRKVICKA-PRC); Keimakcalan (DIMONIE-PRC). Ghevheli, Mt. Porta (DIMONIE-WU, PRC, SARA, E).

Albanien: Zwischen Vermos und Sirokar (DÖRFLER-WU). „Prokletija“-Gebiet, Buni Jezerce (DÖRFLER-WU). Zwischen Prizren et Debra, Korab, Radomir (KÜMMERLE-BPU). Korabgebirge (GREBENSCHIKOFF-BRNU); Korab, Cafa Korabit (DÖRFLER-WU, LD). Kobelitz (herb. GRISEBACH nr. 408-GOET).

Griechenland: EPIRUS: Smolika (RECHINGER-W), Kerasovo, Konitza (BALDACCI-P, SARA). Monte Vardousa (BALLS & BALFOUR GOURLAY-E).

*P. balcanica* entwickelt im Laufe einer Vegetationsperiode zwei Arten von Blattrosetten, die sich in ihrer Beblätterung unterscheiden. Die „präflorale“ Rosette setzt sich aus im Umriß breit-eirundlichen, nur wenig längeren als breiten, sitzenden, gelbgrünlichen Blättern zusammen. Sie wird von der „postfloralen“ Rosette abgelöst, die aus elliptisch-länglichen bis spateligen, gestielten Blättern besteht, die die der präfloralen Rosette um wenigstens  $\frac{1}{3}$  ihrer Länge übertreffen. Die dicken Winterknospen sind gelbgrün gefärbt.

Die Blüten erinnern etwas an die von *P. leptoceras*. Ihre Kronlappen überlappen sich in der Regel, zumindest deckt der etwas betonte Mittellappen die Seitenlappen oder verbreitert sich aus schmalere Grund stark nach vorn. In den Fällen, in denen sich die Kronlappen nicht decken, gemahnt die Krone an die von *P. vulgaris*, ist aber durch ihre tiefviolette Färbung gut geschieden. Die Kelchzipfel sind meist breit-eirund, ziemlich kurz, vorn abgerundet, stumpf oder auch etwas spitzlich, manchmal sind sie breit-lanzettlich und zur Basis zu verschmälert. Die Kelchunterlippe ist bis zu  $\frac{2}{3}$  ihrer Länge verwachsen, die Zipfel spreizen nicht. Die Röhrenhaare sind lang, zylindrisch und mit wenigzelligen Köpfchen versehen.

Ich hatte Gelegenheit, die Art 1961 und 1963 in den bulgarischen Hochgebirgen zu studieren und zu sammeln. Dabei bestätigte sich das auf Grund der Belege erarbeitete Merkmalsbild. Es konnte durch Chromosomenzählungen ergänzt werden, die an Material vom Pirin-Gebirge (Spanopole)  $2n = 32$  ergaben. *P. balcanica* ist tetraploid wie z. B. *P. leptoceras* und *P. longifolia*.

Über die Geschichte der Taxonomie und Nomenklatur orientiert CASPER (1962 a: 107—109).

Die morphologisch etwas abweichenden Populationen aus der Hercegovina und aus Montenegro werden als Varietät gefaßt:

var. *tenulaciniata* CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 112 —

*P. leptoceras* ROHLENA, „Consp. fl. Montenegr.“ in Preslia 20—21 (1941/42) 283 — *P. vulgaris* var. *alpicola*, PANTOCSEK in Verh. Ver. Nat.- u. Heilkde. Presburg NF. Jahrg. 1871/72 (1874) 74; ROHLENA, Sitzb. Königl. Böhm. Ges. Wiss. Prag (1904) 79 — *P. grandiflora* BECK in Ann. KK. Nat. Hofmus. Wien II, 2 (1887) 147; ROUY in Bull. Soc. bot. Fr. 33 (1886) 504; SCHILLER in Mitt. Nat. Ver. Univ. Wien 7/8 (1903) 54; TURRILL, The plant-life of the Balkan Peninsula (1929) 298 — *P. vulgaris* var. FREYN, Verh. KK. zool. bot. Ges. Wien (1888) 626 —

calycis lobi superi tenues multo longiores quam lati, lobi inferi tenues usque ad basin vel paene  $\frac{1}{2}$  longitudinis divisi plus minusve divergentes; in rupestribus folia saepe elongata.

Durch die längeren als breiten, *leptoceras*-ähnlichen Kelchzipfel genügend geschieden. Die *longifolia*-artigen Blätter der bosnischen Felsippen dürften den „Langblättern“ der postfloralen Rosette entsprechen. Die Varietät ist in Bosnien, der Hercegovina und in Montenegro gefunden worden (vgl. CASPER 1962 a: 109—112).

In den bulgarischen Gebirgen wächst *P. balcanica* in Quell- und Rieselfluren, auf den etwas trockenen „Buckeln“ am Rande von Schmelzbächen, in Steinfluren an steilen, durchfeuchteten Felshängen, in Sesleria-Felsfluren, an Bachrändern, in anmoorigen alpinen Wiesen, in Hangmooren und — selten — an quelligen Stellen inmitten des Fichtenwaldes. Soó (1958) hat eine Pflanzengesellschaft, die er vorläufig als Cariceto fuscae-Sphagnetum balcanicum bezeichnete, aus der Vitoscha beschrieben, in der wie im Pirin häufig *Primula exigua*, *Orchis cordigera*, *Carex fusca*, *Plantago*, *Sesleria*, *Soldanella* und *Euphrasia P. balcanica* begleiten.

Unsere Art kommt sowohl auf saurem als auch auf basischem Untergrund vor. Im Spanopole-Tal (Urgestein) schwankte der pH-Wert an den Sammelstellen zwischen 5,4 und 5,8.

*P. balcanica* ist eine Sonderart des Balkans,<sup>36</sup> deren Areal von Bosnien über die Hercegovina und Montenegro, über Albanien, Epirus und Mazedonien bis nach Bulgarien reicht. Ihr südlichster Fundort liegt auf der Vardousia in Aetolien (Abb. 44, S. 169). Sie gehört der tetraploiden Entwicklungsstufe der Sect. Pinguicula und so deren präquartärem mediterranem Grundstock (siehe Abb. 16, S. 35) an.

<sup>36</sup> Ich halte es für möglich, daß die kleinasiatischen und kaukasischen Populationen von *P. vulgaris* mit *P. balcanica* verwandt sind. Leider fehlen mir genügend Belege, um den Nachweis für die Richtigkeit meiner Vermutung zu führen.

Ser. Septentrionales CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 114

Folia uniformia magna ovata-oblonga vel elliptica; corollae labium inferum superum multoties superans. Typusart: *P. vulgaris* L.

Reihe mit zwei ausgeprägt „nordisch“ verbreiteten Arten. Die großen, eilänglichen oder elliptischen Blätter, die mittelgroßen bis großen Blüten, deren Kronunterlippe viel länger als die Oberlippe ist, kennzeichnen die Sippen. *P. vulgaris* L. ist die Typusart der Gattung.

44. *P. vulgaris* L. Spec. pl. ed. 1 (1753) 17

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis numerosis filiformibus. Folia 5—11 radicalia rosulata integerrima oblonga vel ovato-oblonga vel obovato-oblonga rotundata vel obtusa basin versus angustata margine  $\pm$  involuta superne glandulis sessilibus stipitatisque  $\pm$  dense vestita (10) 20—45 (90) mm longa (7) 14—20 (26) mm lata viridia. Hibernacula; gemmae. Pedicelli 1—6 erecti crassiusculi glandulis stipitatis  $\pm$  dense obsiti (25) 75—180 (272) mm alti uniflori. Flores mediocres (9) 15—22 (29) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis modice dense obsitus viridis; labium superum trilobum lobis usque ad dimidium fere connatis subaeque longis ac latis triangulis vel ovato-triangulis vel oblongo-lanceolatis acutis vel obtusis; labium inferum bilobum lobis usque ad  $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$  longitudinis connatis ovato-lanceolatis. Corolla bilabiata caeruleo-violacea in fauce albido-maculata extus glandulis stipitatis disperse obsita; labium superum bilobum lobis erectis oblongis; labium inferum multo longius trilobum lobis oblongis vel subrectangulis (aeque latis fere ex basi usque ad apicem) rotundatis vel parum subtruncatis divergentibus inter se non tegentibus. Tubus infundibuliformis intus pilosus pilis longis subclavatis capitatis basin versus subulatis. Calcar cylindrico-subulatum porrectum (1) 3—6 (10) mm longum tertiam partem tubi limbique corollae subaequans. Stamina  $\pm$  3 mm longa; antherae reniformes; pollen 6-8-colporatum. Ovarium globoso-ovoideum extus glandulis stipitatis obtectum. Stigma bilabiatum labio infero maximo flabelliformi fimbriato superne papilloso. Capsula ovoidea  $\pm$  5 mm longa calycem superans. Semina scobiformia cylindrico-conica (0,5) 0,68—0,8 (0,96) mm longa (0,16) 0,2—0,28 (0,32) mm lata alveolata.

Chromosomata  $2n = 64$ .

Floret V—VI (VIII).

Holotypus: „*vulgaris* L.“ (LINNÉ 33, 1-! K).

Hab. in locis uliginosis Europae borealis et centralis a Lusitania boreali usque ad pedes montium Hyperboreorum nec non in Africa septentrionali-occidentali; in meridiem in Alpibus totis et Carpatibus; in Islandia, Groenlandia, America boreali; in Sibiria usque ad Jakutiam sparse dispersa.

Syn.:<sup>37</sup> *P. alpina* WEBER, Spicileg. fl. Goetting. (1778) 1 — PETER, Fl. Südhannover I (1901) 252 — *P. arctica* EASTWOOD in Coult. Bot. Gaz. 33 (1902) 293 — *P. bohémica* KRAJINA in Mem. Soc. sc. Bohême 1926, nr. 15 (1927) 1 — *P. grandiflora* POLLINIUS, Fl. Veron. I (1822) 24/25 pr. p.! — *P. vulgaris* var. *Gaveana* BEAUVERD in Bull. Soc. Bot. Genève sér. 2, XI (1911) 324 — *P. vulgaris* var. *genuina* SCHINZ & KELLER, Fl. Schweiz II, ed. II (1905) 201 — *P. vulgaris* var. *grandiflora* COSSON & GERMAIN DE SAINT-PIERRE, Fl. Par. ed. I (1845) 304 — *P. vulgaris grandiflora* FRIES, Summa veget. Scand. (1846) 20 — *P. vulgaris*  $\beta$  *grandiflora* HARTMANN, C. J. & C., Handb. Skand. Flora (1870) 70 — *P. vulgaris gypsophila* WAGNER, Ill. Dt. Fl. ed. III (1905) 639 — *P. vulgaris*  $\beta$  *gypsophila* REICHENBACH fil., Icon. fl. Germ. Helv. 20 (1862) 145 — *P. vulgaris*  $\beta$  *gypsophila* FUSS, Fl. Transsilv. excurs. (1866) 529 — *P. vulgaris* var. *leptoceras* SAMPAIO, Fl. Portuguesa, ed. 2 (1946) 495 — *P. vulgaris* s.-v. *maior* COSSON & GERMAIN DE SAINT-PIERRE, Fl. Paris, ed. II (1861) 374 — *P. vulgaris* var. *macrantha* LAMOTTE, Prodr. fl. pl. centr. France (1881) 510 — *P. vulgaris micrantha* FRIES, Summa veget. Scand. (1846) 20 — *P. gypsophila* WALLROTH in Linnaea 4 (1840) 533 — *P. leptoceras* SCHUR, Enum. plant. Trans. (1866) 547 — *P. norica* BECK in Österr. bot. Z. 62 (1912) 41 — *P. villosa* GUNNER, Fl. norveg. II (1772) 71 — *P. vulgaris* var. *alpestris* MARÇAIS in Revue Bot. 8 (1890) 565 — GENTY ap. MOROT, J. Bot. 5 (1891) — *P. vulgaris* ssp. *alpicola* ROUY, Consp. fl. France (1927) 205 — *P. vulgaris* race *P. alpicola* ROUY, Fl. France XI (1909) 202 — *P. vulgaris* var. *alpicola* CHENEVARD in Bull. herb. Boiss. sér. 2, III (1903) 295 — *P. vulgaris*  $\beta$  *alpicola* KOCH, Synops. fl. Germ. Helv. ed. I (1837) 578 — *P. vulgaris*  $\gamma$  *alpicola* PERRIER DE LA BATHIE, Cat. rais. pl. vasc. Savoie II (1928) 170/180 — *P. vulgaris* ssp. *bohémica* DOSTÁL, Kvetena ČSSR (1950) 1358 — *P. vulgaris* var. *coerulea* BRIQUET in Ann. Cons. Jard. Bot. Genève 3 (1899) 105 — *P. vulgaris* ssp. *euvulgaris* DOSTÁL, Kvetena ČSSR (1950) 1358 — *P. vulgaris* var. *minor* MAYER, Fl. Hannover exc. (1849) 430 — *P. vulgaris*  $\beta$  *minor* KOCH, Taschenb. Dt. Schweiz. Fl. (1848) 417 — *P. vulgaris* var. *obtusata* NORDSTEDT apud KROK in Bot. Not. (1863) 15 — *P. vulgaris*  $\beta$  *obtusata* SOMMERFELT, Suppl. fl. Laponicae

<sup>37</sup> Gekürzt; vgl. CASPER 1962 a: 117—119.

(1826) 2 — *P. vulgaris* var. *pratensis* WILLKOMM, Führer Pfl. Dtschl., Österr., Schweiz, ed. II (1882) 548 — *P. vulgaris* a) *pratensis* KOCH, Taschenb. Dt. Schweiz. Fl. (1848) 417 — *P. vulgaris* var. *tenuior* FRIES, Summa veget. Scand. (1846) 20 — *P. vulgaris* β) *tenuior* WAHLENBERG, Fl. Lapponica (1812) 10 — *P. vulgaris* f. *semiflava* NEUMANN, Sveriges Flora (1901) 119 — *P. vulgaris* α) *typica* FIORI & PAOLETTI, Fl. anal. D'Italia III (1900/02) 87 — *P. vulgaris* var. *uliginosa* GENTY apud MOROT, J. Bot. 5 (1891).

Icon.: OEDER, Fl. Dan. I (1763), t. 93 — SOWERBY & SM., Engl. Bot. I (1790), t. 70 — REICHENBACH, Pl. crit. I (1823), t. 84 — HEGI, Ill. Fl. Mittel-Eur. 6, 1 (1915), t. 244; p. 160 — LAGERBERG, Vilda växter i Norden 3 (1939), t. 684 — PORSILD in Nat. Mus. Canada Bull. 146 (1957) 140, fig. 630.

Icon. nostr.: Abb. 4, Fig. 11, S. 19 (pili); Abb. 1, Fig. 1, 2, S. 6 (habitus); Abb. 8, Fig. 3, S. 24 (flos).

Tab. distr. geogr.: ALMQUIST in Acta Phytogeogr. Suec. 1 (1929), nr. 289 — Sjörs in Acta Phytogeogr. Suec. 21 (1948), nr. 110 — SELANDER in Acta Phytogeogr. Suec. 28 (1950) 124, nr. 425 — HULTÉN, Atlas växt. utbredn. Norden (1950), nr. 1605 — GOOD, Geogr. flow. plants ed. 2 (1953) 226, fig. 55 — MEUSEL in Wiss. Z. Univ. Halle, math.-nat. R. 3 (1953/54) 42 — PORSILD in Nat. Mus. Canada Bull. 146 (1957) 198, nr. 299 — HULTÉN, The amphiatlantic plants (1958), nr. 211 — CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962), Abb. 20 — CONTANDRIPOULOS, Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines (1962) 245, carte nr. 23 — MÜLLER-STOLL, FISCHER & KRAUSCH in Wiss. Z. Päd. Hochsch. Potsd., math.-nat. R. 7 (1962) 139, nr. 74 — BÖCHER in Meddelelser om Grönl. 106 (1938) 179, nr. 101 — PERRING & WALTERS, Atlas of the British flora (1962) 239, B 441/3.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 45, zu S. 174.

#### Specimina visa:<sup>38</sup>

**Schweden:** NORRBOTTEN: Abisko (TRÄGARDH-LD); Jukkasjärvi (SMITH-WU); Jockmock, Adorrbacken (BERLIN-LD). VÄSTERBOTTEN: Vilhelmina, Laxbäckens (SAMUELSSON-LD). VÄSTERNORRLAND: Njurunda (COLLINDER-LD). JÄMTLAND: Fjällnas (KINDBERG-LD); Areskutan (GELERT-C). GAVLEBORG: Stocko (SANDHAL-LD). KOPPARBERG: Nustfallsberget, Ludrika sn (BERGLUND-LD). ÖREBRO: Hidinge, Svenshytten (ASPLUND-LD). UPPSALA: (EHRHARD-WU). STOCKHOLM: Axsjö (JOHANSSON-LD). SÖDERMANLAND: Öfverselo (HALLSTEIN-LD). GÖTEBORG og BOHUSLÄN: Hisingen (WALLIN-LD). ÄLVSBORG: Grimsstorfs (NORDSTEDT-LD). SKARABORG: Landvelter (LEVAN-LD). ÖSTERGÖTLAND: Omberg (TRÄGARDH-LD). JÖNKÖPING: Vester-vik (GUSTAFSSON-LD). KALMAR: Möllstorp (SKOTTE-LD). HALLAND: Skrea (SVENSON-LD). KRISTIANSTAD: Torekov (NILSSON-LD). BLEKINGE: Ramdala, Berntorp (RUNDQUIST-LD). MALMÖHUS: Skanörs ljung (WODE-LD). GOTLAND: Ljugarn (ENGLUND-H); Masterby vid Ammor (FRIES-LD).

**Finland:** LE: Karesuando (HOLMBOE-BG), Kilpisjärvi (LIRO & ROIVAINEN-H). LI: Inari (Mihkola-H). LKEM: Kittilä (T. SOELAN-H). KS: Taivalkosko (BRENNER-H). OB: Uleaborg (SANDMAN-H). OK: Suomussalmi (KYHKYNNEN-H). KP: Särkijärvi (BERGROTH-H). KB: Rautavaara (KORHONEN-H). SB: Pielavesi (HORNBOG-H). AL: Geta (BERGROTH-H).

**Norwegen:** FINNMARKS-FYLKE: Kirkenes (WESSEL-TROM); Hammerfest (WINTERSTEINER-W). TROMS-FYLKE: Nerijawre (BENUM-TROM). NORDLAND-FYLKE: Saltdal (PEDERSEN-C). SÖRTRÖNDELAG: Kongsvold (herb. THOMSEN-G). MÖRE-FYLKE: Romsdal (VOLD-BG). SOGN og FJORDANE-FYLKE: Hafslø (BEHAIM-BG). HORDALAND-FYLKE: Sogstaddalen (LID-BG). BERGEN: (O. A. TINNE-BG; H. L. REUSCH-BG). ROGALAND-FYLKE: Karmøy (ROSSELAND-O). VEST-AGDER-FYLKE: Oddernes (DANIELSEN-BG). AUST-AGDER-FYLKE: Hornnes (DANIELSEN-BG). TELEMAR-FYLKE: Tinn (STORMER-O). BUSKERUD-FYLKE: Sigdal (STORMER-O); Strandevand (H. RUL-O). OPLANDS-FYLKE: Valdres, Tonsaasen (PETER-GOET). HEDMARKS-FYLKE: Lille Elvedal, Glommen (LINDBERG-H). AKERSHUS-FYLKE: Lysaker (RESVOLL-HOLMSEN-O).

**Island:** Dyralfjörd (WENDEL-GOET). Akuseyri (WINTERSTEINER-W; PAULSEN-C). Siglufjördur (GRÖNTVED-C). Husavik (PAULSEN-C). Gardur (GRÖNTVED-C).

**Schottland:** Northmarine, Ronasvoe (BEEBY-C). Mainisle, Clousta (BEEBY-C). Orkney-Isles, Wart Hill (?-LIVU). Hebrides, Lewis (CRABBE-E), Barra (herb. E. U. biol. Soc.-E). Isle of Skye (herb. VETTER-LAU). Elgin, Culbin Sands (MELDERIS-S). Sutherland, Farr (ANTHONY-E), Ordain (ANTHONY-E). Argyleshire, Loch Striven (W. T. BASHFORD-E). Isle of Bute (WILKINSON-BIRM). Clova (herb. PARNELL-E). Edinburgh, Brunstane (EVANS-E). Berwickshire, Cockburnspath (EVANS-E). Renfrewshire, Gourock (?-E).

**England:** Isle of Man, Peel (WEST-BIRM). Burham, Jeedsdale (HUME-BG). Westmorland, Grasmere (BRUNQUITT-LIVU). Lancashire, Vice-Co 60 (BAILEY-BIRM). Yorkshire, Malham Cove (KITCHING-BIRM); Arncliffe (WEST-BIRM); Leeds (WEST-BIRM). Warwickshire, Sutton Park (WEST-BIRM; JORDAN-BIRM). Monmouthshire (?-BIRM). Somerset (CLARK-BIRM).

**Irland:** Donegal, Dunfanagh (MAURA SCANELL-DBN). Tyrone, Strabane (KNOWLES-DBN). Fermanagh, Carrol Glen (PRAEGER-DBN). Sligo, Glencar (herb. PRAEGER-DBN). Roscommon, Athlone (PRAEGER-DBN). Galway, Renvyle (CONOLLY-DBN). Clare, Ballyvaghan, Glen (OSTENFELD-C). Limerick, Bally, clough House (KNOWLES-DBN). Kerry, Waterville (SCULLY-DBN). Antrim, Cave Hill (MALONE-DBN). Dublin, Crooksling (SCANELL-DBN). Kildare, Longtown (SCULLY-DBN). Wicklow, Sugar Loaf (?-DBN).

**Holland:** Hardenberg b. Lvotez (v. D. SCHEER-AMD); Broek b. Brummen (SMULING-AMD); Amersfoort (WARMELS-AMD); Deventer (PETERI-AMD); Denekamp (?-AMD); Barchem, Gevonden (LANGELAAN-AMD).

**Frankreich:** SOMME: d'Abbeville, Epagne (TILLETTE-TL). OISE: Crepy-en-Valois (?-TL). PARIS: (A. St. HILAIRE-CLF). SEINE et MARNE: Epity (d'ALLEIZETTE-CLF). ORNE: Etang de Tertu (D. D.-P). VOSGES: Hohneck (herb. GERARD-TL). HAUT-RHIN: St. Ludwig unterhalb Basel (herb. NEUBURGER-IMHOF-ZT). LOIR ET CHER: Pouline (ROLLAND-P). INDRE ET LOIRE: (DELAUNAI-P); Semblancay (M. BLANCHET-TL). MAINE ET LOIRE: La Breille (A. B.-P). PUY-DE-DÔME: St.-Alyte-des-Montagnes

<sup>38</sup> Gekürzt; vgl. CASPER 1962 a: 119—123.

(Louis-herb. LOUIS); Lac de Bourdouze (LOUIS-herb. LOUIS). AIN: Friaux (BRUNARD-TL). HAUTE-SAVOIE: Sainte-Catherine (DIDIER-TL); Mont Voiron (HUET DU PAVILLON-H). ISÈRE, Séchilienne (H. COSTE & J. CORTEY-CLF). ARIÈGE: Vallée de Sisear (?-CLF). PYR.-ORIENTE: Val D'Eyne (D'ALLEIZETTE-CLF; CASPER-JE).

Spanien: Asturien, Grado, Sierra del Choito (DURIEU-LE); Zamora, Sierra de Moncalvo (LOSA & MONTERRAT-BC 1143351); Lerida, Espot (ROTHMALER-CFW); Nuria (FONT QUER-BC 53062); Comprodon (CUATRECASAS-BC 53063).

Portugal: Serra do Geres, Ponte-Feia (SAMPAIO-LISU; MOLLER-W, COI), Agua de Palas (FERNANDES et SOUSA-COI).

Marokko: Beni Seddat, Aguersif (FONT QUER-MA; ?-G).

Dänemark: Faröer, Strömö (MIKKELSEN-C), Suderö (FEILBERG & ROSTRUP-C). Flyndersö (WIINSTEDT-C); Lyngby (REINHARDT-C); Insel Möen (ROSTRUP-C); Bornholm, Almindingen (SCHRÖTZ-C); Insel Fanö (PETER-GOET).

Deutschland: Bremen, Stenum (BUCHENAU-GOET); Hannover, Soltern (SCHAFER-LD); Gernfode (MEYER-GOET); Walkenried (VOCKE-GOET); Sachsenstein (ANGELROT-ZT); Kohnstein (VOCKE-W); Stempeda (VOCKE-W). Eifel, Kalkar (SCHUMACHER-LD). Niederrhein, Dinslaken, Bruchhauser-Bruch (HERRENKOHL-GOET) Baden, Mühlheim, Rheininsel gegenüber Neuenburg (KRAUS-ZT); Schwarzwald, Feldberg (herb. ROTH-GOET), Hinterzarten (KRETSCHMER-S). Unterfranken, Rüdtenhausen (A. VILL-M). Oberfranken, Bayreuth, Gräfenthal (BECK-M). Oberpfalz, Gebenbach (NIEBLER-M). Schwaben, Neuburg a. D., Wolkertshofen (ERDNER-M). Oberbayern, Schleißheim (v. SCHÖNAU-M); München, Isarauen (SCHNABL-M); Wolgast (herb. REGEL-ZT). Rügen (PAESKE-GOET). Brandenburg, Brandenburg/Havel, Kiekerfenn (GÖRZ-BRNU); Thüringen, Weimar, Hohenfelden (ROTHMALER-CFW); Plaue, Ziegenried (ROTHMALER-CFW). Thüringer Wald, Georgenthal (ZABEL-LD). Fichtelgebirge, Bösenack und Falls (?-JE). Sachsen, Dresden, Klingenberg (LODNY-W); Lausitz, Niesky (BURKHARDT-WU).

Schweiz: BERN: Chasseral (FAVRAT, herb. -ZT). NEUCHÂTEL: Creux du Vent (herb. JACOB-LAU). FRIBOURG: (R. PAMPANINI-PAD); Lac Noir (BURGKNECHT, herb. -LAU). VAUD: St. Gergues (O. PORTES-LAU), La Dôle (herb. FAVRAT-ZT). BASEL: Neudorf (BERNOULLI-ZT). SOLOTHURN: Weißenstein (DUCOMMUN-LAU). VALAIS: St. Maurice (BURDET-LAU). LUZERN: Pilatus (BRÜGGER-ZT). SCHAFFHAUSEN: Rottstetten (KUMMER-ZT). ZÜRICH: Rheinau-Bahn (LOCHER-ZT). SCHWIZ: Lachen (herb. MOREILLON-LAU). THURGAU: Untersee, Mammern (BAUMANN-ZT). APPENZEL: Reuti (herb. RAMBERT-LAU). ST. GALLEN: Rorschach (WALO KOCH-ZT). GLARUS: Ragaz (MAYER-M). GRAUBÜNDEN: Tarasp (?-LAU); Klosters (herb. MEISTER-ZT).

Österreich: SALZBURG: Krimmel (GÖRZ-BRNU). TIROL: Igls (L. RECHINGER-W). OBERÖSTERREICH: Gmunden, Laudachsee (RONNIGER-W). NIEDERÖSTERREICH: Moosbrunn (NEILREICH-W); RONNIGER-W; WETTSTEIN-WU). STEIERMARK: Bösenstein (WETTSTEIN-WU). KÄRNTEN: Bleiberg (RONNIGER-W).

Italien: VENEZIA TRIDENTIS: Innichen (STOHANDL-W).

Polen: Pommern: Swinemünde, Bollbrücke (RUTHE-W + WU). Schlesien: Gogolin (KUNISCH-S). Lublin: Lubelska (KAROLD). Dublinach (RACIBORSKI-C); Zakopane (DOMANIEWSKA-LE), Krokvia, Krokiew (DOMANIEWSKA-W).

ČSSR: BÖHMEN: Erzgebirge, Cottagesgab (PREIS-PRC); Böhmerwald (VIRBAS-PRC); Lysa, „Hrabanov“ (PODPERA-BRNU; KRAJINA-BRNU). MÄHREN: Hruby Jeseník, Kotlina (DOSTÁL-PRC); Altvater, Großer Kessel (SALERČEK ?-PRC). SLOWAKEI: Vys. Fatra, Ploska (KLIČ-PRC), Liptovské Hole (DOSTÁL & NOVÁK-PRC; SMARDA-BRNU); Nizke Tatry, Demänova (FILIP-PRNU), Krakova hola (DEJL-PRC), Zips, Kisszalok (NYARADY-PRC). Beskiden, Korbieren (PAX-BPU).

Ungarn: Fertő, Nezsider (GOMBOCZ-BPU). Sopron, Kis Tomalom (JÁVORKA-BPU); zwischen Köhida und Nagytomalom (KARPATI-BPU). Poxsony, Nagylevard (HAYER GYULA-WU). Zala, Zalazsentmihaly (JÁVORKA-BPU).

Rumänien: Ostkarpathen, Hargitta (T. POCs-BPU), Madarasi, Hargitta (ELVIK MARIA-BPU); Maramaros, Körosmero, Drago-brat (ANDREA-BPU).

Sowjet-Union: LAPPLAND: Potsamo (HULKONEN-H), Vuono (LIPPONEN-H), Ponoj (ENWALD & KNABE-M). KARELIEN: (NYLANDER-H); Kontiolaks (AXELSON-H); Pskow, Ostrow, Pokrowskoje (DZEIWER-WU). ESTLAND: Reval (LINDBERG-H; LANDTMAN-S); Insel Dagö (WINKLER-LE); Insel Ösel, Arendsburg (LEHBERG-H); Insel Wormsö, Borby (EKLUND-H); Tallinn (REINTHAL-LAU). LETTLAND: Kanier-Söen i Engene (GRÖNTVED-C). ARCHANGELSK: Kusow maior (POHLE-LE). TERRA SAMOJEDORUM: Halbinsel Kanin, Grinka (POPPUS-H). URAL: Nördl. Ural (KUSNEZOW-LE). Wologda, Schtschugor (POHLE-LE); Baschkirien, Mecagutowo (WASSILJEW & LIND-LE). JAKUTIEN: Muchtui, Patomskogo (KUWAEW-NIKOLAEW-LE). BAIKALSEE: Südufer (RADDE-H). GALIZIEN: Lemberg (?-WU). KARPATHEN: Jasina, Bliznica (KRAJINA-PRC), Svidovec (DOMIN et DEJL-PRC).

USA: ALASKA: Old John Lake (SMITH-S); Anvil Rd. (THORNTON-S); Brooksrange (JORDAL-S); Alaskarange, Nenana Valley (A. B. & R. T. PORSILD-C, S); Naknek (NORBERG-S); Lignite (ANDERSON-S); Rapids, Lodge (ANDERSON-S); Skogway (ANDERSON-S). MICHIGAN: Keweenaw County, Lake Superior (RICHARDS-S). MINNESOTA: Two Harbors (UC 27928 + 27929). VERMONT: Smuggler's Notch (UC 171447).

Canada: MACKENZIE: Maguse Lake (DAO 11219), Bathurst Inlet (TRT 18676), Mt. Caribou (DAO 11221), Baker Lake (DAO 11220), Great Slave Lake (DAO 11150 + 11145), Coppermine (FINDLAY-W, S), Coronation Gulf (COX & O'NEILL-C), Alexandra Falls (DAO 11144), Pearson Pt. (DAO 11147), Norman Wells (DAO 11149), Dodo Canyon (DAO 11139), Kakisa River (DAO 11137). SASKATCHEWAN: Prince Albert (UC 551885). MANITOBA: Churchill (TRT 116937). ONTARIO: Bruce Co.: Big Bay (TRT 34182), Lake Hudson (TRT 34184, TRT 98469), Oliphant (TRT 81796); Waterloo Co., Glen Morris (TRT 63429); Thunder Bay Distr.: Flint Bay (TRT 49548), Fork Bay (TRT 39228), Marin Island (TRT 91484), Talus Bay (TRT 39226), Slate Islands (TRT 49551); Cochrane Distr.: Fraserdale (TRT 107173); Patricia Distr.: Ft. Severn (TRT 103080); Algoma Distr., Beauvier Pt. (TRT 55801); Kenora Distr. (TRT 67179); Hudson Bay (TRT 111750). QUEBEC: Gaspé Co.: Lac Pleureuse (LEPAGE-RIM), Cap-au-Renard (DAO

11253), Montagne St. Anne (DAO 11237); Janus Bay, Ft. George (TRT 102612); Bonaventure Co.: E of Bonaventure (DAO 11254); Anticosti (DAO 11257); Lake Mistassini (ROUSSEAU & ROULEAU-H); LABRADOR: Indian Harbour (TRT 26243), Hebron (TRT 116937), Black Island (DAO 11231), Okak (HENN-C). NOVA SCOTIA: St. Pauls Isld. (DAO 11236). NEWFOUNDLAND: Ile Miquelon (DELAMARA-P), Quirpon Isld. (DAO 11234), St. Anthony (DAO 11235).

Grönland: (herb. J. LANGE-P; M. TIETZEN-C; VAHL-C). Julianehaab (LAGERKRANZ-S; herb. E. ROSTRUP-C). Igalako (VAHL-C). Arsuk (HANSEN-H); Arsukfjord, Björmedal (A. E. PORSILD & M. E. PORSILD-C). Kangerdluk (BÖGVAD-C). Sermiliarsuk (HARTZ-C). Kangerdlugsuak (BÖCHER-C). Kap Ravn (BÖCHER-C). Scoresby Sund (HARTZ-C).

*P. vulgaris* ist eine typisch boreale Pflanze. Ihre meist nur mittelgroße, blauviolette, am Schlunde  $\pm$  weißgefleckte Blüte weist sehr charakteristische Züge auf. Die Kronunterlippe überragt die Oberlippe sehr weit und verleiht der Blüte ihr gestrecktes Aussehen. Die Lappen der Unterlippe sind im Regelfalle von der Basis bis zur Spitze ungefähr gleich breit, divergieren stark und decken sich infolgedessen mit ihren Rändern nicht. Sie sind von länglicher Gestalt und am Vorderrand flach abgeschnitten bis abgestutzt oder auch — seltener — etwas abgerundet. Der Mittellappen ist länger als die Seitenlappen. Die trichterige Kronröhre ist etwas länger als breit, innen stark papillös und vom Sporn  $\pm$  deutlich abgesetzt. Der kurze Sporn mißt höchstens  $\frac{1}{3}$  des Restes der Krone. Die Zipfel der Kelchoberlippe sind untereinander ziemlich gleich: sie sind etwas länger als breit, typisch dreieckig, d. h. aus breiter Basis sich rasch spitzwärts verjüngend. Der Vorderrand kann zugespitzt oder  $\pm$  abgerundet sein. Die Einschnitte zwischen den Zipfeln sind meist nicht sehr tief und bilden untereinander einen spitzen Winkel. Die Zipfel der Kelchunterlippe sind miteinander sehr weit verwachsen. Nur  $\frac{1}{3}$  der Gesamtlänge der Zipfel bleibt frei. Infolgedessen spreizen sie in der Regel kaum.

Obwohl *P. vulgaris* in ihrem Verbreitungsgebiete relativ merkmalskonstant ist, sind eine ganze Reihe von Versuchen bekannt, durch Aufstellung von neuen Arten, Varietäten oder Formen die Variabilität der Sippe zu erfassen. Ich habe darüber bereits an anderer Stelle ausführlich geschrieben (CASPER 1962a: 124—128).

Von den zahlreichen „Arten“, „Varietäten“ und „Formen“, die im Laufe von 150 Jahren „geboren“ wurden, können nur zwei einen, wenn auch „minderwertigen“ Rang beanspruchen: *P. vulgaris* f. *bicolor* und *P. vulgaris* f. *albida*, wobei zu erwägen wäre, ob nicht die letztere ebenfalls in den „*bicolor*“-Komplex eingefügt werden könnte.

f. *bicolor* (NORDST. ex FRIES) NEUMANN, Sverige Flora (1901) 118 — *P. vulgaris* var. *bicolor* NORDST. ex FRIES, Herb. norm. XVI (1864) nr. 22; HARTMANN, C. J., & HARTMANN, C., Handb. Skand. Fl. (1870) 70; LINDBERG, Svensk. Fl. (1877) 62; HÄGERSTRÖM in Bot. Not. (1882) 71, 78; OLSSON in Bot. Not. (1888) 41; WESTERLUND in Bot. Not. (1892) 117; SIMMONS in Bot. Not. (1907) 101; VESTERLUND in Sv. Bot. T. 18 (1924) 309; KRAJINA in Mém. Soc. Roy. Sc. Bohême XV, 1926 (1927) 4; MELCHIOR in Repert. spec. nov. 30 (1932) 122/125; WEDGWOOD, Catal. plants Wedgw. herb. (1945) 141 — *P. vulgaris* var. *bicolor* BLYTT, Norges Fl. II (1874) 814; SONDEN in Sv. Bot. T. I (1907) 227; BIRGER in Sv. Bot. T. 3 (1909) 154 — *P. vulgaris*  $\beta$ ) *bicolor* NORDSTEDT in Bot. Not. (1900) 78 — *P. vulgaris* f. *coerulescens* EKLUND in Acta Soc. F. Fl. Fenn. 55, 9 (1929) 101 — *P. bicolor* WOŁOSZCZAK in Österr. Bot. Z. 37 (1887) 80; SZAFER, KULCZYŃSKI und PAWŁOWSKI, Rosliny Polski (1924) 520 und (1953) 550; ZURZYCKI in Fragm. flor. geobot. 1, 1953 (1954) 16—31; BŁASZCZYK in Fragm. flor. geobot. 3, Suppl. (1957) 18 — *P. bicolor* f. *gorcensis* KORNAS in Monogr. bot. 5 (1957) 144 — *P. vulgaris* var. *sixtina* BRIQUET in Ann. Cons. Jard. Bot. Genève 3 (1899) 105; SCHINZ & KELLER, Fl. Schweiz ed. IV, Bd. II (1914) 317; FOURNIER, Les quatr. fl. France (1946) 802 — *P. vulgaris*  $\beta$ ) *sixtina* PERRIER DE LA BATHIE, Catal. rais. pl. vasc. Savoie II (1928) 179/180 — *P. vulgaris* s.-var. *sixtina* ROUY, Fl. France XI (1909) 202; ROUY, Consp. fl. France (1927) 205 — *P. vulgaris* ssp. *bicolor* (Woe.) L. & L. in Bot. Not. 114 (1961) 55 —

corolla bicolorata lobi corollae labii inferi albidii, tubus corollae caeruleus, calcar caeruleum vel albidum.

Chromosomata  $2n = 64$ .

Im Verbreitungsgebiet sporadisch auftretende Farbmutante mit weißen Kronunterlippenlappen.

f. *albida* (BEHM) NEUMANN, Sveriges Flora (1901) 119 — *P. vulgaris* var. *albida* BEHM in Bot. Not. (1881) 93; MELANDER in Bot. Not. (1883) 207 —

corolla albida.

Bisher nur aus Skandinavien und dem Ostbaltikum bekannte Farbmutante mit rein weißer Krone.

*P. bohémica* KRAJINA ist eine luxuriöse Variante, *P. gypsophila* WALLR. eine Form armer Standorte (Gips!), *P. norica* BECK eine einmalig aufgetretene, spornlose Monstrosität von *P. vulgaris* (vgl. CASPER 1962a).

*P. vulgaris* besitzt neben *P. alpina* das ausgedehnteste Areal in der Gattung (Abb. 45, zu S. 174). In Nordamerika erstreckt es sich vom Westrand Alaskas, die Alaska-Kette nach Süden nicht überschreitend, durch ganz Canada hindurch bis nach Labrador. Im Mackenzie-Gebiet reicht es nicht unter den 60. Breitengrad hinab.



Nach PORSILD & CRUM (1961) kommt *P. vulgaris* im Yukon Territorium nicht vor (siehe aber Belegliste: „Mt. Caribou“-DAO 11221). In der Karte HULTÉN's (1958: 211) ist teilweise *P. macroceras* eingezeichnet. — Etwas südlich der Großen Seen liegt die Südgrenze im Osten der Vereinigten Staaten. Grönland wird bis 73° 10' Nord besiedelt. Über Island, Fär-Öer und die Shetlands werden die britischen Inseln erreicht, die mit Ausnahme des südwestlichen Irlands und des Südteils Englands zahlreiche Vorkommen besitzen. In fast ganz Fennoskandien siedelt *P. vulgaris*. Sie fehlt nur dem West- und Südwestteil Finnlands. Vereinzelt Fundorte reichen bis zum nördlichen Ural, von wo aus der Gebirgszug südlich bis nach Baschkirien hinein zerstreut besiedelt wird. Ob die Art östlich des Urals tatsächlich so selten ist, wie die Karte zeigt, und in Jakutien überhaupt ihre Ostgrenze erreicht, muß vorläufig noch dahingestellt bleiben. Auf Gotland und den Åland-Inseln ist *P. vulgaris* gemein, ebenso in den küstennahen Gebieten des Baltikums. In Ostpreußen aber ist sie nur von Memel bekannt, findet sich dann wieder häufiger in Pommern, Mecklenburg und Brandenburg, während sie in den mitteldeutschen Löß-Ackerlandschaften fehlt. Aus Dänemark sind zahlreiche Fundorte bekannt, ebenso aus Mitteldeutschland südlich des Harzes. Selten ist sie dagegen in Westdeutschland, in Holland, Belgien (hier überhaupt sehr fraglich) und Nordwestfrankreich. Süddeutschland, die Schweiz, Österreich, die ČSSR und das südliche Polen besiedelt *P. vulgaris* wieder relativ dicht. In Ungarn (nur am Balaton) und Rumänien (nur im Karpatenbereich) ist sie sehr selten. Vereinzelt Arealinseln in den Pripjet-Sümpfen und im Quellgebiet der Beresina werden als Reliktstandorte gedeutet.

Angaben aus Bulgarien und Jugoslawien sowie aus Albanien und Griechenland beziehen sich auf *P. balcanica*. Unsicher ist die Südgrenze im italienischen Bereich. Ob im Appennin *P. vulgaris* überhaupt vorkommt, ist mehr als fraglich. Die Angaben aus der Magna Sila beziehen sich auf *P. hirtiflora*. Auf Korsika und Sardinien kommt *P. vulgaris* nicht vor, ebensowenig in Südspanien. In den Pyrenäen ist sie selten, auch in Asturien und dem nördlichen Portugal sind nur wenige Fundorte bestätigt worden. Ganz unsicher sind die Vorkommen in Zentralspanien. Den südlichsten Punkt erreicht die Art im marokkanischen Rif unter etwa 35° Nord.

Aus der eben skizzierten Verbreitung geht der boreal-amphiatlantische Charakter der LINNÉ'schen Sippe eindeutig hervor. Das Areal ist seinem ganzen Charakter nach relativ jugendlichen Alters: es ist ziemlich geschlossen und weniger lückenhaft als die der beiden erwähnten Arten.

Nicht zuletzt dürfte für die weite Verbreitung auch die größere ökologische Toleranz verantwortlich zu machen sein, die für *P. vulgaris* bezeichnend ist. Von der Beschaffenheit des Gesteins ist die Art ziemlich unabhängig. Während *P. alpina* auf kalkhaltigen Böden mit *P. vulgaris* ohne weiteres konkurrenzfähig ist, kann sie sich auf kalkarmen Böden nicht behaupten: Hier überwiegt *P. vulgaris* beträchtlich (TENGWALL 1916).

Eine Versauerung des Bodens verträgt *P. vulgaris* gut. So berichtet BÖCHER (1954) von einer mesotrophen *Scirpus caespitosus austriacus*-Assoziation aus Grönland, in der bei einem pH von 4,9 *P. vulgaris* recht reich vertreten ist. Für ihn ist die Art ein typischer Bewohner arktisch-subozeanischer Riedgras-Moore auf sauren und armen Böden, wie sie auch aus Canada bekannt sind. Hier wächst sie oft zusammen mit *Primula mistassinica* (SOPER & MAYCOCK 1963). PORSILD & CRUM (1961) beobachteten sie auf feuchten Wiesen und Mooren in der Nähe von Warmwasserteichen (Liard Hotsprings). Auch die Tatsache, daß *P. vulgaris* auf den konkurrenzarmen Gipsfelsen z. B. des Südharnes („*P. gypsophila*“) und auf den nackten Kreidefelsen der Küste Rügens am Fuße des Königsstuhles vorkommen kann, unterstreicht die Behauptung der großen ökologischen Amplitude. TURMEL (1955) hat in den Westpyrenäen (am Pic de Midi d'Orsau) gezeigt, daß in diesem Gebiete *P. vulgaris* an quelligen Stellen und kleineren Gehängemooren bei einem pH zwischen 5,7 und 8,2 ihre optimale Entfaltung erreicht. In Petsamo-Lappland bewohnt die Art die artenarmen Fjeldheiden, die Graskrautmoore, Bachufer und die tropf-wasser-feuchten Diabas- bzw. Serpentin-felsen (SÖYRINKI 1938). Selten ist *P. vulgaris* in Sphagnum-Mooren. Auf kiesigen Böden und an Stellen, die vom Meere zeitweilig überspült werden, ist sie beobachtet worden.

Die vertikale Amplitude der Art reicht von der planaren bis in die subalpine Stufe hinauf. Am häufigsten scheint sie in der unteren montanen Vegetationsstufe zu sein (zwischen 600 und 850 m), sehr selten in der alpinen Stufe. In der polnischen Tatra steigt sie bis 1285 m hinauf, in den Pyrenäen liegt die Höhengrenze bei etwa 1800 m, in den Alpen bei etwa 2200 m, in Norwegen bei 910 m.

Sie ist Kennart der Tofieldietalia-Gesellschaften (hier z. B. im Caricetum frigidae und Caricetum davallianae, seltener in den Caricetalia fuscae, in den Montio-Cardaminetalia [z. B. Pinguiculo-Cratoneuretum] oder in den Molinietaalia [z. B. Juncetum subnodulosi, Eu-Molinietum]). Unter den Begleitpflanzen wären zu nennen: in der Ebene u. a. *Eleocharis pauciflora*, *Molinia coerulea*, *Juncus alpinus*, *Carex panicea*, *Carex flacca*, *Carex fusca*, *Prunella vulgaris*, *Parnassia palustris*, *Potentilla erecta*, in den Hochlagen z. B. der Pyrenäen u. a. *Carex davalliana*, *Drepanocladus intermedius*, *Tofieldia calyculata*, *Carex flava*, *Juncus triglumis*, *Saxifraga aizoides*, *Primula integrifolia*, *Bartsia alpina*, *Selaginella selaginoides*, *Gentiana verna*, *Leontodon autumnalis*, *Carex fusca*.

*P. vulgaris* fruchtet normal. Der Bau der Narbenlappen, deren unterer Rand wie ein Vorhang über die Antheren hinabhängt, macht Autogamie unvermeidlich (WARMING 1886, KERNER 1905, HEIDE 1912). Selbst in Grönland tritt noch Fruchtreife ein. Die Antheren werden oft von *Ustilago pinguiculae* ROSTRUP befallen. Die Keimung erfolgt am Anfang der Vegetationsperiode. Blühreife tritt nach mehreren Jahren ein. Während in Lappland (SÖYRINKI 1938, vgl. auch HEIDE 1912) vegetative Vermehrung gänzlich fehlen soll (?), ist sie in Mitteleuropa durch Brutzwiebeln regelmäßig festzustellen.

Gewöhnlich entwickelt *P. vulgaris* im Frühjahr aus der Winterknospe die Frühjahrsrosette, die mit der Blüte abschließt: die Hauptachse stellt ihr Wachstum ein. In der Achsel des obersten Blattes entsteht ein Verjüngungsprozeß, aus dem die Herbstrosette hervorgeht, die mit der Bildung der Winterknospe die Entwicklung abschließt. Besonders im arktischen Teilareal aber, so auf Grönland und Island, in Fennoskandien und der nördlichen Sowjet-Union, unterbleibt häufig die Ausbildung der Herbstrosette. Aus dem Verjüngungsprozeß geht die Winterknospe direkt hervor (HEIDE 1912).

*P. vulgaris* ist die jüngste Art der Sect. *Pinguicula* (siehe S. 35—36; Abb. 16, S. 35). Ihr boreales Areal hat sie postglazial erobert.<sup>39</sup> Es ist das größte Artareal in der Gattung.

#### 45. *P. macroceras* LINK in SPRENGEL, SCHRADER et LINK, Jb. Gewächskd. I (3) (1820) 54

Perennis. Rhizoma simplex breve radicibus adventitiis numerosis filiformibus. Folia 3—8 radicalia rosulata integerrima obovata vel oblonga margine plus minusve involuta superne glandulis sessilibus stipitatisque ± dense vestita 20—55 mm longa 7—18 mm lata virentia. Hibernacula. Pedicelli 1—3 vel plures erecti glandulis stipitatis disperse obsiti (25) 40—150 (210) mm alti uniflori. Flores magni (12) 18—27 (30) mm longi (calcar incluso). Calyx bilabiatus extus glandulis stipitatis obsitus; labium superum profunde trilacinium laciniis conspicuis duplo vel triplo longioribus quam latis triangulo-acutis vel obtuso-ligulatis basin versus non angustatis; labium inferum bipartitum laciniis lanceolatis usque ad 1/2 longitudinis connatis divergentibus. Corolla bilabiata purpureo-caerulea vel rosea vel raro albescens extus glandulis stipitatis singularibus obsita; labium superum bilobum lobis ligulato-obtusis; labium inferum multo longius trilobum lobis subobovatis inter se plus minusve tegentibus. Tubus late infundibuliformis brevis intus pilosus pilis albidis longis cylindricis capitatis. Calcar cylindraceum rectum (1) 6—9 (11) mm longum dimidiam partem tubi limbique corollae subaequans. Pollen (5) 6—7 (8)-colporatum. Capsula ovoidea calycem superans. Semina scobiformia.

Chromosomata ignota.

Floret IV—VIII.

Holotypus: Herb. WILLDENOW nr. 422 (PALLAS — non vidi; deletus).

Hab. in uliginosis et in rupestribus humidis montium regionis litoralis Oceani Pacifici septentrionalis; ab insulis Japonicis (Honshu) per insulas Kuriles, oram australi-occidentalis peninsulae Kamtschatkae et insulas Aleuticas usque ad Americam boreali-occidentalem (Alaska, British Columbia, Alberta, Washington, Montana, Oregon, California) dispersa.

Syn.: *P. davurica* LINK, Jb. Gewächskd. I (3) (1820) 54 — LEDEBOUR, Fl. Ross. III (1847/49) 3 — *P. kamtschatica* ROEMER & SCHULTES, Mant. (1822) 168 — LEDEBOUR, Fl. Ross. III (1847/49) 3 — *P. microceras* CHAM. in Linnaea 6 (1831) 568 — DE CANDOLLE, Prodr. 8 (1844) 30 — LEDEBOUR, Fl. Ross. III (1847/49) 3 — HERDER, Act. Hort. Petr. I (1871/72) 381 — *P. vulgaris* HULTÉN, Fl.

<sup>39</sup> *P. vulgaris* wird aus Kleinasien und aus dem Kaukasus angegeben. Das mir zugängliche dürftige Material deutet nicht auf die LINNÉ'sche Art. Ich vermute, daß in diesen Gebieten Sippen des tetraploiden Typs siedeln, die mit *P. balcanica*, aber nicht mit *P. vulgaris* enger verwandt sind.

Kamtschatka (1930) — HULTÉN, Fl. Aleut. Isl. (1937) 302 — HULTÉN, Fl. Alaska Yukon 9 (1949) 1425 pr. p.! — MAKINO, Ill. fl. Jap. (1954) 128 — HULTÉN, The amphi-atlantic-plants (1958) p. 230 pr. p.! — JONES in Univ. Wash. Publ. Biol. 5 (1936) 233 — STANDLEY in Contrib. U. S. Nat. Herb. 22 (1921) 410 — Moss, Flora Alberta (1959) 420 — BANK in Pap. Mich. Acad. sc. arts lett. 37 (1952) 21, 23 — *P. vulgaris* *ε* *macroceras* HERDER in Acta Horti Petrop. II (1872) 378 — *P. vulgaris* var. *macroceras* MIQUEL, Catal. mus. Lugduno-Batavi I (1870) 78 — MAKINO in Bot. Mag. Tok. 10 (1896) 26 — MATSUMURA, Index pl. Jap. II, 2 (1912) 578 — KUDO, Fl. Param. (1922) 159 — TATEWAKI in Trans. Sapp. Nat. Hist. Sci. II (1931) 205 — KOZO HIYAMA in J. Jap. Bot. 10 (1934) 100 — TATEWAKI & KOBAYASHI, Contr. fl. Aleut. Isl. (1934) 80 — HURISHI HARA, Enum. spermatophyt. Jap. I (1948) 291 — OHWI, Fl. Jap. (1953) 1071 — *P. macroceras* var. *microceras* (CHAM.) CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 116 — *P. spec.* FEDTSCHENKO, Fl. II. Command. (1906) 27 — VASILEV, Flora i Paleogeogr. Kommand. ostrow. (1957) 174 — *Pinguicula* LANGSDORFF, Reise u. d. Welt 2 (1812) 45.

Icon.: REICHENBACH, Pl. crit. I (1823), t. 82, fig. 169—170 — CASPER in Rhodora 64 (1962) 217, fig. 2 (flos).

Icon. nostr.: Abb. 4, Fig. 10, S. 19 (pili); Taf. 16, Fig. 1—2 (habitus).

Tab. distr. geogr.: HULTÉN in Flora Aleut. Isl. ed. 2, Vol. 1 (1960), nr. 462 — CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962), Abb. 20 — CASPER in Rhodora 64 (1962) 218, fig. 4.

Tab. distr. geogr. nostr.: Abb. 45, zu S. 174 (Gesamtareal); Abb. 46, S. 178 (nordamerikanisches Teilareal).

#### Specimina visa:<sup>40</sup>

J a p a n : HONSHU: Prov. Shinano; Mt. Gaki-dake (FURUSE-S), Mt. Togakushi (MIYOSHI-TI; VT); Prov. Rikuchū: Mt. Swatesan (comm. SAKUREI-H; WU), Mt. Sukawa (JISHIBA-LAU), Mt. Komagatake (KATO-S; MURAMATSU-TI); Prov. Koozuke: Mt. Akagi (MIZUSHIMA-S), Mt. Tanigara (YAMAZAKI & ONO-S), Naramata-valley (MATSUDA-TI); Mt. Tateyama (KIRINO-VT); Yamagata Prefect., Zao Mt. (CHARETTE nr. 1221-VT, MO 1705342); Iwate Pref., Mt. Yakeishi (UC 988022); Mt. Shirouma-norikura (UC 793584); Prov. Nambu (TSCHONOSKI-MAXIMOWICZ-P), Aizu, Fidesan (NAKAHARA-TI).

U d S S R : Süd-Kamtschatka: between Golygina and Kohegochek (HULTÉN-S), Javina, Kohegochek (RUBINSTEIN-S).

A l a s k a : Aleutians: Adak Id. (CHI 1162067, DS 374181). Amchitka Id. (US 173872). Atka Id. (MIN 355434, DS 243871). Attu Id. (MO 1705350), Bassett Creek (MO 1304358), Cape Khlebnikof (UC 730334). Kuiu Id., Washington Bay (MIN 530054). Unalaska (UC 081604), Iliuliuk Lake (UC 081605). Kodiak Id.: Olga Bay (TRT 91769), Red River, Alitak (US 220252). Raspberry Id., Port Vita (MIN 525347), Eagle River, Juneau (DAO 11226), Hinchinbrook Id., Cordova (DS 150701). Glacier Bay (US 533512). Yakutat (MO 822106). New Metlakatla (MO 1764214). Baranoff Id. (MO 1764215). Muir Glacier (MO 1764216), Chumagin Ids., Popoff Id. (MO 1764220). Windham Bay (MO 1764221).

B r i t i s h C o l u m b i a : Log Cabin (V 12025). Ogilvie Mts. (V 12225). Prince Rupert (V 6330). SW Gowgaia Bay (V 34881). Goose Island (V 21541). Vancouver Island: Mt. Splendor (V 11034), Gordon River (MO 1764210, DS 20540), Port Hardy (UBC 23524), Moat Lake (V 29750), Forbidden Plateau, Meadow Lake Stream (V 15821), Ucluelet (V 4586), Henderson Lake (V 4584), Mt. Joan (V 15910), Cowichan Lake, NE shoulder Mt. Landalt (V 28690 + 28691), Mt. Arrowsmith (V 22882), Strathcona Park, Mt. Rooster Comb (V 10473). Coast, Cypress Creek (UBC 24652), Lilloet (V 5971). Cheam (V 4588). Fairmont H. Springs (V 13980). Canal Flat (V 15343). Kootenay, Gray Creek, Clarke's Pt. (V 12978, UBC 5691). Coast, Hollyburn Ridge (UBC 62839), between Black Mt. and Hollyburn (DAO 11259). Whistler Pass (UBC 5692). Dam Mt., Goat Lake (UBC 5693). Kaslo, White Water Mine (UBC 5694). Haffner Creek, Marble Canyon Campground (DAO 11261), Hat Creek Valley, Marble Mts. (WTU, herb. J. W. THOMPSON 17197). Cassiar, Ingenika River (UBC 51290). Tenquille Lake (UBC 83843), Finch Ridge (UBC 48506). Atlin District, Nakina Lake (DAO 11262), Lake Atlin (UBC 51295, UC 494021). Yohs National Park, Emerald Lake (UBC 65608), Twin Falls (MIN 267961), Sorrent fan (MIN 241875), Sir Donald Trail (MIN 241874). Selkirk Mts., Lower Sandford Morains (MIN 241873). Victor Lake, 11 mi W of Revelstoke (DS 352516). Columbia Valley, Albert Canyon (UBC 74339).

A l b e r t a : Banff (V 26321, DAO 11188), Middle Springs (DAO 11190), Sulfur Mt. (MIN 241872), Bow River (DAO 11458), Hillsdale Cabin (VT), between the Mistaya and Bow River valleys (UC 707445). Jasper, Lake Beauvert (TRT 124265). Lake Louise (V 26323). Selkirk Flora, waterfall at gorge of Columbia (PH 526504).

W a s h i n g t o n : Olympic National Forest: Deer Lake (WTU 110683), Heart Lake (WTU 33020), Mt. Angeles (WTU, herb. J. W. THOMPSON 24361), Mt. Colonel Bob Lookout (WTU, herb. J. W. THOMPSON). Mount Baker National Forest: Mt. Baker, Boulder Glacier (WTU 32274), Mt. Baker Lodge, Bagley Lake (WTU, herb. J. W. THOMPSON 24361), Mt. Hermon (UC), Skagit River Gorge, Newhalem (MIN 357710), Skagit Pass (WTU 16083), Mt. Higgins (UC 518084), Baldy Peak (MO 1764206). Mt. Rainier (MO 1764208), Van Trump Park (WTU 88707), Comet Falls (WTU 37612), above Main Cowlitz Glacier (MO 1764204). Kittitas Co.: Mt. Stuart (MIN 191336), North Fork of Teanaway River, Wenatchee Mts. (BH 4453), Iron Peak (UC 931294), Fish Lake (WTU 75350, UC 710875). Cascade Mts., Stevens Pass (UC 185022). Okanogan Co.: Horse Shoe Basin (VT), Snohomish Co.: Mt. Dickerman (MO 1027818), Columbia Peak, N of Monte Christo (WTU 35468). Yakima Region (UC 173684).

M o n t a n a : Glacier National Park: N of Logan Pass (UC 028325), Grinnell Lake (UCLA 40261), Grinnell Falls (WTU 129482), Iceberg Lake (CHI 953072, 953073).

O r e g o n : Wallowa Co.: Ice Lake, bog (WTU, herb. J. W. THOMPSON 8179), on trail from Wallowa River (ILL, herb. C. N. JONES 7497). Josephine Co.: near Kerby (UC 76680), other side of Tennessee Pass (MO 925823).

<sup>40</sup> Nur etwa die Hälfte der studierten Belege sind zitiert.

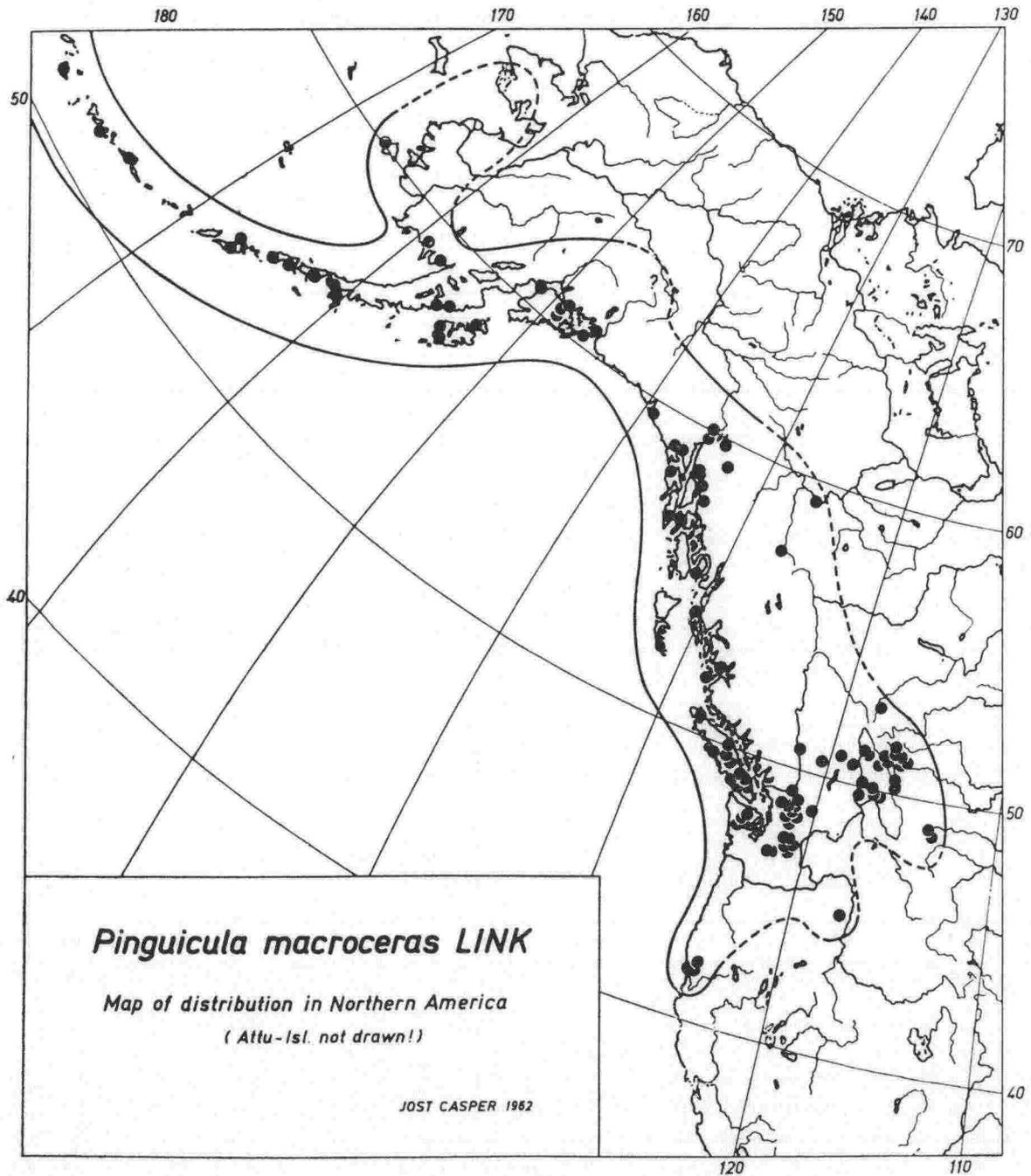


Abb. 46. Areal von *P. macroceras* in Nordamerika.

California: Del Norte Co.: French Flat, Gasquet, Smith River (UC 501348), near Camps (MO 1261851), Douglas Park 9 mi E of Crescent City (DS 179461), Rock Creek Lodge (WTU 183910).

*P. macroceras* besitzt in der Regel große, blauviolette, seltener blaßrötliche oder weiße Blüten mit langem Sporn. Die Lappen der Kronunterlippe decken oder berühren sich, sie sind im Umriß länglich-verkehrteirund. Die tiefgeteilten Kelchzipfel sind viel länger als breit, länglich-dreieckig bis lanzettlich und divergieren — im gepreßten Zustande — in Form eines regelmäßigen fünfstrahligen Sterns.

Diese Charaktere scheiden *P. macroceras* hinreichend von *P. vulgaris*, deren Areal sie in Alaska und Canada überschneidet. Als LINK (1820) unter Berufung auf eine Sammelnummer PALLAS' aus Unalashka (herb. WILLENOW nr. 422) seine Art beschrieb, machte er besonders auf die bedeutende Länge des Sporns aufmerksam, der im Mittel um 3 mm mehr mißt als bei *P. vulgaris*. LEDEBOUR (1847/49) erweiterte LINK's Diagnose durch das Merkmal der verkehrteirunden, breit gerundeten Lappen der Kronunterlippe.

Die wenigsten Botaniker erkannten bislang *P. macroceras* Artrang zu (u. a. RYDBERG 1917, 1922, 1954; KOMAROV 1930, 1951; BORVIN 1948), die meisten folgten HERDER (1871/72), der die Sippe für eine großblütige *P. vulgaris* hielt. HULTÉN (1949, 1958, 1960) sprach sich mehrfach für die Einbeziehung der LINK'schen Sippe in den *vulgaris*-Formenkreis aus. Demgegenüber setzte ich mich ausführlich mit der Frage auseinander (CASPER 1962 a, 1962 b) und bekräftigte die These BORVIN's (1944: 220): „*P. macroceras* est certainement spécifiquement distinct du *P. vulgaris*.“ Daß es überhaupt möglich war, *P. macroceras* mit *P. vulgaris* zu verwechseln, liegt sicherlich daran, daß im Aleuten-Teilareal Populationen gefunden werden, die vom *macroceras*-Merkmalsbilde stark abweichen. Sie wurden von CHAMISSO (1831: 568) unter dem Nomen *P. microceras* beschrieben und sollen sich durch winzigen Wuchs und sehr kurzen Sporn auszeichnen. In der Tat gibt es derartige kurzspornige Exemplare (Spornlänge  $\pm 1,5$  mm!), die auf den ersten Blick gar nicht den üppigen *macroceras*-Formen gleichen. Aber vom Sporn abgesehen lehrt die Analyse, daß das gesamte *macroceras*-Merkmalsgefüge erhalten ist. *P. microceras* ist nichts anderes als eine extreme kurzspornige Variante von *P. macroceras*. Sie ist keine Übergangsform zu *P. vulgaris*, wie HULTÉN (1948) vermutete, sondern eine unter besonderen Bedingungen — die kurzspornigen Formen bevorzugen arktisch-alpine Standorte — gelegentlich auftretende Aberration.

Ich habe früher (CASPER 1962 a, 1962 b) geglaubt, der CHAMISSO'schen „Sippe“ den Rang einer Varietät zubilligen zu müssen. Nachdem ich aber an einer Pflanze *macroceras*- und *microceras*-Blüten finden konnte (vgl. Taf. 16, Fig. 2), möchte ich diese Auffassung revidieren: die *microceras*-Formen sind höchstwahrscheinlich unter extremen Bedingungen auftretende Monstrositäten ohne systematischen Wert, etwa den *ramosa*-Formen von *P. vulgaris* vergleichbar. Auch wenn es Populationen mit einheitlichem *microceras*-Charakter geben sollte, könnten die Typen lediglich als Spielarten angesprochen werden.

Das Areal von *P. macroceras* ist amphi-boreo-pazifisch (Abb. 45, zu S. 174; Abb. 46, S. 178). Es erstreckt sich vom nördlichen Kalifornien (Del Norte Co.) über die Gebirgsregionen Oregons, Montanas, Washingtons, Albertas, Britisch Kolumbiens und Süd-Alaskas über den Aleutenbogen nach SW-Kamtschatka und von da über die Kurilen südlich bis zur Hauptinsel Japans (Honshu). Vorwiegend Höhen zwischen (180') 1600'—5450' (6975') werden besiedelt. Im Süden blüht die Sippe bereits im April, im Norden im Juni bis August. In Kalifornien sind es mäßig beschattete Serpentinfelsen, auf denen *P. macroceras* wächst, in Britisch Kolumbien feuchte, offene, felsige Örtlichkeiten in Schluchten oder an Berghängen, auf den Aleuten kurzrasige Wiesen oder Hangmoore, die ständig von fließendem Wasser durchzogen werden. Eisen- und kalkhaltige Böden, Silikat- und Serpentinegesteine werden bevorzugt. In Washington tritt die Sippe in die *Abies amabilis*-*Tsuga mertensia*-Forst-Assoziation ein, Seggen Krähenbeeren und Habenarien sind ihre Begleiter. Auf den Aleuten werden neben Laub- und Lebermoosen Orchideen, *Fritillaria camchatcensis*, *Aster peregrinus*, *Epilobium behringianum*, *Mimulus guttatus* und *Viola langsdorfi* unter anderen Arten vornehmlich genannt (BANK 1952).

*P. macroceras* ist eine eigenwertige Sippe mit ausgeprägter Arealbildung. Sie ist die „*P. grandiflora*“ des Florengbietes zu beiden Seiten der Beringstraße. Sie ist mit *P. vulgaris* etwa in gleichem Maße wie *P. grandiflora* verwandt. Sollte sie tetraploid sein, dann wäre sie der Überrest einer  $\pm$  zirkumpolaren Flora vom Typ des Formenkreises der Sektion Pinguicula, der die Eiszeiten im Bering-Refugium überdauert hätte, das gerade im frühen Quartär in eine Kontinentalphase eingetreten war (HULTÉN 1960; vgl. auch CASPER 1962 a: 138).

#### 12. Sect. Nana, CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 41

Folia uniformia hibernaculis hibernantes marginibus valde involuta; scapus villosus; corolla pusilla bilabiata pallide violacea luteo maculata lobis late cuneatis; capsula calycem duplo superans; semina reticulata. Una species circumpolaris.

Sektion mit nur einer ziemlich isolierten, zirkumpolar verbreiteten Art mit sehr kleinen Blüten und Blättern. Das Vorkommen gelber Farbtöne im Blütenbereich, der zottig behaarte Blütenstiel und die breit-keiligen Lappen der Kronunterlippe bei trichterigem Tubus und in Richtung der Kronröhre sich erstreckendem Sporn rechtfertigen die Sonderstellung der Sippe innerhalb des Subgenus *Pinguicula*.

46. *P. villosa* L. Spec. pl. ed. 1 (1753) 17

Perennis; pusilla. Rhizoma simplex  $\pm$  10 mm longum radicibus adventitiis numerosis filiformibus. Folia 1—5 radicalia rosulata integerrima erecte petiolata petiolo piloso lamina circuitu elliptico-orbiculata margine valde canaliculate involuta (marginibus saepe inter se tangentibus) superne glandulis sessilibus stipitatisque dense basin versus pilis longis subulatis vestita (7) 8—10 (13) mm longa (3) 4—6 (7) mm lata laete virescentia. Pedicellus 1 (4) erectus manifeste villosus pilis longis subulatis apicem versus glandulis stipitatis obsitus (15) 30—60 (95) mm altus uniflorus persistens. Flores parvi (5) 6—9 (11) mm longi (calcar incluso). Calyx subbilabiatus extus glandulis stipitatis dense obsitus purpureus; labium superum profunde trilobum lobis lanceolatis vel longe triangulis acutis; labium inferum profunde bilobum lobis lanceolatis  $\pm$  divergentibus. Corolla bilabiata pallide-violacea in fauce luteo striata; labium superum bilobum lobis ligulatis; labium inferum trilobum lobis subcuneatis retusis rotundatis inter se tegentibus lobo intermedio parum maiore obscure violaceo striatis. Tubus infundibuliformis intus pilosus pilis cylindricis obscure violaceo-striatus. Calcar cylindrico-conicum porrectum obtusum (1) 2—3 (5) mm longum tubo limboque corollae duplo brevius. Stamina  $\pm$  1,5 mm longa; pollen (4) 5-(6)-colporatum. Ovarium globoso-obovatum glandulis stipitatis  $\pm$  dense obsitum. Stigma subbilabiata labiis subaequalibus. Capsula obovoidea retusa  $\pm$  2 mm longa calycem subduplo superans. Semina scobiformia reticulata.

Chromosomata  $2n = 16$ .

Floret IV—V.

Holotypus: „*villosa* 4.“ (LINNÉ 33,3-1 K).

Hab. in sphagnetis per totam Lapponiam dispersa; a montibus Hyperboreis septentrionalibus usque ad Terram Tschuktschorum et peninsulam Kamtschatka; in montibus Baicalo-Sajanensibus; in America boreali ab Alaska usque ad peninsulam Novae Terrae.

Syn.: *P. involuta* SCHRANK in Denkschr. bot. Ges. Regensbg. I (2) (1818) 3; non *P. involuta* R. et PAV.! — *P. involucrata* DE CANDOLLE in Prodr. 8 (1844) 30 — *P. acutifolia* MICHX., Fl. Bor. Am. 1 (1803) 11 (?).

Icon.: LINNAEUS, Fl. Lapp. ed. 1 (1737), t. 12, fig. 2 (ibid. ed. 2, 1792) — OEDER, Fl. Dan. 6 (1792), t. 1021 — REICHENBACH, Pl. crit. 1 (1823), t. 83, fig. 172, 173 — LAGERBERG, Vilda växter i Norden 3 (1939), t. 685.

Icon. nostr.: Abb. 8, Fig. 4, S. 24 (flos).

Tab. distr. geogr.: FAEGRI in LAGERBERG & HOLMBOE, Våre ville planter (1940) 43, fig. 639 — SELANDER in Acta Phytogeogr. Suec. 28 (1950) 125, nr. 427 — HULTÉN, Atlas växtern utbredn. Norden (1950), nr. 1604 — HULTÉN, Fl. Aleut. Isl. (1960), nr. 461.

**Specimina visa:**<sup>41</sup>

Alaska: Kotzebue Sund (ESCHSCHOLTZ-LE). Kodiak Isl. (DAO 11198). Umiat, Vallee of Colville River (I. L. WIGGINS-S). Brooks Range, Nolan (JORDAL-S). Kokrines Mountains, Melozitna River (A. E. & R. T. PORSILD-C, S). Yukon, Old Crow River, Timber Crow (MURIE-S). Shumagin Islands, Poppof Island (KINCAID-S). Alaska Range, zwischen Healy Creek und Moody Creek (PORSILD-H). Chickaloon, Crayling Pond, headwaters of Alfred Creek (POPE-S). Prince William Sound, Virgin Bay (KINCAID-S). Mendenhall (ANDERSON-S). Mile 119 (ANDERSON-S). Moose Pass (ANDERSON-S). St. Michael (ANDERSON-S). Juneau, Pines Miler Creek (WILLIAMS-S). Yakobi I. Deer Harbor (WILLIAMS-S). Sitka (ESCHSCHOLTZ-LE), Wrangel (-LE).

Canada: Yukon, Canol Rd., mile 132 (PORSILD, A. E. & BREITUNG-S, C). Watson Lake (DAO 11196); 60 mi Camp (DAO 11195). Mackenzie River, Campbell Lake, Point Separation (A. E. & R. T. PORSILD-C). Arctic Coast, Kittigazuit (PORSILD & PORSILD-S). Maguse Lake (DAO 11194). Eskimo Lake Basin, Northern Banks of Second Lake (A. E. & R. T. PORSILD-C). Mackenzie Distr., Yellowknife (CODY & McCANSE-S). Salmiteo (DAO 11135), Indian Lake (DAO 11134), Gros Cap Island (DAO 11133), Richards Island (DAO 11130), Kakisa Lake (DAO 11127), Saskatchewan, Lake-Athabaska (RAUP-S). Keewatin Distr., Chesterfield Inlet (nr. 1106 SAVILE, WATTS & VOCKEROTH-M). Manitoba, Churchill Distr., Gillam (SCHOFIELD-W). Quebec: Richmond Gulf (RIM). Labrador (REUTER-LAU; HOHENACKER-P; MORAVIAN BRETHREN-C; HARTL-LE), Hopedale (HOHENACKER-C), next island north of Indian Harbour (WETMORE-S).

<sup>41</sup> Gekürzt; vgl. CASPER 1962 a: 42—43.

Norwegen: FINNMARKS-FYLKE: Sydvaranger, Svanik (LANDMARK-O). Tanen (LUND-BG). Alta hd., Bosekop (ZETTERSTEDT-LD), Gardia fjellstue, Grönasen (RÖNNING-TROM), Karasjok (BALKE-BG). Trestegaard (STRÖM-TROM), Langnaes (FRIES-LD). SÖR-TRÖNDELAG: Opdal, Lonset i Lonsetskaret (HAUGM-BG), Hemre, Gjevilvasskammen (LID-O). Dovrefjeld, Kongsvold (BUDDEN-H). OPLANDS-FYLKE: Dovre (HEDBOM-CLF; W + WU), Fokstuen (BRUNHORST-BG; BERGGREN-LD; MOE-O). HEDMARKS-FYLKE: Lille Elvedalen, Kvaernbaek (LINDBERG-H). Tronfjeld (PRINTZ-BG). Likkilsdalen (NORDHAGEN-O).

Schweden: TORNE-LAPPMARK: Karesuando (LÄSTADIUS-LD, WU), Kilpisjärvi (HOLMBOE-BG). Abisko (SYLVÉN-LD; MEURMAN-H; VIERHAPPER-WU). LULE LAPPMARK: Pajala (LAESTADIUS-H). Kvickjock (ALM & REUTERSKIÖLD-BG; CEDERSTRAHLE-H, LD). Jockmock, Adottbocken (BERLIN-LD). NORRBOTTEN: Edefors (VESTERLUND-LD). Arvidsjaur (-LD). JÄMTLAND: Frostviken, Gäddede (WINNBERG-BG, M, W). Storlien (HOLMBOE-BG; BERGLUND-LD). HERJEDALEN: Tännäs, Tännaldalen (FOLKESON-LD). DALARNE: Darlecarlia, Fulu Fjäll (OLSSON & GÖSTA & B. ZETTERSTRÖM-LD). Elfdalen (VESTERLUND-LD).

Finnland: LE: Kilpisjärvi (MALMBERG-H). Erontekis, Palojärvi (MALMBERG-H). LPS: Koltaköngäs (HÄYRÉN-H). LI: Utsjoki (FELLMAN-H). Enare, Toivoniemi (ARRHENIUS & KIHLMAN-H). LT: Nuotjok (LINDÉN-H). LKEM: Pallas (GRÖNBLOM-H). Kittilä (KROGERUS-H). KS: Salla (V. BERG & RANTANIEMI-H). Alakitka (IDMAN-H). OB: Pudasjärvi (TORSTRÖM-H). OK: Sotkamo, Laakajärvi (L. H.-H). KP: Hukkasuo (BERGROTH & LINDROTH-H).

Sowjet-Union: KOLA-HALBINSEL: Zwischen Bykow und Bolsch. Brevjann (KIHLMAN-H). Hapajon (KIHLMAN-H). Imandra (ENWALD et HOLLMÉN-H). Kannanlahti (MALMBERG-H). Tschawanga (BRENNER-H). Worominsk (KIHLMAN-BG, WU). Jokansk (ZINSERLING-LE). Ponoj (ENWALD & KNABE-LD). Katschkowka (KIHLMAN-H). KARELIEN: (ZINSERLING-LE). ARCHANGELSK: Pula (KIHLMAN-H). POLARURAL: (GORODKOW-LE). TOBOLSK: Nyda, Berezoosk (GORODKOW-S). ARKTISCHES SIBIRIEN: Jenissei, Nisowa (TOLMATSCHEW nr. 343-LE), Jenissei, Dudinna (TOLMATSCHEW-C). OST-SIBIRIEN: Baikal-See, Sajan-Gebirge (C. A. MEYER-LE, LAU). KAMTSCHATKA: (BESAIS-P), Mündung der Bolshaja Reka (HULTÉN-S).

*P. villosa* L. „ist eine echte nordische Pflanze“ (HERDER 1871/72). Sie wurde schon von RUDBEK (1720) unter dem Namen *P. lapponum* erwähnt und gehört zu den vier bereits LINNÉ (1753) bekannten Fettkräutern. Von allen europäischen Arten hat sie die kleinste Blüte und ist im allgemeinen überhaupt schwächeren Wuchses. Ihr besonders an seiner Basis dicht zottiger Blütenstiel, die kleinen,  $\pm$  elliptischen Blätter, deren Ränder so stark eingerollt sein können, daß sie einander berühren und eine Art „Röhrenblatt“ bilden, und die violetten, durch dunklere Streifen schön gezeichneten Blüten sind so charakteristische Merkmale, daß nur in wenigen Fällen Unklarheiten in der Literatur über diese Art entstanden sind.

Die Variabilität der Art ist außerordentlich gering. Abgesehen von Albino-Formen und dem gelegentlichen Auftreten von Pseudoinfloreszenzen sowie von Kronzipfelvermehrungen sind die Merkmale sehr konstant. So überrascht es nicht, daß kaum Versuche existieren, die Art zu gliedern. Auf Grund der beobachteten Variabilität lassen sich folgende „Sippen“ kategorisieren:

f. *albiflora* FRÖDIN, Bot. Not. (1915) 129 — Corolla albescens —

lus. *ramosa* CASPER in Repert. spec. nov. 66 (1962) 44 — scapus ramosus, biflorus ebracteatus.

*P. villosa* ist lückenhaft zirkumpolar verbreitet. In Fennoskandien kommt sie  $\pm$  zerstreut von Trysil und Valdres in Südnorwegen und von Dalarna in Schweden nordwärts bis in die Gegend von Tana in Nordnorwegen vor. Die südlichsten Fundorte in Finnland liegen in der Gegend von Sotkamo. In der Sowjetunion ist sie über die ganze Kola-Halbinsel und in Karelien bis zum Segosero verbreitet. Weiter östlich findet sie sich noch am Weißen Meer im Bezirk Archangelsk (vgl. die Karte bei HULTÉN 1950 nr. 1604). Erst im nördlichen Ural ist der nächste Fundort zu verzeichnen; von hier dehnt sich, durch  $\pm$  große Lücken unterbrochen, das Areal der Art bis zur Tschuktschen-Halbinsel und West-Kamtschatka aus. Die südlichsten sibirischen Fundorte liegen im niederen Tungusien, in Sajanien und Nagorien (?). In Nordamerika erstreckt sich ein relativ geschlossenes Verbreitungsgebiet vom nördlichen Alaska und Yukon bis zur Mündung des Mackenzie-Rivers und ein zweites mit sehr vereinzelt Fundorten über Südzentral-Keewatin mit dem Lake Athabaska und die mittlere Hudson-Bay bis nach Labrador (RAUP 1947, pl. XXXIV, sowie SCOGGAN 1957).

STEFFEN (1937) hat auf die erheblichen Lücken in der Nordatlantis und im Raume des nordamerikanischen Kontinents aufmerksam gemacht und behauptet, daß „unter Voraussetzung des ehemaligen Zusammenhanges des kleinen ostamerikanischen Areals mit dem großen sibirischen ... die heutigen Lücken zwanglos durch die vernichtende Wirkung der Eiskappen in Amerika und Europa“ erklärt werden können. In den eiszeitlichen Refugien in der Umgebung des Lorenz-Golfes und der Kola-Küste hätte sich die Pflanze dann halten und nachträglich ihre ehemals unter Inlandeis gelegenen heutigen Teil-Areale in Labrador und Nordskandinavien erobert können.

Diese Anschauung wird gestützt durch die schon angedeutete Tatsache, daß *P. villosa* ein relativ alter Typ ist, worauf übrigens schon WARMING (1886) hingewiesen hat. Für eine ursächlich eiszeitliche Prägung des heute disjunkten Areals spricht vor allem die Lücke Grönland, Island und Spitzbergen, die z. B. von der wesentlich jüngeren *P. vulgaris* überwunden worden ist.

In weitaus größerem Maße als z. B. *P. vulgaris* oder *P. alpina* ist *P. villosa* von den Feuchtigkeitsverhältnissen des Standortes abhängig. Sieht man von den sehr seltenen Vorkommen in *Dryas*-Heiden ab, so bevorzugt die Art die bültigen Zwergstrauchmoorsiedlungen, deren *Sphagnum*-Bodenschicht ein ständig mit Wasser angereiches, schwach saures Substrat darstellt (HEIDE 1912, DU RIETZ 1923, SÖYRINKI 1938). Dieses fast ausschließliche Vorkommen in *Sphagnum*-Mooren hat auch, wie HEIDE (1912) zeigen konnte, die Wuchsform beeinflußt. So ist die Rosette nur wenigblättrig, ihre Entwicklung wird durch Internodienstreckung sogar aufgehoben, wenn die *Sphagnum*-Decke besonders dick ist. Dann wird nach der Blüte ohne vorherige Rosettenbildung sogleich die Winterknospe entwickelt. Vegetative Vermehrung ist nur selten beobachtet worden (HEIDE 1912); sie wird von SÖYRINKI (1939/40) überhaupt geleugnet.

*P. villosa* erzeugt regelmäßig Samen. Der Pollen ist sehr keimfähig (WARMING 1886); Selbstbestäubung dürfte die Regel sein (HEIDE 1912). Die Blühreife tritt erst nach mehreren Jahren ein. Die Chromosomenzahl von *P. villosa* beträgt  $2n = 16$  (KNABEN 1950).

*P. villosa* ist ein alter Typ der Gattung. Ihre hier vertretene Einordnung in das Subgenus *Pinguicula* befriedigt nicht ganz.<sup>42</sup> Die abweichende Färbung der Blüte, der Bau der Kapsel, die netzige Samenoberfläche, die angedeutete zweistreifige Anordnung der Röhrenhaare sind keine *Pinguicula*-Merkmale. Trotzdem tendiert die Sippe durch ihre typisch zweilippige Krone, durch den trichterigen Tubus und den gestreckten Sporn zur *vulgaris*-Gruppe hin, in der sie ziemlich isoliert steht.

Der diploide Chromosomensatz, die zirkumpolare Verbreitung mit der charakteristischen Nordatlantislücke und die habituellen Merkmale sprechen für ein hohes Alter der Sippe, die wahrscheinlich zum präquartären amphipazifischen (!) Stamm der Gattung gehört. Vielleicht ist *P. villosa* der Überrest einer einst im Raume zu beiden Seiten der Beringstraße existierenden Entwicklungsgruppe, einer Parallelgruppe zu den ostasiatisch-sibirischen *Micranthus*-Typen.

### Bastarde

Bastardierung ist in der Gattung recht selten: In Europa sind bisher nur zwei Bastarde bekannt geworden. Das Bastardierungsproblem bedarf experimenteller Prüfung.

#### 47 a. *Pinguicula* x *hybrida* F. WETTST.

(= *Pinguicula alpina* x *P. vulgaris*) in Österr. Bot. Z. 68 (1919) 295

Planta hybrida habitu et characteribus intermedia inter parentes. Pedicellus sparse glandulosus; corolla caerulea, fauce maculo luteo parvo, calcar viridi-lutescente recurvato incrassato, brevior, granula pollinis sterilia.

H o l o t y p u s : Niederösterreich, Moosbrunn (WETTSTEIN-! WU).

#### Specimina visa:

Finnland: Kaarnisjärvi (BERGROTH & LINDROTH-H).

ÖSSR: Vrch Choca (P-PRC).

Österreich: Moosbrunn (WETTSTEIN-WU).

Der Bastard, der zuerst von WETTSTEIN (1919) auf den Sumpfwiesen von Moosbrunn im Süden von Wien gefunden wurde, ist sehr selten. Er hält deutlich die Mitte in allen Unterscheidungsmerkmalen. Vielleicht gehören auch die von BEAUVERD (1905, 1911), ROUY (1909) und PALEZIEUX (1941) beschriebenen blaublütigen *P. alpina*-Formen hierher.

<sup>42</sup> In CASPER (1962 a) war der gleichfalls unbefriedigende Versuch gemacht worden, *P. villosa* dem *alpina*-Bereich anzuschließen.

47 b. *Pinguicula* x *scullyi* DRUCE

(= *Pinguicula grandiflora* x *P. vulgaris*) in Rep. bot. exch. cl. Brit. Isles 1921, VI (1922) 301

Planta hybrida habitu et characteribus intermedia inter parentes; corolla caerulea, fauce irregulariter albido-maculata; corollae lobi labii inferi inter se non tegentes, multo latiores quam in *P. vulgaris*; calcaris longitudo intermedia (6—8 mm).

**Specimina visa:**

Frankreich: Pyr. Orient., Val d'Eyne (CASPER-JE).

DRUCE (1891, 1922) und SCULLY (1916) waren die ersten Autoren, die Zwischenformen zwischen *P. grandiflora* und *P. vulgaris* in Irland (Co. Kerry) feststellten. PRAEGER (1930) bestätigte DRUCE's (1922) Auffassung von der Bastardnatur der fraglichen Sippen. Da *P. vulgaris* und *P. grandiflora* nur relativ selten miteinander vorkommen, dürfte der Bastard nicht häufig sein. Gewiß ist er oft übersehen worden. PRAEGER (1930) nimmt an, daß sekundäre Kreuzungen den intermediären Charakter des Bastards verwischen.

Im Juni 1960 fand ich den mutmaßlichen Bastard im oberen Val d'Eyne in den Ostpyrenäen. Auch hier ließen sich alle Übergänge zwischen typischen *P. grandiflora*- und *P. vulgaris*-Formen erkennen. Der Bastard dürfte in den Pyrenäen noch an anderen Örtlichkeiten zu finden sein. Vielleicht lassen sich viele Angaben von angeblichen *P. leptoceras*-Funden in den Pyrenäen auf den Bastard zurückführen. Aus Irland habe ich keine Belege gesehen.

47 c. *Pinguicula* „*caudata*“ x *gypsicola*

Von diesem gärtnerisch erzeugten Bastard (STAFF 1915) habe ich nichts gesehen. Ich muß mich deshalb auf diesen Hinweis beschränken.

**Nomina dubia vel rejicienda**

48 a. *P. spathulata* LEDEBOUR in Mem. Acad. Petersb. 5 (1815) 515

„P. nectario conico recto obtuso brevior corolla fauce barbata, foliis spatulatis ciliatis, scapo villososcoso. Scapus solitarius, sesquipalmaris, versus apicem praesertim villososcosus. Folia subrotundo-spatulata, obtusa, diametro dimidium pollicis tenentia, in pagina superiori pilis raris obsita, subtus magis villosa, integerrima, basin versus ciliata. Calycis lacinae lato-lanceolatae, obtusae, extus lanatae. Corolla magnitudine *P. alpinae*, lutea, striis obscurioribus eleganter picta.

Hab. in regione transbaicalensi?“

cf. S. 128 — nomen dubium.

48 b. *P. sibirica* (VEST, *P. alpina* PALL. a. cl. STEUD. cit. in nomencl. ed. 2)

cf. DE CANDOLLE Prodr. 8 (1844) 32 — nomen dubium.

48 c. *P. occyptera* RCHB. ex BENJ. in Linnaea 20 (1847) 318

Nomen dubium.

48 d. *P. clivorum* STANDLEY & STEYERM. in Publ. Field Mus. Nat. Hist., Chicago, bot. ser., 23 (1944) 179

„Folia numerosa rosulata ad terram adpressa obovata-rotundata pallide viridia in sicco tenuia 18—25 mm longa 20—22 mm lata, apice late rotundata, basi late cuneato-angustata, sessilia, glabra vel supra pilis paucis laxis conspersa, ciliata, obscure punctulata; scapi gracillimi fere filiformes 5—7 cm longi ut videtur adscentes vel decumbentes breviter densiuscule pilosuli; calyx ca. 2,5 mm longus sparse glanduloso-pilosulus, lobis valde inaequalibus ovalibus vel ovali-ovatis apice obtusissimis vel rotundatis, glanduloso-ciliolatis; corolla pallide lilacina vel albescens 12 mm longa glabra, labio maiore profunde trilobo, lobis rhombeis vel late obovatis apice rotundatis, labio minore duplo brevior profunde 2-lobo, calcare 6 mm longo gracillimo apice subsaccato recto.“

cf. S. 96, S. 131 — nomen dubium.

### Bestimmungsschlüssel

- 1 (32) Krone „islob“, nicht deutlich in Ober- und Unterlippe geschieden, die Kronlappen daher untereinander  $\pm$  gleich geformt, durch Einschnitte tief geteilt oder ausgerandet oder ganzrandig. An der Färbung der Krone sind gelbe Farbtöne beteiligt. Kronröhre zylindrisch, am Schlunde oft etwas trichterig erweitert, etwa so lang wie die Kronlappen. Röhrenhaare in drei Streifen angeordnet. Der Sporn von der Kronröhre deutlich abgesetzt, kürzer oder höchstens so lang wie sie, mit ihr einen  $\pm$  festen, in der Regel stumpfen Winkel bildend. Pflanzen mit offener Rosette überwintert, keine Winterknospen.
- 2 (17) Kronlappen durch Einschnitte tief geteilt oder ausgerandet. Kronröhre  $\pm$  zylindrisch. Gaumen kräftig entwickelt, mit Gaumenleiste. Sporn kurz, von der Kronröhre deutlich abgewinkelt. Blätter von einheitlicher Form.
- 3 (8) Kronlappen ausgerandet oder seltener nur schwach oder gar nicht ausgerandet. Gaumen aus der Kronröhre nicht herausragend.
- 4 (5) Blätter am Rande stark eingerollt. Kelch mäßig drüsig, die Zipfel der Kelchoberlippe eilänglich, die der Unterlippe bis zu  $\frac{2}{3}$  ihrer Länge verwachsen. Blüte klein, samt Sporen 7—11 mm lang, blaßlila bis fleischfarben, am Schlunde gelblich, Kronlappen regelmäßig ausgerandet. Kronröhre zylindrisch, länger als breit, mit halblinsenförmigem Gaumen; Röhrenhaare mit mehrzelligen pflaumenförmigen Köpfchen. Sporn kurz, 2—4 mm lang, zylindrisch, am Ende keulenförmig verdickt. Chromosomenzahl  $2n = 12$ .  
1. *P. lusitania*
- 5 (4) Blätter am Rande wenig oder kaum eingerollt. Blüte mittelgroß, samt Sporn 10—18 mm lang. Kronlappen schwach ausgerandet oder auch ganzrandig.
- 6 (7) Blattrand wenig auf die Oberseite gekrümmt. Kelch ziemlich dicht drüsig, die Zipfel der Kelchoberlippe linealisch-länglich, fast bis zum Grunde frei, die der Unterlippe etwa bis zur Hälfte verwachsen. Blüte mittelgroß, 12—18 mm lang, bläulich, rötlich oder gelb gefärbt. Kronlappen schwach ausgerandet. Kronröhre zylindrisch mit zapfenförmigem, schwefelgelbem,  $\pm 2$  mm langem, dicht von kurzen Haaren mit keulenförmigem Köpfchen besetztem Gaumen. Röhrenhaare mit maulbeer- bis morgensternartigem Köpfchen. Sporn relativ lang, 3—5 mm messend, pfriemlich zugespitzt. Chromosomenzahl  $2n = 22$ .  
2. *P. pumila*
- 7 (6) Blattrand kaum auf die Oberseite gekrümmt. Kelch zerstreut drüsig, die Zipfel der Kelchoberlippe länglich, etwa zu  $\frac{2}{3}$  frei, die der Unterlippe etwa bis zur Hälfte verwachsen, eirund-lanzettlich. Blüte mittelgroß, 10—15 mm lang, blaßlila, blaßlila oder weißlich, am Schlunde gelblich. Kronlappen flach ausgerandet oder ganzrandig. Kronröhre zylindrisch, mit halblinsenförmigem,  $\pm 1$  mm langem und  $\pm 1,5$  mm breitem, gelbem, mit kurzen, schlanken Haaren besetztem Gaumen. Röhrenhaare mit schwach kugeligen Köpfchen. Sporn kurz, zylindrisch, stumpf, 2,5—3 mm lang.  
3. *P. lilacina*
- 8 (3) Kronlappen durch Einschnitte tief geteilt oder ausgerandet. Kronröhre zylindrisch, am Schlunde trichterig erweitert. Gaumen aus der Kronröhre herausragend.
- 9 (16) Blüte violett bis weißlich, nicht schwefel- bis goldgelb.
- 10 (15) Blütenstiel gleichmäßig drüsig behaart. Der ausgebreitete Teil der Krone nicht durch abweichend gefärbte Aderung auffallend.
- 11 (14) Blätter hellgrün. Kronlappen tief ausgerandet, nicht durch  $\pm$  zugespitzte Segmente zwiegeteilt.
- 12 (13) Blätter länglich. Kelch drüsig, die Zipfel der Kelchoberlippe länglich, gerundet, 4 mm lang, die der Unterlippe eirund-dreieckig, stumpf,  $\pm 3$  mm lang. Blüte groß, 15—20 mm lang. Kronlappen länger als breit, verkehrt-eirund, einförmig violett bis weiß. Kronröhre nahezu zylindrisch, violett, mit dunkelvioletter Aderung und zapfenförmigem, 4—6 mm langem, schlankem, gelbem Gaumen. Seitliche Röhrenhaare weiß. Sporn kurz, zylindrisch, gelb bis oliv, 4—5 mm lang.  
4. *P. ionantha*
- 13 (12) Blätter  $\pm$  länglich, zur Basis zu spatelig. Kelch zerstreut drüsig, die Zipfel der Kelchoberlippe fast bis zum Grunde frei, breit eilänglich, 4—6 mm lang, die der Unterlippe etwa bis zur Hälfte verwachsen, breit eirund-dreieckig,  $\pm 3$  mm lang. Blüte groß, 17—24 mm lang. Kronlappen so breit wie lang oder breiter, die Krone etwa zu  $\frac{3}{4}$  blauviolett mit einem weißen Ring am Schlund. Kronröhre nahezu zylindrisch, gelb mit rotbrauner Aderung und zapfenförmigem, zugespitztem, ansehnlichem, 4—6 mm langem, 3—5 mm breitem, gelblichem Gaumen. Seitliche Röhrenhaare gelblich. Sporn zylindrisch, gelblich, kurz, 3—4 mm lang.  
5. *P. primuliflora*
- 14 (11) Blätter dunkelrot bis rötlich-grün. Kronlappen durch zugespitzte Segmente tief zwiegeteilt. Kelch zerstreut drüsig, die Zipfel der Oberlippe fast bis zum Grunde frei, länglich, 4—5 mm lang, die der Unterlippe etwa bis zu  $\frac{2}{3}$  ihrer Länge verwachsen, eirund-dreieckig,  $\pm 3$  mm lang. Blüte groß, 22—26 mm lang, blauviolett, seltener weißlich, im Schlunde dunkelviolett. Kronröhre zylindrisch-trichterig, dunkelviolett, mit länglich-zapfenförmigem, 6—8 mm langem, gelblich behaartem Gaumen. Gaumenleiste mit dickköpfigen, morgensternartigen Haaren. Sporn zylindrisch-sackförmig, sehr kurz, bräunlich, 2—3 mm lang.  
6. *P. planifolia*
- 15 (10) Blütenstiel dicht drüsig behaart, an der Basis durch lange Haare zottig. Der ausgebreitete Teil der Krone charakteristisch geadert. Kelch dicht drüsig, die Zipfel der Oberlippe fast bis zum Grunde frei, linealisch-länglich bis lanzettlich-länglich, 5—9 mm lang, die der Unterlippe etwa bis zur Hälfte verwachsen, lanzettlich oder dreieckig-länglich, 3—4 mm lang. Blüte sehr groß, 23—32 mm lang, blauviolett, blaßblau oder selten weißlich. Kronlappen verkehrt-herzförmig bis verkehrt-eirund, etwa  $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$  ihrer Länge durch Einschnitte zwiegeteilt. Kronröhre zylindrisch-glockig, braunviolett oder grünlich-gelb, durch violette Adern netzig-schachbrettartig gemustert, 9—12 mm lang, 7—10 mm breit, mit großem, halblinsenförmigem, grüngelbem, weißgelblich behaartem Gaumen. Auf der Gaumenleiste schmalköpfige Haare mit glattem Köpfchen. Sporn kurz, zylindrisch, in sich gekrümmt, 5—7 mm lang.  
7. *P. caerulea*
- 16 (9) Blüte schwefel- oder goldgelb. Kelch dicht drüsig, die Zipfel der Oberlippe fast bis zum Grunde frei, länglich, 5—8 mm lang, die der Unterlippe etwa bis zur Hälfte verwachsen, eirund-dreieckig,  $\pm 2$ —3,5 mm lang. Blüte sehr groß, 23—36 mm lang. Kronlappen breiter als lang, verkehrt-herzförmig bis verkehrt-eirund, bis etwa zu  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  ihrer Länge durch 1—3 Einschnitte gespalten. Kronröhre zylindrisch-trichterig, auf der Bauchseite purpurn geadert, 8—11 mm lang, 6—9 mm breit, mit großem, zapfenförmigem, gelblich behaartem Gaumen. Auf der Gaumenleiste dicke gelbe bis rötlich-gelbe, schwach morgensternartige Köpfchenhaare. Sporn zylindrisch, spitzlich, 5—8 mm lang.  
8. *P. lutea*
- 17 (2) Kronlappen ganzrandig. Kronröhre lang, zylindrisch bis zylindrisch-trichterig, gaumenlos. Sporn von der Kronröhre abgewinkelt.
- 18 (27) Blätter von einheitlicher Form.

- 19 (24) Nicht epiphytisch: Adventivwurzeln normal entwickelt, ohne Haftscheiben. Kronröhre an der Bauchseite häufig etwas gekniet. Sporn  $\pm$  zylindrisch, länger als breit. Samenoberfläche wabig.
- 20 (21) Blätter spatelig bis verkehrt-eirund-länglich, am Rande kaum eingerollt. Kelch dicht drüsig, die Zipfel der Oberlippe etwa bis zur Hälfte verwachsen, eirund-zugespitzt, etwa so breit wie lang, die der Unterlippe etwa bis  $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$  ihrer Länge frei, eilänglich, zugespitzt, Blüte groß, 18—22 mm lang, hellblau bis weißlich. Kronlappen verkehrt-eilänglich. Kronröhre zylindrisch, 8—10 mm lang, gerade. Röhrenhaare mit keulenförmigen Köpfchen. Sporn zylindrisch, stumpf, 3—4 mm lang.  
9. *P. agnata*
- 21 (20) Blätter verkehrt-eirund oder lang fadenförmig, nicht spatelig. Kelch sehr zerstreut drüsig. Zipfel der Kelchoberlippe fast ganz frei. Kronlappen breit verkehrt-eirund. Röhrenhaare mit kugeligem Köpfchen.
- 22 (23) Blätter verkehrt-eirund. Blüte 7—10 mm lang, blaßrötlich bis weißlich. Kronröhre breit zylindrisch, 3—4 mm breit, auf der Bauchseite etwas gekniet. Sporn konisch, 2—3 mm lang.  
10. *P. albidia*
- 23 (22) Blätter lang fadenförmig, 80—150 mm lang, 0,25—1 mm breit, an der Spitze oft farnartig eingerollt. Blüte 14—16 mm lang, purpurn, blau, blaßrötlich bis weißlich. Kronröhre zylindrisch, 6—7 mm lang, 3—4 mm breit. Sporn zylindrisch, 3—4 mm lang.  
11. *P. filifolia*
- 24 (19) Epiphytisch: Adventivwurzeln an der Spitze mit Haftscheiben versehen. Kronröhre am Schlunde deutlich trichterig erweitert, an der Bauchseite etwas gekniet. Sporn  $\pm$  sackförmig, etwa so lang wie breit. Samenoberfläche glatt.
- 25 (26) Blätter länglich-spatelig, 7—12 mm lang, 1—3 mm breit. Kelch zerstreut drüsig, die Zipfel der Oberlippe etwa bis zu  $\frac{2}{3}$  ihrer Länge verwachsen, breit oval, etwa so breit wie lang, die der Unterlippe fast gänzlich verwachsen. Blüte 8—15 mm lang, weißlich. Kronlappen oval, wenig länger als breit. Kronröhre 4—6 mm lang. Röhrenhaare mit länglichen und regelmäßigen Köpfchen.  
13. *P. lignicola*
- 26 (25) Blätter lanzettlich-lineal zur Spitze hin verschmälert, 25—30 mm lang, 3—4 mm breit. Kelch zerstreut drüsig, die Zipfel der Oberlippe etwa bis zur Hälfte verwachsen, rhombisch bis fast kreisrund, etwa doppelt so lang wie breit, die der Unterlippe fast gänzlich verwachsen. Blüte  $\pm$  9 mm lang, weiß. Kronlappen oval bis fast kreisrund. Kronröhre 3 mm breit. Röhrenhaare mit länglichen und morgensternartigen Köpfchen.  
14. *P. cladophila*
- 27 (18) Blätter von verschiedener Form: die Pflanzen entwickeln im Laufe der Vegetationsperiode zwei Rosetten, die sich in Form, Größe und Haltung ihrer Blätter unterscheiden. Kronröhre zylindrisch. Haare in der unteren Röhre ohne Köpfchen. Sporn länger als breit.
- 28 (31) Kelch vereinzelt bis mäßig dicht drüsig, Zipfel der Oberlippe schmal lanzettlich. Kronröhre schmal, gerade, 3—5 mm breit. Sporn fast in Richtung der Röhre oder bis schräg nach unten abstehend.
- 29 (30) Blätter der „Winterrosette“ zahlreich, lanzettlich, 10—25 mm lang, die der „Sommerrosette“ gering an Zahl, aufrecht, die inneren linealisch-lanzettlich, 60—90 mm lang. Röhrenhaare mit traubig-morgensternartigen Köpfchen.  
15. *P. heterophylla*
- 30 (29) Blätter der „Winterrosette“ zahlreich, länglich-lanzettlich, 15—22 mm lang, oder eilanzettlich, 10—15 mm lang, die der „Sommerrosette“ mit eilänglicher Spreite, 5—9 mm lang,  $\pm$  3 mm breit, lang (8—14 mm) aufrecht gestielt. Röhrenhaare mit  $\pm$  traubigem Köpfchen.  
17. *P. parvifolia*
- 31 (28) Blätter der Sommerrosette schmal lanzettlich mit lang ausgezogener Spitze, die der Winterrosette eirundlich, zusammengezogen zugespitzt, 10—15 mm lang,  $\pm$  5 mm breit. Kelch zerstreut bis mäßig dicht drüsig, seine Oberlippenzipfel etwa bis zur Hälfte ihrer Länge verwachsen, länglich, die der Unterlippe fast ganz frei. Blüte  $\pm$  13—18 mm lang, hell-lila. Kronlappen oval-verkehrteirund. Kronröhre zylindrisch, auf der Bauchseite stark gekniet, am Saum  $\pm$  5 mm breit. Röhrenhaare mit traubenartigen Köpfchen. Sporn zylindrisch, rechtwinklig bis schief nach unten abstehend,  $\pm$  3,5 mm lang.  
16. *P. acuminata*
- 32 (1) Krone „bilabiata“, deutlich in die kleinere Ober- und die meist wesentlich größere Unterlippe geschieden, die Kronlappen daher untereinander  $\pm$  verschieden geformt, ausgerandet oder ganzrandig. Kronröhre trichterig oder schief-kegelig, etwa so lang wie die Kronlappen oder erheblich kürzer.
- 33 (54) Gaumen relativ schwach entwickelt, ohne Gaumenleiste, oft deutlich zweiteilig. An der Färbung der Krone sind gelbe Farbtöne beteiligt. Kronlappen meist ausgerandet.
- 34 (37) Kelchzipfel spatelig. Kronlappen wenigstens teilweise ausgerandet. Kronröhre schmal trichterig. Gaumen schwach entwickelt, zweiteilig. Sporn ziemlich lang, in Richtung der Kronröhre, von ihr abgesetzt. Keine Winterknospen.
- 35 (36) Blätter am Vorderrande deutlich herzförmig ausgerandet. Lappen der Kronunterlippe, seltener die der Oberlippe, deutlich ausgerandet, selten ganzrandig, keilig, doppelt so lang wie breit. Blüte groß, 16—28 mm lang, blaßblau, blaßrötlich bis weißlich. Kronröhre etwa doppelt so lang wie breit, außen verkahlend. Sporn 6—10 mm lang, länger als die Hälfte der übrigen Krone.  
19. *P. hirtiflora*
- 36 (35) Blätter am Vorderrande undeutlich ausgerandet. Meist nur der Mittellappen der Kronunterlippe etwas ausgerandet, die übrigen  $\pm$  ganzrandig, breit-keilig, stumpf bis gerundet. Blüte mittelgroß, 15—19 mm lang, blaßblau bis blaßrötlich. Kronröhre etwa so lang wie breit, außen dicht drüsig. Sporn 4—6 mm lang, etwas länger als ein Drittel der übrigen Krone.  
20. *P. crystallina*
- 37 (34) Kelchzipfel nicht spatelig. Kronröhre schief-kegelig, weit. Sporn allmählich kegelig-sackförmig bis kegelig-zylindrisch aus ihr hervorgehend, nicht von ihr abgesetzt.
- 38 (39) Pflanzen mit offener Rosette überwinternd, keine Winterknospen.
- 39 (40) Pflanzen zierlich. Blätter eirund bis verkehrt-eirund. Blüte winzig, 5—6 mm lang, tief zweilippig, weiß, am Schlunde gelblich. Kronröhre extrem kurz,  $\pm$  1 mm lang, unmerklich in den 1,5—2,5 mm langen, kegelig-zylindrischen Sporn übergehend, Gaumen ganz schwach entwickelt. Die Unterlippe der Krone die Oberlippe weit überragend, der Mittellappen der Unterlippe betont, wie die Seitenlappen mehrfach ausgerandet.  
21. *P. crenatiloba*
- 40 (39) Blüten größer, weniger tief zweilippig. Kronröhre von normaler Länge, unmerklich in den kegelig-sackförmigen kurzen Sporn übergehend. Gaumen deutlich entwickelt.
- 41 (42) Blätter von verschiedener Form, die der „Winterrosette“ eirund bis verkehrt-eilänglich, Ränder an der Basis gewimpert, 6—12 mm lang, 5—9 mm breit, die der Sommerrosette aufrecht, linealisch-lanzettlich, lang zugespitzt, am Rande zurück-

- geschlagen, 105—150 mm lang, 5—10 mm breit. Blüte mittelgroß, 15—20 mm lang, violett bis blaßviolett. Kelch verkahlend, die Zipfel der Oberlippe fast frei, dreieckig-lanzettlich, 2—4 mm lang, die der Unterlippe etwa bis zur Hälfte verwachsen. Krone schwach zweilappig mit ganzrandigen eilänglichen bis verkehrt-eirunden, längeren als breiten (8—13 mm langen) Kronlappen. Kronröhre breit konisch, 6—9 mm lang, mit zylindrischen, zugespitzten Röhrenhaaren. Gaumen hufeisenförmig, einheitlich, mit Köpfchenhaaren. Sporn kurz, dick, 2—3 mm lang, 1—2 mm breit. 22. *P. elongata*
- 42 (41) Blätter von einheitlicher Form. Kronlappen ausgerandet. Gaumen meist deutlich zweiteilig.
- 43 (48) Gaumen im oberen Teil der Kronröhre unterhalb des Mittellappens der Kronunterlippe inseriert. Röhrenhaare in drei Streifen angeordnet, seitliche Haarzonen nicht viel schwächer als die mittlere.
- 44 (47) Lappen der Kronoberlippe länger als breit.
- 45 (46) Blätter eilänglich. Kelch mäßig dicht drüsig. Zipfel der Oberlippe bis zur Hälfte frei, eirund bis fast dreieckig, die der Unterlippe etwa bis zu  $\frac{2}{3}$  ihrer Länge verwachsen, eirund, Blüte klein, 10—15 mm lang, violett bis blaßviolett. Kronlappen tief ausgerandet, die der Oberlippe verkehrt-eilänglich, länger als breit, 2—3 mm lang, 1—1,5 mm breit, die der Unterlippe  $\frac{3}{4}$ —4,5 mm lang, 1,5—2 mm breit. Kronröhre konisch-schief, mit zylindrischen bis keulenförmigen Röhrenhaaren. Gaumen schwach zweiteilig bis einheitlich-hufeisenförmig, mit kurzen, keuligen bis zylindrischen Haaren besetzt. Sporn kegelig, stumpf, 2—3 mm lang. 23. *P. calyptrata*
- 46 (45) Blätter eirund bis verkehrt-eirund, am Rande schwach eingerollt. Kelch zerstreut drüsig, die Zipfel der Oberlippe etwa bis zur Hälfte frei, dreieckig-lanzettlich, die der Unterlippe gleich geformt. Blüte klein, 9—13 mm lang, blauviolett bis weiß mit violetten Adern, mit nahezu keuligen bis verkehrt-eirunden ausgerandeten Kronlappen, die der Unterlippe nur wenig größer als die der Oberlippe. Kronröhre trichterig, gelb, etwas länger als die Kronlappen, mit zylindrischen Röhrenhaaren. Gaumen zweiblasig, mit kurzen, keuligen Haaren. Sporn 25. *P. chilensis*
- 47 (44) Lappen der Kronoberlippe breiter als lang, fast rechteckig, schwach ausgerandet oder ganzrandig, 0,5—1,5 mm lang, 0,75—2,5 mm breit. Blätter verkehrt-eilänglich, am Rande stark eingerollt. Kelch fast verkahlend, Zipfel der Oberlippe etwa  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{4}$  ihrer Länge frei, länglich, die der Unterlippe fast gänzlich verwachsen. Blüte klein, 10—12 mm lang, violett bis weiß mit dunkleren Adern. Kronunterlippe viel größer als die Oberlippe, mit ausgerandeten Lappen und großem Mittellappen ( $\pm$  1—5 mm lang; die Seitenlappen  $\pm$  1—3,5 mm lang). Kronröhre konisch-schief, purpurn geädert, mit zylindrischen Röhrenhaaren. Gaumen zweiblasig, mit zylindrischen Röhrenhaaren. Sporn kegelig, 3—4 mm lang, deutlich eingebogen. 24. *P. involuta*
- 48 (43) Gaumen auf dem Basisteil des Mittellappens der Kronunterlippe inseriert. Blätter eilänglich, am Rande stark eingerollt. Kelch zerstreut drüsig, die Zipfel der Oberlippe bis zur Hälfte frei, länglich bis dreieckig, die der Unterlippe bis etwa  $\frac{2}{3}$  ihrer Länge verwachsen. Lappen der Kronoberlippe rechteckig, etwas ausgerandet und nur wenig länger als breit, die der Unterlippe viel länger, rechteckig, tief ausgerandet, 4 mm lang, 3 mm breit. Kronröhre breit kegelig, dunkel purpurn geädert, mit zylindrischen, zugespitzten Röhrenhaaren. Gaumen zweiblasig mit kurzen kegelligen Haaren. Sporn kegelig-sackförmig, 1—1,5 mm lang. 26. *P. antarctica*
- 49 (38) Pflanzen mit Winterknospen überwinternd. Die Lappen der Kronunterlippe viel größer als die der Oberlippe, mit besonders betontem Mittellappen. Gaumen auf dem Mittellappen der Kronunterlippe inseriert. Röhre unterhalb des Mittellappens mit einem „Bart“ rückwärts gerichteter, zylindrisch-pfriemlicher Haare, seitliche Haarzonen viel schwächer. Kapseln länglich-eiförmig.
- 50 (51) Blütenstiel verkahlend. Gaumen auf dem Basisteil des Mittellappens der Kronunterlippe inseriert. Adventivwurzeln kräftig-strangförmig, gelbbraun. Blätter länglich, nicht gewimpert. Blüte mittelgroß, 10—18 mm lang, weiß, am Schlunde gelb gefleckt. Kelch verkahlend, die Oberlippe dreizählig, mit spitzen oder runden Zähnen, die Unterlippe etwa bis  $\frac{1}{3}$  ihrer Länge zweizipfelig. Lappen der Kronoberlippe breit gerundet, die der Unterlippe ungleich, der große Mittellappen ausgerandet bis ganzrandig. Kronröhre breit kegelig. Sporn dick kegelig, kurz, 2—3 mm lang, grünlich bis goldgelb. 27. *P. alpina*
- 51 (50) Blütenstiel dicht drüsig. Gaumen in der Mitte des Mittellappens der Kronunterlippe inseriert. Adventivwurzeln faserig, weißlich. Kelchoberlippe tief dreiteilig, Zipfel der Kelchunterlippe etwa bis zur Hälfte ihrer Länge frei.
- 52 (53) Blütenstiel einblütig, nicht ästig. Blätter  $\pm$  spatelig, am aufrechten Stielteil lang gewimpert. Blüte samt Sporn 10—12 mm lang. Der Mittellappen der Kronunterlippe gerundet bis flach gestutzt, mit blasigem Gaumen, gelb gefleckt, die Seitenlappen breit eirund. Kronröhre blauviolett geädert. Sporn kegelig, 2—4 mm lang. 28. *P. variegata*
- 53 (52) Blütenstiel meist zweiblütig, häufig „ästig“. Blätter elliptisch-spatelig, der Stielteil gewimpert. Blüte samt Sporn 9—10 mm lang. Der Mittellappen der Kronunterlippe tief zweilappig, mit blasigem Gaumen, gelb gefleckt, die Seitenlappen schmal zungenförmig. Sporn walzlich, stumpf, 3—4 mm lang. 29. *P. ramosa*
- 54 (33) Gaumen nicht entwickelt. An der Färbung der Krone sind nur ganz selten gelbe Farbtöne beteiligt. Die Kronlappen sind ganzrandig.
- 55 (72) Pflanzen mit offener Blattrosette überwinternd, keine Winterknospen.
- 56 (59) Blätter von einheitlicher Form. Kronröhre normal entwickelt, trichterig. Sporn kurz, nicht länger als 7 mm.
- 57 (58) Blätter an der Basis stielartig verschmälert, verkehrt-eirund bis kreisförmig, am Rande kaum eingeschlagen, 10—15 mm lang. Blüte mittelgroß, 15—18 mm lang, dunkelblau. Kelch fast kahl, Zipfel der Oberlippe breit oval bis fast kreisrund, die Unterlippe nur flach ( $\pm$  0,5 mm) ausgerandet. Lappen der Kronunterlippe viel länger als die der Oberlippe, länglich bis verkehrt-eilänglich, 7 mm lang, 5 mm breit. Kronröhre zylindrisch-trichterig, 4—5 mm lang. Röhrenhaare in drei Streifen angeordnet. Sporn zylindrisch, 4—6 mm lang, schräg von der Röhre abstehend. Samenoberfläche netzig. 12. *P. benedicta*
- 58 (57) Blätter an der Basis keilartig verschmälert, verkehrt-eirund, gerundet, am Rande kaum eingeschlagen, 35—50 mm lang. Blüte groß, 25—30 mm lang, dunkelblau. Kelch zerstreut drüsig. Zipfel der Oberlippe etwa bis zur Basis frei, länglich, die der Unterlippe etwa bis zur Basis frei, länglich, divergierend. Lappen der Kronunterlippe nur wenig länger als die der Oberlippe, länglich-verkehrt-eirund. Kronröhre breit trichterig, viel breiter als lang, 7—11 mm lang, 11—13 mm breit, weißlich, purpurn geädert, Röhrenhaare nicht in drei Streifen angeordnet. Sporn zylindrisch, kurz, 5—7 mm lang, in Richtung der Röhre. Samenoberfläche warzig. 30. *P. jackii*

- 59 (56) Blätter von verschiedener Form. Kronröhre sehr kurz, breit trichterig, viel kürzer als die Kronlappen. Sporn sehr lang, dünn, viel länger als die Kronröhre.
- 60 (65) Blätter der „Winterrosette“ lanzettlich oder breit eirund, in eine  $\pm$  lange Spitze auslaufend.
- 61 (62) Blätter der „Sommerrosette“ aufrecht, dem Grunde nicht anliegend, linealisch-lanzettlich, mit stark zurückgerollten Rändern, die einander berühren, aus breit eirunder, gewimpelter Basis hervorgehend, 30—50 mm lang, 2—5 mm breit. Blätter der „Winterrosette“ breit eirund zugespitzt oder lanzettlich, 10—15 mm lang, 3—8 mm breit, in eine 3—4 mm lange Spitze auslaufend. Blüte 20—30 mm lang, violett. Kelch drüsig, die Zipfel lang dreieckig-lanzettlich, fast bis zum Grunde frei. Lappen der Kronunterlippe etwa doppelt so lang wie die der Oberlippe, verkehrt-eilänglich. Kronröhre zylindrisch-trichterig, kurz, viel kürzer als die Lappen der Kronunterlippe, Röhrenhaare in drei Streifen angeordnet, mit zum Teil unregelmäßigen Köpfchen. Sporn pfriemlich, eingebogen, 2—11 mm lang, länger als die Hälfte der übrigen Krone.
18. *P. imitatrix*
- 62 (61) Blätter der „Sommerrosette“ nicht aufrecht, dem Grunde  $\pm$  dicht anliegend, länglich bis eirund, spatelig oder fast kreisrund. Die Kronröhre sehr kurz, trichterig.
- 63 (64) Blätter der „Sommerrosette“ deutlich gestielt, der 12—23 mm lange Stiel lang gewimpert, die Lamina spatelig gerundet bis länglich, 30—40 mm lang, 10—20 mm breit. Blätter der „Winterrosette“ lanzettlich, zugespitzt, 8—12 mm lang,  $\pm$  2 mm breit. Blüte 30—38 mm lang, purpurviolett. Kelch dicht drüsig, mit lanzettlichen Zipfeln. Kronlappen länglich bis verkehrt-eirund, merklich zum Vorderrand zu sich verjüngend, 9—13 mm lang, 5—8 mm breit. Kronröhre breit trichterig, sehr kurz, 3—4 mm lang. Sporn 18—23 mm lang.
36. *P. oblongiloba*
- 64 (63) Blätter der „Sommerrosette“ lang gestielt, der 30—60 mm lange Stiel nicht gewimpert, die Lamina eirund bis fast kreisrund oder elliptisch, 35—90 mm lang, 25—70 mm breit. Blätter der „Winterrosette“ zahlreich, breit eirund,  $\pm$  lang zugespitzt oder eirund-lanzettlich, 8—16 mm lang, 3—5 mm breit. Blüte 35—55 mm lang, purpurviolett. Kelch zerstreut drüsig, die Zipfel linealisch-länglich, die der Unterlippe etwa zu  $\frac{2}{3}$  frei. Kronlappen länglich-verkehrt-eirund, zum Vorderrand zu sich allmählich verbreiternd, 18—24 mm lang, 9—12 mm breit. Kronröhre sehr kurz, trichterig. Sporn zylindrisch, schmal, 23—28 mm lang.
35. *P. macrophylla*
- 65 (60) Blätter der „Winterrosette“ länglich-spatelig bis löffelförmig, nicht in eine lange Spitze auslaufend.
- 66 (67) Blätter der „Sommerrosette“ sich stark in eine im Jugendstadium farnartig eingerollte Spitze verjüngend, lang linealisch-lanzettlich, aufrecht, dem Untergrund nicht anliegend, die Ränder stark zurückgerollt und gewimpert, 35—100 mm lang, 5—8 mm breit. Blätter der „Winterrosette“ zahlreich, sitzend, länglich-keilig oder spatelig, 7—10 mm lang, 2—3,5 mm breit, am Rande gewimpert. Blüte 34—42 mm lang, purpurviolett. Kelch dicht drüsig, die Zipfel der Oberlippe tief geteilt, dreieckig-eirund, die der Unterlippe etwa  $\frac{1}{3}$  ihrer Länge frei, länglich. Kronlappen linealisch-länglich, länger als breit, 6—10 mm lang, 3—5 mm breit. Kronröhre sehr kurz, 3—4 mm lang. Sporn zylindrisch, 20—26 mm lang.
31. *P. gypsicola*
- 67 (66) Blätter der „Sommerrosette“ nicht in eine Spitze verschmälert, eirund, elliptisch, länglich oder spatelig, die Ränder nicht oder nur ganz schwach zurückgerollt.
- 68 (71) Kronlappen fast kreisrund bis breit verkehrt-eirund, gerundet, etwa so lang wie breit, einander deckend oder wenigstens berührend.
- 69 (70) Blätter der „Winterrosette“ spatelig bis verkehrt-eirund, lang gestielt, der Stiel gewimpert, 5—10 mm lang, 0,75—2,5 mm breit. Blätter der „Sommerrosette“ verkehrt-eirund-spatelig, zur Basis zu gewimpert, 20—30 mm lang, 5—10 mm breit. Blüte 25—35 mm lang, tief violett. Kelch drüsig, Zipfel der Oberlippe fast ganz frei, länglich-lanzettlich, die der Unterlippe etwa  $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$  ihrer Länge frei, länglich-lanzettlich. Lappen der Kronunterlippe viel größer als die der Oberlippe, fast kreisrund, einander deckend. Kronröhre trichterig, sehr kurz. Sporn pfriemlich, 15—22 mm lang.
32. *P. cyclosecta*
- 70 (69) Blätter der „Winterrosette“ spatelig, nicht gewimpert, 10—20 mm lang, Blätter der „Sommerrosette“ sehr groß, verkehrt-eilänglich, gestielt, Ränder schwach zurückgerollt, 60—120 mm lang, 30—65 mm breit. Blüte 35—50 mm lang, violett. Kelch dicht drüsig, Zipfel der Oberlippe fast ganz frei, linealisch-länglich, die der Unterlippe bis zur Hälfte verwachsen, länglich. Lappen der Kronunterlippe wenig länger als die der Oberlippe, etwa so lang wie breit, 10—20 mm messend. Kronröhre trichterig, sehr kurz. Sporn pfriemlich, 25—35 mm lang.
33. *P. colimensis*
- 71 (68) Kronlappen verkehrt-eirund-keilig bis schmal-keilig, länger als breit, am Vorderrand leicht gestutzt bis gerundet, einander in der Regel nicht deckend. Blätter der „Winterrosette“ spatelig bis löffelförmig, nicht gewimpert, 10—30 mm lang, 3—10 mm breit. Blätter der „Sommerrosette“ nicht gewimpert gestielt, eirund bis fast kreisrund oder verkehrt-eirund bis länglich, am Rande schwach eingerollt, 60—115 mm lang, 30—60 mm breit. Blüte 35—50 mm lang, purpurviolett bis blaßrötlich. Kelch ziemlich dicht drüsig, die Oberlippe tief geteilt mit länglich-lanzettlichen Zipfeln, die Unterlippe bis zur Hälfte zweizipfelig, Zipfel länglich-lanzettlich. Kronröhre trichterig, sehr kurz, 3—6 mm lang. Sporn pfriemlich, 25—35 mm lang.
34. *P. moranensis*
- 72 (55) Pflanzen mit Winterknospen überwinternd.
- 73 (94) Blütenstiel  $\pm$  drüsig, nicht zottig behaart. Pflanzen kräftig, Blüte groß, meist länger als 14 mm — nur *P. nevadensis* mit kleineren Blüten. Blütenfarben ohne Beteiligung gelber Farbtöne.
- 74 (83) Blüte sehr groß, samt Sporn 25—40 mm lang, Sporn länger als die Hälfte der übrigen Krone, 9—14 mm lang. Blätter entweder sehr lang und schmal oder breit-eilänglich, relativ groß.
- 75 (81) Felspflanzen mit verlängerten, gestielten, schmalen, am Rande welligen Blättern. Kronlappen länger als breit.
- 76 (77) Frühjahrsrosette aus kleinen, sitzenden, elliptisch-eirundlichen und Herbstrosette aus gestielten, bandförmigen, 100—200 mm langen und 8—14 mm breiten,  $\pm$  aufrechten, den Schaft überragenden, vorn zugespitzten Blättern. Blüte sehr groß, samt Sporn 30—40 mm lang, violett, weiß gefleckt. Lappen der Kelchoberlippe eilänglich oder eirundlich, die der Unterlippe ebenso gebaut, bis zur Hälfte ihrer Länge verwachsen. Die Lappen der Kronunterlippe länger als breit. Kronröhre sehr kurz. Sporn schwach sichelförmig gekrümmt, schlank, 10—14 mm lang, dem Rest der Krone etwa an Länge gleichkommend.
37. *P. vallisneriifolia*
- 77 (76) Blätter der Frühjahrs- und Herbstrosette von annähernd gleichem Bau, lang und schmal, vorn stumpf,  $\pm$  aufrecht; die Lappen der Kronunterlippe länger als breit. Obere Kelchblätter schlank, dreimal länger als breit.

- 78 Krone 30—40 mm lang. Zipfel der Kelchoberlippe elliptisch-zungenförmig, etwa 5 mm lang, die der Unterlippe bis zur Hälfte ihrer Länge verwachsen, nur schwach divergierend. Lappen der Kronunterlippe keilförmig, vorn flach abgeschnitten, sich deckend. Sporn pfriemlich, 10—16 mm lang, der übrigen Krone an Länge fast gleichkommend. 38a. *P. longifolia*
- 79 Krone 25—35 mm lang. Zipfel der Kelchoberlippe linealisch-zugespitzt oder stumpf, oft unregelmäßig, die der Unterlippe fast bis zum Grund getrennt, stark spreizend. Lappen der Kronunterlippe keilförmig, vorn abgerundet, sich deckend. Sporn pfriemlich, 8—11 mm lang, die Hälfte der übrigen Krone an Länge überragend. Pflanze der Seealpen, Apuanen und Abruzzen. 38b. *P. l. ssp. reichenbachiana*
- 80 Krone 22—35 mm lang. Zipfel der Kelchoberlippe eilanzettlich oder linealisch-stumpf, die der Unterlippe etwa bis zur Hälfte verwachsen, selten spreizend. Lappen der Kronunterlippe sich mehr oder weniger deckend. Sporn pfriemlich, etwas dicker als bei 38 b. Pflanze des französischen Zentralmassivs, der Causses und Cevennen. 38c. *P. l. ssp. caussensis*
- 81 (75) Pflanzen auf anmoorigen Böden, mit großen, breit-eilänglichen Blättern. Blüte groß, tiefblau oder violett, selten rosa, 25—35 mm lang (samt Sporn). Obere Kelchblätter zwei- bis dreimal so lang wie breit, an der Basis breiter als am Vorderende, die Zipfel der Kelchunterlippe bis zu  $\frac{2}{3}$  ihrer Länge verwachsen. Kronlappen etwa so lang wie breit, vorn flach abgestutzt. Kronunterlippe die Kronoberlippe wenig überragend, ihre Lappen sich breit deckend. Kronröhre länger als breit. Sporn zylindrisch-stumpf, 10—12 mm lang, die Hälfte der übrigen Krone überragend. 42a. *P. grandiflora*
- 82 Krone rosa oder blaßlila, selten fast weißlich. Sporn zugespitzt, etwas kürzer als beim Typus. Zipfel der Kelchoberlippe oval, stumpf, nur wenig länger als breit. 42b. *P. g. ssp. rosea*
- 83 (74) Blüte von mittlerer Größe, samt Sporn 12—28 mm lang. Sporn kürzer als die Hälfte der übrigen Krone, 4—8 mm lang. Obere Kelchblätter wenig länger als breit, meist breit-dreieckig-zugespitzt oder abgerundet, seltener schmallinealisch und dann 3× länger als breit.
- 84 (89) Lappen der Kronunterlippe etwa so lang wie breit oder nur wenig länger, abgerundet, an der Basis stark verschmälert, sich in der Regel deutlich deckend oder sich berührend.
- 85 (88) Blätter der Frühjahrs- und Herbstrosette von gleicher Form, deutlich länger als breit. Blüte ansehnlich, 16—25 mm lang. Zipfel der Kelchunterlippe länglich-lanzettlich, höchstens bis zur Hälfte ihrer Länge verwachsen.
- 86 (87) Zipfel der Kelchoberlippe dreieckig-zugespitzt oder länglich-stumpf, durch breite Einschnitte voneinander getrennt, der mittlere Zipfel oft viel breiter und größer als die seitlichen, meist unregelmäßig gezähnt oder ausgerandet, Zipfel der Kelchunterlippe lanzettlich, meist schmal, in der Regel bis zur Basis getrennt und außerordentlich stark spreizend, die unteren Petalen kreisförmig abgerundet, sich weit überlappend, an der Basis weiß gefleckt. Schlund dicht weißlich behaart. Sporn kurz, walzlich-stumpf, 4—6 mm lang. Blätter elliptisch-länglich. Blüten blau, 16—25 mm lang. 41. *P. leptoceras*
- 87 (86) Zipfel der Kelchoberlippe lanzettlich, sehr schmal, 3× länger als breit, untereinander gleich, Zipfel der Kelchunterlippe von gleichem Bau, etwa bis zur Hälfte ihrer Länge verwachsen, nicht spreizend, untere Petalen verkehrt-eiförmig, abgerundet, sich etwas überlappend, an der Basis weiß gefleckt. Schlund weißlich behaart. Sporn pfriemlich, 4—6 mm lang. Blätter eiförmig oder verkehrt-eiförmig. Blüte ansehnlich, 16—25 mm lang, blau oder weißlich, selten violett. Endemit der Berge Korsikas. 40. *P. corsica*
- 88 (85) Blätter der Frühjahrsrosette breit-eiförmig, etwa so lang wie breit, die der Herbstrosette elliptisch-länglich, deutlich länger als breit. Blüte mittelgroß, 14—19 mm lang. Zipfel der Kelchunterlippe kurz, breit-eiförmig, bis zu  $\frac{2}{3}$  ihrer Länge verwachsen, Zipfel der Kelchoberlippe breit-eiförmig oder breit-lanzettlich, oft auch vorn abgerundet. Krone blau-violett, weiß gefleckt. Lappen der Kronoberlippe sich deckend, die der Unterlippe verkehrt-eiförmig, der Mittellappen größer, die Seitenlappen häufig überdeckend. Sporn kurz, stumpf, 3—5 mm lang, etwa  $\frac{1}{3}$  der Länge der übrigen Krone erreichend. 43. *P. balcanica*
- 89 (84) Lappen der Kronunterlippe deutlich länger als breit, verkehrt-eilänglich, an der Basis verschmälert und sich deckend oder linealisch, von der Basis bis zur Spitze gleich breit, am Vorderrande flach abgeschnitten oder abgestutzt.
- 90 (91) Blätter klein, fast kreisrund, in einen kurzen Stiel verschmälert. Pflanze von niedrigem Wuchs. Blüte klein, samt Sporn 12—14 mm lang. Zipfel der Kelchoberlippe länger als breit, linealisch-stumpf, die der Unterlippe von ähnlichem Bau, etwa bis zu  $\frac{2}{3}$  ihrer Länge verwachsen, seltener tiefer geteilt und dann schwach spreizend. Kronunterlippe nur wenig länger als die Kronoberlippe, die Lappen verkehrteilänglich, abgerundet, sich deckend. Sporn kurz, 3—4 mm lang. 39. *P. nevadensis*
- 91 (90) Blätter groß, eilänglich oder elliptisch-länglich, sitzend. Pflanzen im allgemeinen von kräftigem Wuchs. Blüte größer, 15—28 mm lang. Kronunterlippe die Kronoberlippe weit überragend.
- 92 (93) Lappen der Kronunterlippe verkehrteiförmig, sich meist deckend oder wenigstens berührend. Kelchzipfel tief geteilt, länglich-dreieckig oder linealisch stumpf, die der Unterlippe höchstens bis zur Hälfte ihrer Länge verwachsen und häufig spreizend. Krone ansehnlich, samt Sporn 20—28 mm lang. Sporn walzlich-stumpf, 6—9 mm lang, länger als  $\frac{1}{3}$  der übrigen Krone. Blüte blau-violett. 45. *P. macroceras*
- 93 (92) Lappen der Kronunterlippe linealisch, von der Basis bis zum Vorderrande gleich breit, flach abgeschnitten oder abgestutzt, divergierend, sich nicht deckend oder berührend. Kelchzipfel wenig länger als breit, die der Oberlippe dreieckig-zugespitzt oder stumpf, seltener am Vorderrande abgerundet, die der Unterlippe bis zu  $\frac{2}{3}$  ihrer Länge verwachsen, seltener tiefer geteilt. Blüten mittelgroß, samt Sporn 15—22 mm lang. Sporn schlank, spitz, 3—6 mm lang, etwa  $\frac{1}{3}$  der Länge der übrigen Krone erreichend. Blüte blau-violett. 44. *P. vulgaris*
- 94 (73) Blütenstiel drüsig, zottig behaart. Pflanzen zierlich, niedrigwüchsig, meist nur einen Blütenstiel entwickelnd. Blätter klein, elliptisch, am Rande sehr stark eingerollt. Blüte sehr klein, samt Sporn 6—9 mm lang, blaß-violett, am Schlunde gelb gefleckt. Kelch fast fünfteilig, die Zipfel tief geteilt, lanzettlich, divergierend. Kronunterlippenlappen breit keilig, sich etwas deckend, der Mittellappen nur wenig größer als die Seitenlappen. Kronröhre dunkelviolett gestreift. Sporn stumpf kegelig, etwa so lang wie die Hälfte der übrigen Krone, violett. 46. *P. villosa*

STOKES, J. . . . .	71	VILLANI, A. . . . .	10
STOLT, H. . . . .	27, 28	VILLARS, M. . . . .	12
STÜBLER, E. . . . .	5	WAGNER, H. . . . .	17
SZAFER, W., KULCZYNSKI, ST., & PAWŁOWSKI, B. . . . .	174	WAHLENBERG, G. . . . .	122, 17
TATEWAKI, M. . . . .	177	WALLROTH, K. F. W. . . . .	17
TATEWAKI, M., & KOBAYASHI, Y. . . . .	177	WALTER, H. . . . .	44, 16
TENGWALL, T. A. . . . .	175	WALTER, TH. . . . .	85, 87, 88, 9
TENORE, M. . . . .	7, 104, 105, 154	WARMING, J. E. B. . . . .	176, 18
TERMIER, H. & G. . . . .	56	WATSON, W. . . . .	140, 14
TERMIER, P. . . . .	56	WEBB, D. A. . . . .	74, 75, 16
THOMASSON, K. . . . .	118, 119	WEBB, PH. B. . . . .	150, 15
THOMÉ, O. W. . . . .	160	WEBER, A. . . . .	50, 51, 5
THORÉ, J. . . . .	71	WEBER, G. H. . . . .	17
TISCHLER, G. . . . .	36	WEBER, F., & THALER, I. . . . .	3
TISCHUTKIN, N. . . . .	38	WEBERBAUER, A. . . . .	2
TRAPP, A. . . . .	22	WEBERLING, F. . . . .	27, 11
TRAUTVETTER, E. R., & MEYER, C. A. . . . .	128	WEBERLING, F., & LAGOS, J. A. . . . .	11
TROLL, C. . . . .	12, 49, 50, 51, 55	WEDGWOOD, M. L. . . . .	17
TROLL, W. . . . .	22	WETTSTEIN, F. . . . .	18
TURCZANINOV, N. . . . .	122, 127, 128	WIESNER, J. . . . .	5
TURESSON, G. . . . .	126	WILLDENOW, C. L. . . . .	12
TURMEL, J. M. . . . .	168	WILLKOMM, M. . . . .	17
TURRILL, W. B. . . . .	169, 170	WILLKOMM, M., & LANGE, J. . . . .	15
TÜXEN, R., & OBERDORFER, E. . . . .	39, 167	WITTMACK, L. . . . .	140, 14
UMRATH, K. . . . .	14, 37	WOŁOSZCZAK, E. . . . .	17
UPHOF, J. T. CH., HUMMEL, K., & STAESCHE, K. . . . .	15	WOOD, C. E., & GODFREY, R. H. . . . .	9, 18, 40, 77, 81, 82, 83, 85 88, 90
URUMOFF, K. . . . .	169	WOYTKOWSKI . . . . .	11
VAHL, M. . . . .	7, 119	WRIGHT, J. . . . .	8, 93, 9
VANDAS, C. . . . .	168	WYDLER, H. . . . .	13, 2
VASILEV, V. H. . . . .	177	WYLIE, R. B., & YOKOM, A. E. . . . .	27
VAUGHAN, TH. W. . . . .	53	YATABE, R. . . . .	12
VELENOVSKÝ, J. . . . .	168, 169	ZEDERBAUER, E. . . . .	14
VEST, L. CHR. DE . . . . .	183	ZODDA, G. . . . .	10
VESTER, H. . . . .	41	ZURZYCKI, J. . . . .	8, 31, 33, 174
VESTERLUND, O. . . . .	174		

### Index nominum et synonymorum *Pinguiculae*

Die mit einem Stern (\*) versehenen Nomina betreffen angenommene Arten, die fettgedruckten Nomina angenommene Kategorien zwischen Gattung und Art, die fettgedruckten Zahlen die Seiten, auf denen Diagnosen bzw. Beschreibungen der angenommenen Sippen zu finden sind.

<b>Pinguicula</b> L. (genus; Diagnose) . . . . .	69	<b>Albidae</b> CASPER (series) . . . . .	63, 93
* <i>acuminata</i> BENTH. . . . .	14, 42, 43, 46, 60, 101, 185	<i>albiflora</i> b. <i>villosa</i> CARIOT & ST.-LAGER . . . . .	122
<i>acutifolia</i> MICHX. . . . .	180	<i>alpestris</i> PERSOON . . . . .	122
<b>Agnata</b> CASPER (sectio) . . . . .	14, 25, 42, 52, 53, 61, 62, 63, 67, 91	* <i>alpina</i> L. . . . .	5, 7, 10, 11, 13, 14, 15, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 27, 30, 31, 32, 33, 34, 36, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 56, 59, 60, 61, 109, 110, 111, 112, 114, 116, 119, 120, 121—127, 128, 162, 174, 182, 186
<b>Agnata</b> CASPER (subsectio) . . . . .	63, 92	subsp. <i>alpina</i> . . . . .	122
* <i>agnata</i> CASPER . . . . .	17, 24, 25, 42, 43, 46, 52, 53, 59, 60, 61, 79, 91, 92—93, 97, 185	var. <i>bimaculata</i> BEAUVERD . . . . .	122
<b>Agnatae</b> CASPER (series) . . . . .	63, 92	var. <i>lendneri</i> BEAUVERD . . . . .	122
<b>Agnatiformis</b> CASPER (subsectio) . . . . .	63, 75	var. <i>typica</i> PERRIER de la BATHIE . . . . .	122
<i>alba</i> KUHL in HOPPE . . . . .	122	var. <i>villosa</i> BEAUVERD . . . . .	122
<i>albatica</i> GRISEB. . . . .	105	var. <i>bimaculata</i> WAHLENBERG . . . . .	122
* <i>albida</i> WRIGHT ex GRISEB. . . . .	14, 17, 42, 43, 46, 52, 53, 60, 92, 93—94, 95, 185		

var. <i>flavescens</i> STEUDEL & HOCHSTETTER . . . . .	122
subsp. <i>gavei</i> BEAUVERD . . . . .	122
var. <i>gavei</i> BEAUVERD . . . . .	122
var. <i>lemaniana</i> BEAUVERD . . . . .	122
var. <i>typica</i> ROUY . . . . .	122
<i>alpina</i> BALDACCI . . . . .	169
<i>alpina</i> THORÉ . . . . .	71
<i>alpina</i> WEBER . . . . .	171
<b>Alpinae</b> CASPER (series) . . . . .	64, 121
<b>Alpiniformis</b> CASPER (subsectio) . . . . .	64, 114
<b>Ampullipalatum</b> CASPER (sectio) 11, 14, 20, 41, 48, 51, 55, 62, 64, 67, 113	
<b>Andinae</b> CASPER (series) . . . . .	64, 114
* <i>antarctica</i> VAHL 14, 21, 39, 41, 43, 45, 48, 49, 50, 60, 109, 115, 116, 118, 119—121, 186	
<i>antarctica</i> DONAT . . . . .	118
<b>Antarcticae</b> CASPER (series) . . . . .	64, 119
<i>arctica</i> EASTWOOD . . . . .	171
<i>arveti</i> GENTY . . . . .	161, 162
<i>australis</i> NUTT. . . . .	76
<i>bakeriana</i> SANDER . . . . .	10, 131, 140, 142, 143, 144, 146
* <i>balcanica</i> CASPER 5, 11, 14, 15, 19, 32, 33, 34, 35, 36, 39, 43, 45, 56, 60, 61, 159, 163, 168—170, 175, 188	
var. <i>tenuilaciniata</i> CASPER . . . . .	170
<b>Balcanicae</b> CASPER (series) . . . . .	65, 168
* <i>benedicta</i> BARNH. 8, 17, 39, 42, 43, 46, 52, 59, 60, 61, 80, 91, 96—97, 103, 186	
<i>bicolor</i> WOŁOSZCZAK . . . . .	174
f. <i>gorcensis</i> KORNAS . . . . .	174
<i>bohemica</i> KRAJINA . . . . .	171, 174
<i>brachyloba</i> LEDEB. . . . .	122
<i>Brandonia</i> DC. . . . .	8, 9, 26, 60, 69, 90
<i>Brandonia</i> RCHB. . . . .	69, 90
* <i>caerulea</i> WALT. 14, 15, 17, 25, 32, 33, 34, 43, 45, 54, 60, 70, 85—88, 90, 184	
<i>calcare lato conico flore albo</i> HALLER . . . . .	7
* <i>calyptrata</i> H. B. K. 13, 15, 20, 21, 24, 25, 41, 43, 44, 45, 48, 49, 50, 59, 60, 61, 109, 110, 112, 113, 114—116, 117, 121, 186	
<i>campanulata</i> LAM. . . . .	89, 90
<b>Cardiophyllum</b> CASPER (sectio) 25, 42, 44, 62, 64, 67, 74, 104	
<i>caudata</i> SCHLECHT. 9, 10, 31, 131, 134, 135, 139, 140, 141, 142, 143, 144, 147	
„ <i>caudata</i> “ x <i>gysicola</i> . . . . .	183
<b>Caudatae</b> CASPER (series) . . . . .	65, 139
<b>Caudatopsis</b> CASPER (subsectio) . . . . .	65, 144
* <i>chilensis</i> CLOS in GAY 15, 39, 41, 43, 45, 48, 49, 50, 60, 109, 116, 117—119, 120, 121, 186	
* <i>cladophila</i> ERNST 13, 14, 38, 40, 42, 43, 46, 52, 60, 98—99, 185	
<i>clivorum</i> STANDLEY & STEYERM. . . . .	80, 131, 183
* <i>colimensis</i> McVAUGH & MICKEL 20, 42, 43, 46, 60, 131, 132, 133, 137—139, 187	
<i>cornubiensis flore minore carneo</i> RAY . . . . .	7
* <i>corsica</i> BERN. & GREN. 8, 9, 10, 19, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 42, 43, 46, 56, 60, 106, 157—160, 162, 188	
var. <i>coerulescens</i> BRIQUET . . . . .	158
s.-var. <i>coerulescens</i> ROUY . . . . .	158
var. <i>normalis</i> ROUY . . . . .	158
var. <i>pallidula</i> BRIQUET . . . . .	158
s.-var. <i>pallidula</i> ROUY . . . . .	158
* <i>crenatiloba</i> DC. 11, 14, 16, 20, 21, 22, 24, 25, 27, 28, 32, 33, 34, 39, 41, 43, 45, 50, 53, 54, 59, 60, 61, 109, 110—112, 114, 140, 148, 185	
<i>Crias</i> APULEIUS . . . . .	5
* <i>crystallina</i> SIBTH. ex SIBTH. & SMITH 9, 24, 36, 42, 43, 46, 57, 59, 60, 74, 106, 108—109, 185	
<i>Cucullata</i> DALECHAMP . . . . .	6
* <i>cyclosecta</i> CASPER 20, 24, 42, 43, 46, 60, 131, 132, 133, 135, 136—137, 138, 187	
<b>Cyclosectae</b> CASPER (series) . . . . .	65, 136
<i>davurica</i> LINK . . . . .	176
<b>Discoradix</b> CASPER (sectio) 13, 25, 42, 44, 52, 62, 63, 67, 91, 97	
<i>diversifolia</i> CUATREC. . . . .	113, 114
<i>edentula</i> HOOKER . . . . .	89, 90
<i>elatior</i> MICHX. . . . .	86, 87, 88
<i>eliae</i> SENNEN . . . . .	164
<i>elliptica</i> SESSÉ & MOÇIÑO in sched. . . . .	140
* <i>elongata</i> BENJ. 11, 14, 15, 21, 41, 43, 44, 45, 48, 49, 50, 55, 60, 61, 99, 109, 113—114, 186	
<i>Emarginatae</i> CASPER (series) . . . . .	63, 82
* <i>filifolia</i> WRIGHT ex GRISEB. 14, 39, 42, 43, 46, 52, 53, 60, 91, 94—96, 185	
<i>flavescens</i> FLOERKE . . . . .	101
<i>flore albo</i> CLUSIUS . . . . .	5
<i>flore albo minore cum calcari brevissimo</i> RAY . . . . .	7
<i>flore amplo purpureo cum calcari longissimo</i> RAY . . . . .	7
<i>flore purpureo</i> CLUSIUS . . . . .	5, 6
<i>floridensis</i> CHAPM. . . . .	76
<i>flos-mulionis</i> MORR. . . . .	131, 139, 140, 142
<i>gelida</i> SCHUR . . . . .	122
<i>gesneri</i> J. BAUHIN & CHERLER . . . . .	7
<i>glandulosa</i> TRAUTV. & MEYER . . . . .	128
* <i>grandiflora</i> LAM. 5, 7, 8, 9, 12, 14, 15, 19, 31, 33, 34, 35, 36, 39, 40, 43, 45, 56, 60, 131, 151, 153, 158, 159, 162, 163—168, 179, 183, 188	
s.-var. <i>albescens</i> ROUY . . . . .	165
<i>corsica</i> GANDOG. . . . .	158
var. <i>dertosensis</i> CANIGUERAL . . . . .	166
<i>race juratensis</i> ROUY . . . . .	165
var. <i>foliis oblongis</i> LOISEL. . . . .	160
subsp. <i>longifolia</i> NYMAN . . . . .	153, 154
var. <i>longifolia</i> BENTH. . . . .	153
var. <i>longifolia</i> GREN. & GODR. . . . .	154
var. <i>longifolia</i> MORITZI . . . . .	164
<i>nevadensis</i> GANDOG. . . . .	156
var. <i>pallida</i> GAUDIN . . . . .	165
f. <i>pallida</i> (GAUDIN) CASPER . . . . .	166
subsp. <i>reuteri</i> LÖVE & LÖVE . . . . .	165, 166
var. <i>reuteri</i> (GENTY) ERNST . . . . .	165, 166
subsp. <i>rosea</i> (MUTEL) CASPER . . . . .	33, 165, 188
var. <i>rosea</i> MUTEL . . . . .	165

<i>grandiflora</i> BALBIS . . . . .	160	<i>laeta</i> PANTOCSEK . . . . .	
<i>grandiflora</i> BECK . . . . .	170	<i>laponum</i> RUDBECK . . . . .	
<i>grandiflora</i> BERTOLONI . . . . .	154, 158	<i>lateciliata</i> MC VAUGH & MICKEL . . . . .	131, 136,
<i>grandiflora</i> BRAS . . . . .	154	* <i>leptoceras</i> RCHB. 5, 8, 27, 30, 33, 34, 35, 36, 43, 44, 45, 56,	
<i>grandiflora</i> POLLINIUS . . . . .	171	124, 157, 158, 159, 160—163, 168, 170, 188	
<i>grandiflora</i> SPRENGEL . . . . .	153	subsp. <i>corsica</i> NYMAN . . . . .	
<b>Grandiflorae</b> CASPER (series) . . . . .	65, 163	var. <i>hellwegeri</i> DALLA TORRE & SARNTHEIN . . . . .	
* <i>gypsicola</i> BRANDEGEE 5, 14, 20, 22, 27, 31, 32, 33, 34, 39, 42,		var. <i>lepontina</i> CHIOVENDA . . . . .	
43, 46, 60, 94, 103, 131, 132, 133, 134—135, 137, 139, 187		var. <i>longifolia</i> RCHB. fil. . . . .	150,
<i>gypsophila</i> WALLR. . . . .	39, 171, 174, 175	var. <i>tridentina</i> DALLA TORRE & SARNTHEIN . . . . .	
		f. <i>tridentina</i> MURR . . . . .	
<i>hellwegeri</i> MURR . . . . .	161	var. <i>typica</i> CHIOVENDA . . . . .	
* <i>heterophylla</i> BENTH. 14, 17, 24, 25, 43, 45, 53, 59, 60, 79, 91,		var. <i>variegata</i> SCHINZ & KELLER . . . . .	
99—101, 102, 103, 104, 114, 139, 185		<i>leptoceras</i> BOISSIER . . . . .	
<b>Heterophylliformis</b> CASPER (subsectio) . . . . .	64, 113	<i>leptoceras</i> DC. . . . .	
<b>Heterophyllum</b> CASPER (sectio) 11, 14, 25, 42, 44, 53, 62, 63, 67,		<i>leptoceras</i> GRISEB. . . . .	
91, 99		<i>leptoceras</i> LAMOTTE . . . . .	
* <i>hirtiflora</i> TEN. 5, 8, 9, 12, 17, 22, 27, 31, 32, 33, 34, 36, 43, 44,		<i>leptoceras</i> ROHLENA . . . . .	
45, 57, 59, 60, 61, 74, 104—108, 109, 111, 175, 185		<i>leptoceras</i> SCHUR . . . . .	
var. <i>decipiens</i> BORNMÜLLER . . . . .	107	* <i>lignicola</i> BARN. in BRITTON 8, 13, 14, 17, 24, 25, 38, 40, 42,	
var. <i>euboea</i> BEAUVERD & TOPALI . . . . .	105	46, 52, 59, 60, 61, 91, 97—98, 185	
var. <i>louisii</i> (MARKGRAF) ERNST . . . . .	107	* <i>lilacina</i> SCHLECHT. & CHAM. 17, 43, 45, 53, 54, 60, 70, 78—	
subsp. <i>megaspilaea</i> NYMAN . . . . .	107	140, 148, 184	
var. <i>megaspilaea</i> (BOISS. & HELDR.) SCHINDLER . . . . .	107	<i>lilacina</i> SEEMANN . . . . .	78, 1
f. <i>pallida</i> CASPER . . . . .	107	<i>Lingula</i> PLINIUS . . . . .	
<b>Hispanicae</b> CASPER (series) . . . . .	65, 156	<i>Lingulaca</i> PLINIUS . . . . .	
<b>Homophylliformis</b> CASPER (subsectio) . . . . .	63, 96	<i>Liparis</i> GESNER . . . . .	
<b>Homophyllum</b> CASPER (sectio) . . . . .	20, 41, 44, 62, 65, 67, 130	* <i>longifolia</i> RAM. ex DC. 8, 9, 14, 15, 19, 34, 35, 36, 43, 45,	
<i>huilensis</i> CUATREC. . . . .	115, 116	60, 106, 151, 152—156, 158, 159, 165, 168, 170, 188	
<i>x hybrida</i> (= <i>alpina</i> x <i>vulgaris</i> ) WETTST. fil. . . . .	182	subsp. <i>caussensis</i> CASPER . . . . .	5, 19, 152, 154, 155, 1
<i>hyperborea</i> GANDOG. . . . .	122	lus. <i>brevifolia</i> (GENTY) CASPER . . . . .	1
		subsp. <i>longifolia</i> . . . . .	152, 154, 1
* <i>imitatrix</i> CASPER . . . . .	42, 43, 46, 60, 79, 99, 103—104, 187	subsp. <i>reichenbachiana</i> (SCHINDLER) CASPER 5, 19, 31, 3	
<i>inaequilobata</i> SENNEN . . . . .	164	33, 152, 153, 154, 155, 162, 163, 188	
<i>Intermediae</i> CASPER . . . . .	96	pr. <i>reichenbachiana</i> ROUY . . . . .	154, 1
<i>involuta</i> DC. . . . .	180	<i>vallisneriifolia</i> GANDOG. . . . .	1
* <i>involuta</i> RUIZ & PAVON 41, 43, 44, 45, 48, 49, 50, 60, 109, 115,		f. <i>vallisneriifolia</i> HERVIER . . . . .	1
116—117, 121, 186		<i>longifolia</i> GAUDIN . . . . .	1
<i>involuta</i> SCHRANK . . . . .	180	<i>longifolia</i> HERVIER . . . . .	1
* <i>ionantha</i> GODFREY 17, 32, 33, 34, 42, 43, 46, 54, 60, 70, 77,		<i>longifolia</i> KOCH . . . . .	1
81—82, 83, 84, 85, 88, 184		<i>longifolia</i> LAMOTTE . . . . .	1
<b>Isoloba</b> BARNH. (subgenus) 8, 9, 11, 14, 17, 18, 19, 25, 26, 27,		<i>longifolia</i> MUTEL . . . . .	1
34, 35, 37, 42, 52, 53, 60, 61, 62, 63, 66, 67, 69, 70, 74, 75, 97,		<b>Longifoliae</b> CASPER (series) . . . . .	65, 1
100, 103, 104, 108, 118		<i>louisii</i> MARKGRAF . . . . .	1
<i>Isoloba</i> (sectio) 25, 40, 41, 44, 53, 54, 62, 63, 67, 68, 70, 74, 80		* <i>lusitanica</i> L. 5, 6, 7, 8, 10, 12, 14, 17, 32, 33, 34, 35, 36, 39, 4	
<i>Isoloba</i> RAF. . . . .	69	43, 44, 45, 48, 57, 60, 70, 71—75, 77, 104, 106, 107, 120, 16	
<i>Isoloba elatior</i> (MICHX.) RAF. . . . .	86	184	
<i>Isoloba lutea</i> (WALT.) RAF. . . . .	89	<i>lusitanica</i> ALLIONI . . . . .	1
<i>Isoloba pumila</i> (MICHX.) RAF. . . . .	76	<i>lusitanica</i> RCHB. . . . .	1
<i>Isoloba recurva</i> RAF. . . . .	89	* <i>lutea</i> WALT. 14, 17, 25, 32, 33, 34, 43, 45, 54, 60, 61, 70, 8	
<b>Isolobopsis</b> CASPER (subsectio) . . . . .	64, 99, 104	82, 84, 85, 88—91, 128, 184	
		var. <i>minor</i> DC. . . . .	8
* <i>jackii</i> BARNH. 8, 11, 14, 20, 24, 25, 41, 42, 43, 46, 52, 59, 60, 61,		<i>macrantha</i> LAMOTTE . . . . .	15
66, 97, 130—131, 186		* <i>macroceras</i> LINK 19, 36, 37, 43, 45, 60, 68, 175, 176—179, 18	
var. <i>parviflora</i> ERNST . . . . .	131	var. <i>microceras</i> (CHAM.) CASPER . . . . .	177, 17
<i>juratensis</i> BERNARD . . . . .	166	<i>macroceras</i> KOMAROV . . . . .	12
<i>kamtschatica</i> ROEMER & SCHULTES . . . . .	176		

- \*macrophylla* H. B. K. 10, 20, 42, 43, 46, 60, 131, 132, 133, 135, 137, 139, 141, 144—147, 149, 187  
*macrophylla* Mc VAUGH & MICKEL . . . . . 140, 147  
*macrostylata* BENJ. . . . . 116, 117  
*magellanica* COMMERSON ex FRANCHET . . . . . 120  
*megaspilaea* BOISS. & HELDR. . . . . 107  
*merinoana* SENNEN . . . . . 164  
*mexicana* BONPLAND in sched. . . . . 139, 141, 146  
*Micranthus* CASPER (subgenus) . . . . . 109  
*Micranthus* CASPER (sectio) . . . . . 11, 41, 62, 64, 67, 121  
*microceras* CHAM. . . . . 176, 179  
*Montanae* CASPER (series) . . . . . 65, 157  
*\*moranensis* H. B. K. 5, 10, 11, 14, 20, 22, 25, 27, 31, 32, 33, 34, 43, 44, 45, 50, 53, 54, 59, 60, 61, 91, 98, 101, 111, 131, 132, 133, 134, 135, 136, 137, 138, 139—144, 146, 149, 187  
  
*Nana* CASPER (sectio) . . . . . 25, 34, 41, 44, 62, 65, 179  
*nana* MART. & GAL. . . . . 111  
*nectario conico petalo brevior* L. . . . . 6, 7  
*\*nevadensis* (LINDB.) CASPER 19, 35, 36, 42, 43, 44, 46, 56, 60, 152, 156—157, 159, 188  
*norica* BECK . . . . . 125, 174  
  
*\*oblongiloba* DC. 20, 43, 45, 53, 60, 131, 132, 133, 135, 137, 140, 142, 147—149, 187  
*obtusa* BENJ. . . . . 120  
*obtusiloba* DC. . . . . 78, 79, 80, 92, 93, 140, 147  
*obtusiloba* ERNST . . . . . 79, 92  
*occyptera* RCHB. ex BENJ. . . . . 183  
*Orcheosanthopsis* CASPER (subsectio) . . . . . 64, 102  
*Orcheosanthus* DC. (sectio) 8, 9, 10, 11, 14, 20, 25, 34, 41, 53, 54, 60, 62, 65, 68, 99, 103, 131, 132, 133, 135, 140, 150  
*orchidioides* DC. . . . . 131, 139, 142, 146  
*orchidioides* HOOKER . . . . . 142  
*Orchidopsis* CASPER (subsectio) . . . . . 65, 136  
  
*pallida* TURCZANINOV . . . . . 122  
*\*parvifolia* ROBINSON 14, 17, 42, 43, 45, 53, 60, 79, 91, 101—102, 114, 185  
*Pinguicula* CASPER (subgenus) 11, 20, 25, 26, 34, 41, 42, 52, 54, 62, 64, 67, 97, 99, 104, 108, 130, 131  
*Pinguicula* CASPER (sectio) 11, 14, 19, 25, 33, 36, 41, 56, 61, 62, 65, 68, 150, 158, 170, 176  
*Pionophyllum* DC. . . . . 8, 9, 60, 61, 69, 130, 150  
*\*planifolia* CHAPM. 17, 32, 33, 34, 42, 43, 46, 54, 60, 70, 77, 82, 83, 84—85, 88, 184  
*\*primuliflora* WOOD & GODFREY 17, 32, 33, 34, 42, 43, 46, 54, 60, 70, 77, 81, 82—84, 85, 91, 184  
*Primuliformis* CASPER (subsectio) . . . . . 63, 80  
*pulcherrima* CASPER in sched. . . . . 138  
*\*pumila* MICHX. 14, 17, 24, 25, 32, 33, 34, 40, 43, 45, 54, 55, 59, 60, 61, 69, 70, 74, 75—78, 79, 80, 85, 111, 184  
    var. *buswellii* MOLDENKE . . . . . 76, 77  
    f. *buswellii* (MOLDENKE) CASPER . . . . . 77  
*Pumiliformis* CASPER (subsectio) . . . . . 63, 71  
*Pumilioideae* CASPER (series) . . . . . 63, 80  
*purpurea* WILLDENOW . . . . . 122  
*purpusii* BRANDEG. ex A. PURPUS . . . . . 131, 143  
  
*\*ramosa* MIYOSHI 14, 21, 41, 42, 43, 46, 60, 109, 124, 125, 128, 129, 186  
*reichenbachiana* SCHINDLER . . . . . 154  
*reuteri* GENTY . . . . . 165  
*reuteri* SCHINDLER . . . . . 162, 165  
*rosei* WATSON . . . . . 131, 140, 143  
  
*Sanicula alpina* vel *Auricula Ursi* C. BAUHIN . . . . . 7  
*Sanicula eboracensis* PARKINSON . . . . . 7  
*Sanicula montana* flore calcari donato C. BAUHIN . . . . . 7  
*scapo villosa* L. . . . . 6  
*scopulorum* T. S. BRANDEG. . . . . 78, 80  
*x scullyi* (= *grandiflora* x *vulgaris*) DRUCE . . . . . 183  
*Septentrionales* CASPER (series) . . . . . 65, 171  
*sibirica* VEST . . . . . 183  
*sodium* FOURN. . . . . 131, 140, 142  
*spathulata* LEDEB. . . . . 128, 183  
*subaequalis* STOKES . . . . . 71  
  
*Temnoceras* BARNH. (subgenus) 8, 9, 11, 20, 21, 25, 26, 34, 41, 42, 44, 47, 48, 49, 53, 61, 62, 64, 66, 67, 99, 109, 111, 114, 129  
*Temnoceras* BARNH. (sectio) . . . . . 41, 53, 61, 62, 64, 110  
  
*\*vallisneriifolia* WEBB 8, 9, 11, 14, 15, 35, 36, 43, 45, 56, 60, 61, 150—152, 155, 159, 165, 187  
    lus. *brevifolia* CASPER . . . . . 151  
*\*variegata* TURCZANINOV 14, 15, 21, 41, 43, 45, 60, 109, 124, 125, 126, 127—128, 129, 161, 186  
*variegata* ARVET-TOUVET . . . . . 161, 162  
*Variegatae* CASPER (series) . . . . . 64, 127  
*\*villosa* L. 7, 10, 11, 14, 15, 18, 19, 24, 25, 26, 31, 33, 34, 36, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 56, 59, 60, 61, 111, 126, 128, 129, 130, 180—182, 188  
    f. *albiflora* FRÖDIN . . . . . 181  
    lus. *ramosa* CASPER . . . . . 181  
*villosa* GUNNER . . . . . 171  
*villosa* LIGHTFOOT . . . . . 71  
*villosa* SESSÉ & MOÇIÑO . . . . . 111  
*villosa* VILLARS . . . . . 122  
*Viola humida* aut *palustris pingicula* MORISON . . . . . 7  
*violacea* MICHX. . . . . 76  
*Violiformis* CASPER (subsectio) . . . . . 65, 133  
*\*vulgaris* L. 5, 6, 7, 8, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 19, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 56, 57, 59, 60, 61, 68, 69, 104, 119, 124, 126, 129, 131, 150, 152, 157, 158, 163, 167, 169, 171—176, 179, 182, 183, 188  
    var. *albida* BEHM . . . . . 174  
    f. *albida* (BEHM) NEUMANN . . . . . 174  
    var. *alpestris* MARÇAIS . . . . . 171  
    subsp. *alpicola* ROUY . . . . . 171  
    var. *alpicola* KOCH . . . . . 160, 171  
    var. *alpicola* PANTOCSEK . . . . . 170  
    race *alpicola* ROUY . . . . . 171  
    subsp. *bicolor* (WOL.) LÖVE & LÖVE . . . . . 174  
    var. *bicolor* NORDST. ex FRIES . . . . . 174  
    f. *bicolor* (NORDST. ex FRIES) NEUMANN . . . . . 5, 31, 174  
    var. *coerulea* BRIQUET . . . . . 171  
    f. *coerulescens* EKLUND . . . . . 174

subsp. bohemica DOSTÁL . . . . .	171	var. macrantha LAMOTTE . . . . .	171
var. corsica CESATI, PASSERINI & GIBELLI . . . . .	158	var. macroceras HERDER . . . . .	177
subsp. euvulgaris DOSTÁL . . . . .	171	s.-var. maior COSSON & GERMAIN . . . . .	171
var. gaveana BEAUVERD . . . . .	171	micrantha FRIES . . . . .	171
var. genuina SCHINZ & KELLER . . . . .	171	var. minor KOCH . . . . .	171
grandiflora FRIES . . . . .	171	subsp. nevadensis LINDBERG . . . . .	156
grandiflora longifolia ST.-LAGER . . . . .	153, 155	var. nevadensis PAU in sched. . . . .	156
subsp. grandiflora MAGNIN . . . . .	164	var. obtusa SOMMERFELT . . . . .	171
var. juratensis MAGNIN . . . . .	165	var. obtusata NORDST. in KROK . . . . .	171
var. reuteri MAGNIN . . . . .	166	var. pratensis KOCH . . . . .	172
subsp. grandiflora THOMÉ . . . . .	160	var. pusilla BERTOLONI . . . . .	158
var. grandiflora BENTHAM & HOOK. . . . .	164	var. reichenbachiana FIORI . . . . .	155
var. grandiflora CARUEL . . . . .	154	var. sixtina BRIQUET . . . . .	174
var. grandiflora COSSON & GERMAIN . . . . .	171	s.-var. sixtina ROUY . . . . .	174
var. grandiflora HAUSMANN . . . . .	160	f. semiflava NEUMANN . . . . .	172
f. grandiflora ST.-LAGER . . . . .	164	var. tenuior WAHLENBERG . . . . .	172
gypsophila WAGNER . . . . .	171	var. typica FIORI & PAOLETTI . . . . .	172
var. gypsophila RCHB. fil. . . . .	160, 171	var. uliginosa GENTY . . . . .	172
var. hirtiflora CESATI, PASSERINI & GIBELLI . . . . .	104	vulgaris BERGERET . . . . .	164
leptoceras URUMOFF . . . . .	160, 169	vulgaris BOISSIER . . . . .	169
subsp. leptoceras RÜBEL . . . . .	160	vulgaris BRAS . . . . .	154
var. leptoceras CESATI, PASSERINI & GIBELLI . . . . .	155, 158, 160, 171	vulgaris HULTÉN . . . . .	176
var. leptoceras STOJANOV & STEFANOV . . . . .	169	vulgaris MAULNY . . . . .	71
leptoceratia ST.-LAGER . . . . .	160	vulgaris MUTEL . . . . .	158
longifolia BONNIER . . . . .	153, 154	vulgaris NYMAN . . . . .	156
var. longifolia ARCANGELI . . . . .	155	vulgaris PARLATORE . . . . .	154
var. longifolia KOCH . . . . .	160	vulgaris PETAGNA . . . . .	104
		vulgaris SESSÉ & MOÇIÑO . . . . .	147

Index nominum generalium

<i>Abies amabilis</i> FORB. . . . .	179	<i>Caltha</i> L. . . . .	119
<i>Acoelorrhaphe wrightii</i> W. WENDL. ex BECC. . . . .	95	<i>Caltha andicola</i> C. GAY . . . . .	119
<i>Adiantum capillus-veneris</i> L. . . . .	152	<i>Caperonia palustris</i> ST. HIL. . . . .	95
<i>Agave celsii</i> HOOK. . . . .	147	<i>Carex echinata</i> MURRAY var. <i>grypos</i> . . . . .	158
<i>Agave stricta</i> SALM-DYCK . . . . .	135	<i>Carex davalliana</i> SM. . . . .	168, 176
<i>Alnus</i> L. . . . .	41	<i>Carex firma</i> HOST . . . . .	127
<i>Alsophila</i> R. BROWN . . . . .	143	<i>Carex flacca</i> SCHREB. . . . .	176
<i>Anagallis tenella</i> L. . . . .	168	<i>Carex flava</i> L. . . . .	176
<i>Andropogon spec.</i> . . . . .	95	<i>Carex flava</i> L. subsp. <i>oederi</i> var. <i>nevadensis</i> . . . . .	158
Araceen . . . . .	144	<i>Carex frigida</i> ALL. . . . .	158, 163
<i>Astelia pumila</i> R. BR. . . . .	119, 120	<i>Carex fusca</i> ALL. . . . .	170, 176
<i>Aster peregrinus</i> PURSH . . . . .	179	<i>Carex intricata</i> TINEO . . . . .	157
		<i>Carex panicea</i> L. . . . .	176
<i>Baccharis sagittalis</i> DC. . . . .	119	<i>Carum verticillatum</i> KOCH . . . . .	168
<i>Bartsia alpina</i> L. . . . .	163, 176	Cephalotaceen . . . . .	37
<i>Bellidiastrum michelii</i> CASS. . . . .	163	<i>Cerastium</i> L. . . . .	55
<i>Bellis perennis</i> L. subsp. <i>bernardi</i> . . . . .	158	<i>Cheilanthus</i> SWARTZ . . . . .	143
<i>Berberis</i> L. . . . .	41	<i>Cochlearia officinalis</i> L. . . . .	127
<i>Blechnum serrulatum</i> RICH. . . . .	95	<i>Commelina erecta</i> L. var. <i>hamipila</i> . . . . .	127
<i>Brasenia schreberi</i> J. F. GMEL. . . . .	95	<i>Cratoneuron commutatum</i> (HEDW.) ROTH . . . . .	127
Bromeliaceen . . . . .	144	<i>Cyathea</i> SMITH . . . . .	143
Byblidaceen . . . . .	37	<i>Cyclamen</i> L. . . . .	62
Cactaceen . . . . .	144	<i>Deschampsia caespitosa</i> . . . . .	163
<i>Calandrinia colchaguensis</i> BARN. in C. GAY . . . . .	119	<i>Digitaria</i> HEIST. ex ADANS. . . . .	95
<i>Calluna vulgaris</i> SALISB. . . . .	167	<i>Donatia fascicularis</i> FORST. . . . .	119, 120

<i>Draba</i> L. . . . .	41	<i>Magnolia</i> L. . . . .	84
<i>Drepanocladus intermedius</i> (LINDB.) WARNST. . . . .	176	<i>Marsippospermum grandiflorum</i> HOOK. . . . .	120
<i>Drepanocladus vernicosus</i> (LINDB.) WARNST. . . . .	127	<i>Masdevallia lindeni</i> ANDRÉ . . . . .	142
<i>Drosera intermedia</i> HAYNE . . . . .	39, 74	<i>Mayaca</i> AUBL. . . . .	84
<i>Drosera rotundifolia</i> L. . . . .	167	<i>Mayaca fluviatilis</i> AUBL. . . . .	95
<i>Drosera uniflora</i> WILLD. . . . .	118, 119, 120	<i>Melandrium cucubaloides</i> FENZL ex ROHRB. . . . .	119
Droseraceen . . . . .	37	<i>Mentha requieni</i> BENTH. . . . .	158
<i>Dryas octopetala</i> L. . . . .	127, 182	<i>Menyanthes</i> L. . . . .	41
<i>Drymis winteri</i> FORST. . . . .	120	<i>Mertensia pedalis</i> . . . . .	119
<i>Eleocharis interstincta</i> . . . . .	95	<i>Mimulus</i> L. . . . .	119
<i>Eleocharis pauciflora</i> (LIGHTF.) LINK . . . . .	158, 176	<i>Mimulus guttatus</i> FISCH. . . . .	179
<i>Epilobium</i> L. . . . .	55	<i>Molinia coerulea</i> (L.) MOENCH . . . . .	127, 176
<i>Epilobium behringianum</i> HAUSSKN. . . . .	179	<i>Monochaetum alpestre</i> NAUD. . . . .	143
<i>Epipactis palustris</i> L. . . . .	127	<i>Myosotis albiflorus</i> NAUD. . . . .	120
<i>Eucladium</i> BRUCH et al. . . . .	127	<i>Myrica gale</i> L. . . . .	167
<i>Erica ciliaris</i> L. . . . .	74	<i>Najas flexilis</i> (WILLD.) ROSTK. & SCHMIDT . . . . .	74
<i>Erica tetralix</i> L. . . . .	167	<i>Nardus stricta</i> L. . . . .	158
<i>Erigeron alpinus</i> L. . . . .	121	<i>Narthecium ossifragum</i> HUDS. . . . .	167
<i>Eriocaulon</i> L. . . . .	74, 84	Nepenthaceen . . . . .	37
<i>Eriocaulon septangulare</i> WITH. . . . .	74	<i>Nothofagus betuloides</i> BLUME . . . . .	120
<i>Euphrasia</i> L. . . . .	170	<i>Notholaena sinuata</i> (LAG.) KLF. . . . .	143
<i>Euphrasia antarctica</i> BENTH. . . . .	120	<i>Nymphoides</i> MEDIC. . . . .	84
<i>Fimbristylis</i> VAHL . . . . .	95	<i>Nymphoides humboldtiana</i> (KUNTH) HOEHNE in HOEHNE & KUHLM. . . . .	95
<i>Fritillaria camschatcensis</i> KER-GAWL . . . . .	179	<i>Nyssa biflora</i> WALT. . . . .	88
<i>Galium</i> L. . . . .	55	<i>Oidium lactis</i> . . . . .	38
<i>Gentiana</i> L. . . . .	55	Orchidaceen . . . . .	40, 144
<i>Gentiana alpina</i> RCHB. . . . .	157	<i>Orchis cordigera</i> FRIES . . . . .	170
<i>Gentiana bavarica</i> SCHUR . . . . .	163	<i>Oreobolus clandestinus</i> PHIL. . . . .	120
<i>Gentiana prostrata</i> HAENKE . . . . .	121	Orobanchaceen . . . . .	40
<i>Gentiana serraiei</i> GRISEB. . . . .	157	<i>Orontium</i> L. . . . .	84
<i>Gentiana verna</i> L. . . . .	176	<i>Ourisia racemosa</i> CLOS in GAY . . . . .	119
<i>Geranium</i> L. . . . .	55	<i>Pallavicinia</i> DE NOT. . . . .	84
Gramineen . . . . .	55, 95	<i>Parnassia palustris</i> L. . . . .	127, 163, 176
<i>Gymnostomum calcareum</i> NEES et al. . . . .	??	<i>Paspalum</i> L. . . . .	95
<i>Hechtia</i> KLOTZSCH . . . . .	135	<i>Pedicularis rostrato-capitata</i> CR. . . . .	127
<i>Helenium brevifolium</i> WOOD . . . . .	84	<i>Pedicularis silvatica</i> L. . . . .	167, 168
<i>Helianthemum alpestre</i> (JACQ.) DC. . . . .	127	<i>Pilea serpyllifolia</i> WEDD. . . . .	147
<i>Heuchera longipetala</i> Moc. ex SER. . . . .	143	<i>Pinus</i> L. . . . .	77
<i>Ilex</i> L. . . . .	84	<i>Pinus tropicalis</i> MORE. . . . .	95
<i>Juncus alpinus</i> VILL. . . . .	176	<i>Plantago</i> L. . . . .	55
<i>Juncus triglumis</i> L. . . . .	176	<i>Polygala alpestris</i> RCHB. . . . .	168
<i>Kalmia</i> L. . . . .	84	<i>Polygonum viviparum</i> L. . . . .	127
<i>Lachnocaulon</i> KUNTH . . . . .	84	<i>Polypodium</i> L. . . . .	143
<i>Lathyrus</i> L. . . . .	41	<i>Potentilla caulescens</i> L. . . . .	152
Lentibulariaceen . . . . .	31, 37, 41	<i>Potentilla erecta</i> (L.) RAEUSCHEL . . . . .	168, 176
<i>Leontodon autumnalis</i> L. . . . .	176	<i>Primula exigua</i> VEL. . . . .	170
<i>Limosella subulata</i> IVES . . . . .	74	<i>Primula farinosa</i> L. . . . .	5, 127
<i>Liquidambar</i> L. . . . .	88	<i>Primula integrifolia</i> L. . . . .	163, 176
<i>Lomaria</i> KUNZE . . . . .	119	<i>Primula mistassinica</i> MICHX. . . . .	175
<i>Luzula</i> DC. . . . .	55	<i>Primula rubro flore</i> CLUSIUS . . . . .	5
Lycopodiaceen . . . . .	144	<i>Prunella vulgaris</i> L. . . . .	176
		<i>Quercus</i> L. . . . .	88
		<i>Quercus hartwegii</i> BENTH. . . . .	147
		<i>Quercus rugulosa</i> MART. & GAL. . . . .	147

<i>Ramonda pyrenaica</i> RICH. in PERS. . . . .	155	<i>Smilacina flexuosa</i> BERTOL. . . . .	143
<i>Ranunculus</i> L. . . . .	55	<i>Soldanella</i> L. . . . .	170
<i>Ranunculus acetosellifolius</i> BOISS. . . . .	157	<i>Soldanella alpina</i> L. . . . .	163
<i>Ranunculus angustifolius-uniflorus</i> BOISS. . . . .	157	<i>Sphagnum</i> L. . . . .	39, 84, 120, 182
<i>Rhus vernix</i> L. . . . .	84	<i>Sphagnum magellanicum</i> BRID. . . . .	119
<i>Rhynchospora</i> WILLD. . . . .	95	<i>Spiranthes romanzoffiana</i> CHAM. & SCHLECHT.	
<i>Rhynchospora tracyi</i> BRITTON . . . . .	96	ssp. <i>gemmaipara</i> (SM.) CLAPHAM . . . . .	74
<i>Ribes</i> L. . . . .	41	<i>Spiranthes romanzoffiana</i> CHAM. & SCHLECHT.	
Roridulaceen . . . . .	37	ssp. <i>stricta</i> (RYDB.) CLAPHAM . . . . .	74
<i>Sabal palmetto</i> LODD. ex SCHULT. . . . .	77, 88	<i>Tephrosia hispida</i> (MICHX.) PERS. . . . .	88
<i>Sarracenia</i> L. . . . .	85	<i>Tetroncium magellanicum</i> WILLD. . . . .	120
Sarraceniaceen . . . . .	37	<i>Tofieldia calyculata</i> (L.) WAHLENB. . . . .	127, 176
<i>Saxifraga aizoides</i> L. . . . .	163, 176	<i>Tribeles australis</i> PHIL. . . . .	119
<i>Schizaea fistulosa</i> LABILL. . . . .	119	<i>Trisetum subspicatum</i> BEAUV. . . . .	121
<i>Schoenus ferrugineus</i> L. . . . .	127	<i>Tsuga mertensiana</i> CARR. . . . .	179
<i>Schoenus nigricans</i> L. . . . .	39, 127	<i>Ustilago pinguiculae</i> ROSTRUP . . . . .	127, 176
<i>Scirpus caespitosus</i> L. . . . .	167	<i>Utricularia</i> L. . . . .	27, 41
<i>Scirpus caespitosus</i> L. var. <i>austriacus</i> . . . . .	158, 175	<i>Utricularia exoleta</i> R. BR. . . . .	38
<i>Scirpus confervoides</i> POIR. . . . .	95	<i>Utricularia flexuosa</i> VAHL . . . . .	28
<i>Scleria</i> BERG. . . . .	95	<i>Utricularia gibba</i> L. . . . .	86, 88
Scrophulariaceen . . . . .	31	<i>Utricularia juncea</i> VAHL. . . . .	95, 96
<i>Sedum</i> L. . . . .	147	<i>Valeriana</i> L. . . . .	55
<i>Selaginella</i> PAL. BEAUV. . . . .	84	<i>Valeriana laxiflora</i> DC. . . . .	119
<i>Selaginella cuspidata</i> LINK . . . . .	135	<i>Viburnum</i> L. . . . .	84
<i>Selaginella lepidophylla</i> (HOOK. GREV.) SPRING . . . . .	143	<i>Vicia</i> L. . . . .	41
<i>Selaginella martensii</i> SPRING . . . . .	143	<i>Viola biflora</i> L. . . . .	163
<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) LINK . . . . .	163, 176	<i>Viola cazorlensis</i> GAND. . . . .	152
<i>Sempervivum</i> L. . . . .	142	<i>Viola langsdorffii</i> FISCH ex GING. . . . .	179
<i>Senecio</i> L. . . . .	55	<i>Woodsia mollis</i> (KLF.) J. SM. . . . .	143
<i>Senecio hualtata</i> BERT. ex DC. . . . .	119	Xyridaceen . . . . .	95
<i>Serenoa repens</i> (BARTR.) SMALL . . . . .	88		
<i>Sesleria</i> SCOP. . . . .	170		
<i>Sibthorpia pichinchensis</i> H. B. K. . . . .	143		
<i>Sisyrinchium angustifolium</i> MILL. . . . .	74		