

BEMERKUNGEN ZUR SYSTEMATIK UND ÖKOLOGIE VON *BLACKSTONIA PERFOLIATA* UND *B. ACUMINATA* (GENTIANACEAE)

GEA ZIJLSTRA

Instituut voor Systematische Plantkunde, Utrecht

SUMMARY

The author studied the morphology of *Blackstonia perfoliata* s.l. and compared its variability with that of the other representatives of the genus.

She also carried out ecological studies of "*Blackstonia perfoliata* ssp. *serotina*" on the Dutch island Voorne and compared her results with those in the literature relating to *B. perfoliata* in some adjacent regions, notably the Upper Rhine area.

On morphological and ecological grounds *B. perfoliata* ssp. *perfoliata* and ssp. *serotina* are to be regarded as two distinct species, *B. perfoliata* and *B. acuminata*.

1. EINLEITUNG

Der Winterbitterling kommt in den Niederlanden fast nur auf der Insel Voorne vor. In der niederländischen Flora von HEUKELS & VAN OOSTSTROOM (1970) wird er unter dem Namen *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds. ssp. *serotina* (Koch) Vollm. aufgeführt.

In den Jahren 1966/67 stellte Verf. Untersuchungen über die Umweltverhältnisse an, unter denen *Blackstonia perfoliata* s.l. auf Voorne wächst, sowie über Literaturangaben bezüglich ökologischer Unterschiede zwischen den Unterarten *serotina* und *perfoliata* (letztere ist der Sommerbitterling, der in den Niederlanden nicht heimisch ist). Zunächst muss man sich dabei mit den morphologischen Unterschieden zwischen den beiden Unterarten befassen, wobei sich auch die Frage ergibt, ob es sich etwa doch um zwei gute Arten handelt. Diese Frage konnte damals nicht beantwortet werden; es zeigte sich, dass in ökologischer Hinsicht grosse Übereinstimmung zwischen den beiden Unterarten besteht (ZIJLSTRA 1967).

Anlässlich eines Artikels von ZELTNER (1970) wurde das Problem der Systematik von *B. perfoliata* s.l. neuerdings aufgegriffen, nun im Rahmen der ganzen Gattung. Zeltner fand sowohl bei "*B. perfoliata* ssp. *perfoliata*" als auch bei "*B. perfoliata* ssp. *serotina*" diploide und tetraploide Formen, die er als Unterarten betrachtete. Unsere Unterart, ssp. *serotina*, wird dann als Art behandelt und heisst *B. acuminata* (Koch & Ziz) Domin.

Um Missverständnissen beim Gebrauch des Ranges "subspecies" vorzubeugen, werden im Folgenden "*B. perfoliata* ssp. *perfoliata*" *B. perfoliata* und "*B. perfoliata* ssp. *serotina*" *B. acuminata* genannt. Das bedeutet nicht, dass ihnen a priori Artrang zuerkannt werden soll. Die Autorennamen finden sich bei HEUKELS & VAN OOSTSTROOM (1970).

2. SYSTEMATIK

2.1. Schrifttum

2.1.1. Übersicht über die Gattung *Blackstonia*

ZELTNER (1970; siehe auch 1961, 1962, 1966) gab eine, besonders biosystematisch fundierte, Übersicht über die Gattung *Blackstonia*. Er unterschied vier Arten, die, ausgenommen *B. imperfoliata*, morphologisch sehr variabel sind; die Unterschiede sind möglicherweise teilweise standortsbedingt.

B. grandiflora und *B. imperfoliata* haben ein beschränktes westmediterranes Verbreitungsgebiet. *B. grandiflora* ($2n = 20$) ist gegenwärtig (fast) auf Nordwestafrika beschränkt, *B. imperfoliata* ($2n = 20$) ist atlantisch-mediterran und erreicht in Bretagne ihre Nordgrenze. Zeltner beruft sich auf KUNZ (1960) und unterscheidet *B. perfoliata* und *B. acuminata* als besondere Arten; beide spaltet er in zwei Unterarten, von denen *B. perfoliata* ssp. *intermedia* (Ten.) Zeltner und *B. acuminata* ssp. *aestiva* (K. Maly) Zeltner diploid sind ($2n = 20$) und ein südatlantisch-mediterranes Verbreitungsgebiet (etwa bis zum 43. Breitengrad) haben; es sind im allgemeinen Sommerannuelle. *B. perfoliata* ssp. *perfoliata* und *B. acuminata* ssp. *acuminata* sind tetraploid ($2n = 40$) und kommen ausser im atlantisch-mediterranen Raum auch in Mitteleuropa vor. Sie sind zweijährig oder winterannuell, können sich im Süden ihres Areales aber auch als Sommerannuelle verhalten. Bei beiden Arten bestehen geringfügige, hauptsächlich graduelle Unterschiede zwischen den diploiden und den tetraploiden Formen. Je nach den Umweltverhältnissen gleicht *B. acuminata* stark *B. imperfoliata* – weswegen erstere in Portugal oft als *B. imperfoliata* bezeichnet wird –, oder, in Mitteleuropa, *B. perfoliata*, was oft dazu geführt hat, dass *B. acuminata* als Varietät oder Unterart von *B. perfoliata* behandelt wurde.

Zeltner erwähnte auch die ökologischen Verhältnisse, unter denen die Arten wachsen. Bei *B. acuminata* kam er zu dem Schluss, dass überhaupt kein Unterschied zwischen der Ökologie der diploiden und der tetraploiden Populationen besteht. Das Gleiche gilt für die Unterarten von *B. perfoliata*, die an in jeder Hinsicht vergleichbaren Standorten vorkommen, jedoch niemals zusammen!

Zeltner nimmt an, dass beim Entstehen von *B. acuminata* ssp. *acuminata* Allopolyploidie von *B. imperfoliata* und *B. acuminata* ssp. *aestiva* eine Rolle gespielt hat. Kreuzungsversuche, die dies erhärten könnten, sind jedoch misslungen. Bitterlinge sind schwer in Kultur zu ziehen, und es ist niemals gelungen, Samen aus künstlich bestäubten Pflanzen zu erhalten. Die plausibelste Erklärung für das Entstehen von *B. perfoliata* ssp. *perfoliata* ist nach Zeltner Autopolyploidie bei *B. perfoliata*, doch will er Allopolyploidie von *B. perfoliata* ssp. *intermedia* und *B. grandiflora* nicht ganz ausschliessen. Kreuzungsversuche sind auch hier misslungen.

In seiner Schlussbetrachtung kommt Zeltner zu dem Ergebnis, dass die basale Chromosomenzahl der Gattung $x = 10$ ist. Da die beiden diploiden Taxa im Mittelmeergebiet vorkommen und die beiden tetraploiden bis weit nach Mitteleuropa vorgedrungen sind, ist das westliche Mittelmeergebiet als das Divergenzzentrum der Gattung zu betrachten.

Das Areal von *B. perfoliata* ssp. *intermedia* ist diskontinuierlich. Die Unterart ist gegenwärtig auf Griechenland, Süditalien, Sizilien, Sardinien, Korsika, Südspanien, Portugal und Marokko beschränkt. Die Unterart *perfoliata* scheint in Sizilien und Süditalien zu fehlen. Zeltner kommt zu der Annahme: "il semble bien qu'aujourd'hui le tétraploïde concurrence très sérieusement le diploïde et qu'il finira par le faire disparaître, aussi que nous l'avons observé par exemple en Corse et en Sardaigne, où le diploïde est devenu très rare." Ähnliches gilt, mutatis mutandis, für *B. acuminata*, deren diploide Unterart gegenwärtig bereits Reliktcharakter hat (Südspanien, Süditalien, Griechenland). So Zeltner.

Im Rahmen dieser Übersicht über die Gattung wollen wir uns nun näher mit *B. perfoliata* (= "*B. perfoliata* ssp. *perfoliata*") und *B. acuminata* (= "*B. perfoliata* ssp. *serotina*") befassen. In unseren Gegenden sind von beiden nur die tetraploiden Formen, *B. perfoliata* ssp. *perfoliata* und *B. acuminata* ssp. *acuminata*, zu erwarten, die hier winterannuell oder zweijährig wären.

2.1.2. Unterschiede zwischen *B. perfoliata* und *B. acuminata*

KUNZ (1960) untersuchte die Unterschiede zwischen den beiden Arten in der Umgebung von Basel und an Material aus verschiedenen Herbarien. Er fand drei wichtige Merkmale:

- a. die Länge des Blütenstieles (bei voll entwickelten Pflanzen);
- b. die Form der Stengelblätter;
- c. der Kelch.

Zu a. Bei *B. perfoliata* ist der Blütenstiel ungefähr 1 cm lang (höchstens etwa 3 cm), bei *B. acuminata* etwa 2 cm (1–4, höchstens ca. 7 cm).

Zu b. Es findet sich ein Unterschied in den untersten Blattpaaren, gerade über der Rosette. Diese sind bei *B. perfoliata* eiförmig-dreieckig, nur selten mit etwas verschmälertem Fuss; bei *B. acuminata* sind sie lang-eiförmig und an der Basis verschmälert (oft fälschlich als abgerundet bezeichnet).

Zu c. Bei *B. acuminata* ist der Kelch etwas weniger tief eingeschnitten und liegt der Frucht an; die Kelchzipfel sind etwas breiter, schwach dreinervig, und ihre Ränder sind unter der reifen Frucht nicht, oder weniger ausgesprochen als bei *B. perfoliata*, nach innen gerollt. Bei *B. perfoliata* ist die Aderung noch weniger deutlich als bei *B. acuminata*, und es ist ungewiss, ob die Kelchzipfel wirklich einnervig sind, wie mehrfach angegeben wird. Bei *B. acuminata* sind sie oft ebenso lang wie die Krone, während sie bei *B. perfoliata* deutlich kürzer sind.

der Anzahl der Blüten nur geringe Unterschiede zwischen *B. perfoliata* und *B. acuminata*. Was die Blütezeit betrifft, bemerkt er, dass *B. acuminata* in der Schweiz nach *B. perfoliata* blüht, aber dass im Mittelmeergebiet ein solcher

In der älteren Literatur, besonders in Florenwerken, begegnet man allerlei anderen Merkmalen zur Unterscheidung beider Arten. Die meisten dieser Merkmale haben nach Kunz wenig systematischen Wert. So fand er z.B. bezüglich der Durchschnitts- und Extremwerte der Grösse der Pflanze, der Blattbreite und der Anzahl der Blüten nur geringe Unterschiede zwischen *B. perfoliata* und *B. acuminata*. Was die Blütezeit betrifft, bemerkt er, dass *B. acuminata* in der Schweiz nach *B. perfoliata* blüht, aber dass im Mittelmeergebiet ein solcher

Unterschied nicht besteht. Nach ihm ist die Blattrosette während der Blütezeit bei beiden Arten ebenso oft noch lebend wie auch bereits verdorrt.

Er kommt dann zu dem Schluss, dass es sich zweifellos um zwei durch eine Reihe von Merkmalen deutlich getrennte, genotypisch fundierte Arten handelt, und bezweifelt, ob es "Zwischen-" oder "Übergangsformen" gibt, da er kein Exemplar zu Gesicht bekam, das nicht deutlich zu der einen oder anderen Art gehörte.

2.2. Eigene Untersuchungen

Aufgrund der von Kunz hervorgehobenen Merkmale liess sich bei weitaus den meisten Herbarexemplaren aus den Sammlungen von Utrecht und Leiden feststellen, ob es sich um *B. perfoliata* oder *B. acuminata* handelte. Zwar erwies sich der Wert der Merkmale als einigermassen schwankend; so wurden z.B. bei *B. perfoliata* zuweilen Blütenstiele von 4 cm, einmal sogar von 6 cm Länge angetroffen, und besonders das Material aus Italien enthielt zweifelhafte Exemplare.

Auf einem Gelände bei dem Tümpel "Tenellapas" auf der niederländischen Insel Voorne ist im Jahre 1953 *B. perfoliata* eingeführt worden. 1967 kam hier auch *B. acuminata* vor. Die Populationen der beiden Arten grenzten nicht aneinander. Sie keimten beide um den 1. Juni. Auch sonst wurde auf Voorne regelmässig im Frühling Keimung von *B. acuminata* festgestellt; die Pflanzen blühten bereits etwas über einen Monat später. Beide Arten verhalten sich auf Voorne also als Sommerannuelle. Bastardierung konnte nicht festgestellt werden.

B. perfoliata und *B. acuminata* haben grösstenteils das gleiche, atlantisch-mediterran-mitteuropäische Verbreitungsgebiet. In grossen Teilen davon sind beide recht selten. Das Areal von *B. acuminata* liegt grösstenteils innerhalb dessen von *B. perfoliata*, ausser im Nordosten (Ungarn, Slowakei) und in Holland (ZIJLSTRA 1972).

2.3. Diskussion

Vergleicht man die Merkmale, die verschiedene Autoren zur Unterscheidung von *B. perfoliata* und *B. acuminata* angeben, so fällt auf, dass abgesehen von der Problematik bezüglich gewisser Varietäten die Unterschiede oftmals unvollständig (z.B. ohne die Kelchmerkmale) oder teilweise unrichtig (z.B. hinsichtlich der Blattform) angegeben werden. Dies ist bemerkenswerterweise gerade der Fall in denjenigen Florenwerken, in denen *B. perfoliata* und *B. acuminata* als Unterarten einer Art behandelt werden, z.B. HEGI (1927) und DOSTÁL (1950).

Die vollständigste Angabe der Unterscheidungsmerkmale findet sich erst bei KUNZ (1960). Seine Meinung, dass vermutlich keine Übergangsformen bestehen, wird nicht von allen anderen Autoren geteilt.

Obwohl Zeltner, mit Kunz, zwei Arten unterscheidet, erwähnt er auch nicht mit Sicherheit bestimmbare Zwischenformen, die er aus Portugal als *B. perfoliata* bzw. *B. imperfoliata* erhaltenen Samenproben aufzog (1962, 1966).

PHILIPPI (1971, briefl. Mitt.) äusserte sich über dieses Problem wie folgt: "Beide Sippen scheinen mir kaum geschieden. Auch nach der neuen Arbeit

von Kunz (in *Bauhinia*) kann ich sie nicht sauber trennen. Zwar lässt sich eine *Blackstonia*-Pflanze aus einer frischen bis feuchten Wegrinne meist deutlich als *Bl. acuminata* ansprechen, eine Pflanze aus einem Mesobrometum als *Bl. perfoliata*. Wird nun in einer Kiesgrube ein trockener Erdhaufen aufgeschüttet, so wächst oben vielfach schöne *Bl. perfoliata* – unten an den frischen Stellen steht *Bl. acuminata*. Und im nächsten Jahr sieht alles ganz anders aus, vielleicht weil die Mulden ausgetrocknet sind und hier Formen zu finden sind, die nach der Morphologie zu *Bl. perfoliata* gehören!”

Kreuzungsversuche von Zeltner zwecks Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gattung sind misslungen. Die meisten Autoren neigen jedoch zu der Ansicht, dass *B. perfoliata* und *B. acuminata* zwei Arten sind; diese haben dann nach ZELTNER (1970) je eine diploide und eine tetraploide Unterart. Bei *B. grandiflora* behandelt er die verschiedenen Formen zwar als Varietäten, doch sie haben alle die gleiche Chromosomenzahl, und die Variation von *B. grandiflora* ist klonal.

Wir neigen zu dem vorläufigen Schluss, dass *B. perfoliata* und *B. acuminata* zwei mehr oder weniger getrennte Arten sind, zwischen denen ausnahmsweise Übergangsformen auftreten. Im nächsten Abschnitt wird die Ökologie der beiden Taxa näher betrachtet, sowie die Bedeutung ihrer Areale.

3. VERGLEICH DER ÖKOLOGIE VON *B. PERFOLIATA* UND *B. ACUMINATA*

Das Literaturstudium ergab z.Z., dass die beiden Arten in ihrer Ökologie weitgehend übereinstimmen. Es fanden sich folgende Unterschiede:

- a. *B. perfoliata* wird zuweilen aus einem Xerobrometum oder Mesobrometum angegeben; es war fraglich, ob auch *B. acuminata* in solchen grasigen Vegetationen vorkommen kann.
- b. *B. acuminata* ist salztolerant, während sich für *B. perfoliata* keine Hinweise auf diese Eigenschaft fanden (ZIJLSTRA 1967).

Im Folgenden wird für einige Gebiete besprochen, ob tatsächlich deutliche Standortsunterschiede bestehen.

3.1. Dünen

3.1.1. *B. acuminata* in den niederländischen Dünen

Die vegetationskundlichen Studien der Verf. konzentrierten sich auf das “Blackstoniatälchen”. Hier herrscht von Jahr zu Jahr und auch im Laufe eines Jahres ein stark schwankender Grundwasserstand. Auf dem Boden der vormaligen Strandebene liegen zahlreiche kleine Dünen, deren Höhe zwischen einigen Dezimetern und einigen Metern schwankt. Deshalb sind die Umweltschwankungen auf ein System mit zahlreichen Gradienten superponiert. Man kann das Tälchen als eine “veränderliche” Form eines “limes divergens” – Milieus im Sinne von Van Leeuwen (s. VAN DER MAAREL 1966) betrachten.

In der ersten Hälfte der sechziger Jahre war *Blackstonia* aus dieser Umgebung als kleine Pflanze des Talbodens und seiner Ränder bekannt; die Vegetation liess sich ungefähr in das Centaurio-Saginetum DIEMONT, SISSINGH & WESTHOFF

1940 einordnen.

In den feuchten Jahren um 1965/66 trat auch im "Blackstoniatälchen" sehr hoher Grundwasserstand auf; der Boden der Senke wurde grösstenteils ein Charasumpf. Etwas höher konnte man später den Rand der Tümpel noch wiedererkennen als einen Streifen auf einem bestimmten Niveau der Hänge mit etwas verdichtetem Boden, schlammiger Oberfläche mit vielen Blaualgen, einigen Moosen und an Blütenpflanzen u.a. einigen Nanocyperionarten. An einigen Stellen war darin auch *Blackstonia* zu finden. Dies waren die niedrigsten Standorte der Pflanze, mit kleinen Exemplaren von $\frac{1}{2}$ –1 dm Höhe. Die meisten Exemplare standen an stärker bewachsenen, grasigeren und/oder trockeneren Stellen. An den höchst gelegenen Standorten fanden sich viele Arten des Tortulo-Phleetum; hier wurde *Blackstonia* ung. 3–4 dm hoch. Die Biologen der Biologischen Station Voorne hatten einen solchen hohen Wuchs der Pflanze so hoch auf den Hängen noch niemals beobachtet.

Einige Arten wurden in den meisten oder sogar allen Aufnahmen von unten bis oben in der Blackstoniazone gefunden: *Sagina nodosa*, *Centaurium littorale*, *Plantago coronopus*, *Bryum angustirete*, *Parnassia palustris*, *Salix repens* (geringer Bedeckungsgrad), *Ceratodon purpureus*, *Eupatorium cannabinum* (juv.). Es zeigte sich, dass *Blackstonia* hier ihr Optimum in einer dem Centaurio-Saginetum verwandten Vegetation hatte.

FREIJSEN (1967) hat das Centaurio-Saginetum näher beschrieben. Seine Untersuchungen stammen grösstenteils von der westfriesischen Insel Terschelling. Die Gesellschaft findet sich in Dünentälern als Übergang zwischen feuchteren und trockeneren Vegetationstypen. Die Assoziation ist nicht nur durch eine differenzierende Artenkombination (*Centaurium littorale*, *Sagina nodosa*, *Leontodon nudicaulis*, *Bryum angustirete*), sondern auch durch das gemeinsame Vorkommen von Arten aus der Hygroserie und aus der Xeroserie gekennzeichnet. In einem Gebiet, wie es das Blackstoniatälchen ist, ist der Grundwasserstand zur Zeit der Keimung von *Centaurium littorale*, *Blackstonia acuminata* und vielleicht auch anderer Arten massgeblich für ihr Vorkommen; dann darf die phreatische Oberfläche höchstens 55 cm unter der Bodenoberfläche liegen, d.h. letztere ist dann noch im Bereich des kapillären (absteigenden) Grundwassers (FREIJSEN 1967; ZIJLSTRA 1967). Demzufolge finden sich auf einem solchen Terrain einige Arten des Centaurio-Saginetum im einen Jahr in der einen, im anderen Jahr grösstenteils in anderen Vegetationen. Dieses Verhalten wird zuweilen "pendeln" genannt (VAN LEEUWEN 1965). Da *Blackstonia* hier als Sommerannuelle auftritt und *Centaurium littorale* zweijährig ist, kann man, wenn der Grundwasserstand in zwei aufeinander folgenden Jahren sehr schwankt, blühende Pflanzen von diesen beiden Arten in (teilweise) verschiedenen Vegetationen antreffen (ZIJLSTRA 1967).

3.1.2. *Blackstonia* in den belgischen und englischen Dünen

In der belgischen Literatur wird *B. perfoliata* besonders aus verschiedenen Übergangsvegetationen an der Grenze der Hygro- und der Xeroserie angegeben (ZIJLSTRA 1967). DUVIGNEAUD (1947) z.B. gibt sie u.a. aus einer Pioniervegeta-

tion auf kahlem, feuchtem Sand an, das Centaurio-Sagnetum. ROBIJNS (1956) und ANTHEUNIS (1956) fanden die Art nicht in diesen, wohl aber in verschiedenen anderen, mehr oder weniger feuchten Vegetationstypen. HOCQUETTE (1927) dagegen gab für sie u.a. die "Hypnum cupressiforme-Fazies der Assoziation von *Tortula ruraliformis*" an; dies ist das Tortulo-Phleetum, also eine Assoziation der Xeroserie. Man erhält wieder den Eindruck einer "pendelnden" Art.

Wenn man bedenkt, dass um 1960 *Blackstonia* auf Voorne nur als ziemlich kleine Pflanze der Sohlen und Ränder der Senken bekannt war, versteht man, dass VAN DER MAAREL & VAN DER MAAREL-VERSLUYS (1963a) auf einer Reise in den englischen Dünen einen grösstenteils unrichtigen Eindruck erhielten: "Es sieht danach aus, dass hier eine besonders ökologisch bedingte Vikarianz vorliegt: die grossgewachsene *perfoliata*, mit grossen Blüten und breiten, schüsselförmigen Stengelblättern bevorzugt Kalkboden oder kalkreichen Dünen-sand; die zarte, kleinblütige *serotina* findet sich auf offenem, feuchtem Sandboden." Andersorts in derselben Arbeit weisen die Verf. darauf hin, dass sie gewisse Arten, *Centaurium minus* und *C. littorale*, mehrfach an trockeneren Standorten beobachteten als auf Voorne; sie führten diesen Unterschied auf die höhere Luftfeuchtigkeit der englischen Dünen zurück.

3.1.3. Teppichgesellschaften mit Pendel-"Sukzession"

Für ein richtiges Verständnis der Ökologie von *B. perfoliata* und *B. acuminata* braucht man Daten aus Jahren mit verschiedenen Wetterverhältnissen. Dann zeigt sich, dass beide Arten in den Dünen "pendeln". Das Centaurio-Sagnetum ist, ebenso wie das Sagino maritimae-Cochlearietum danicae, eine Teppichgesellschaft, d.h. eine Vegetation, die sich gleichsam über eine bereits vorhandene Vegetation ausbreitet (für diesen Begriff siehe z.B. die Saginetea maritimae bei TÜXEN & WESTHOFF 1963 und WESTHOFF & DEN HELD 1969).

Man bekommt den Eindruck, dass *B. perfoliata* und *B. acuminata* in den Dünen von Holland, Belgien und England unter ökologisch nahe verwandten Verhältnissen vorkommen.

3.2. Süddeutschland

Um festzustellen, was für eventuelle ökologische Unterschiede zwischen den beiden Arten bestehen und dabei womöglich klimatische Einflüsse auszuschalten, wollen wir uns nun näher mit den Ergebnissen eines einzigen Verfassers befassen, und zwar aus einem Gebiet, wo beide Arten nebeneinander vorkommen: Süddeutschland.

3.2.1. Das Erythraeo-Blackstonietum bei Oberdorfer

OBERDORFER (1957) beschrieb das Erythraeo-Blackstonietum mit als Kennarten u.a. "*Blackstonia perfoliata*" und *Centaurium* ("*Erythraea*") *pulchellum*. Er nannte es eine seltene, pflanzengeographisch sehr bezeichnende Gesellschaft, die gerade noch das Oberrheingebiet erreicht. Ferner sagt er: "*Blackstonia* wird für Süd- und Westeuropa auch für wechselfeuchte Rasengesellschaften höherer soziologischer Rangordnung angegeben. Nach meinen Beobachtungen sucht sie

aber auch hier regelmässig die bodenoffenen Lücken auf und bildet nur ein sehr unbeständiges Element dieser Gesellschaften. So steht sie z.B. im südlichen Oberrheingebiet da und dort im Gefüge wechselfeuchter Mesobrometen, ohne dadurch ihren Charakter als Nanocyperionart einzubüssen." Fast am Schluss seiner Arbeit über das Erythraeo-Blackstonietum weist er darauf hin, dass die Identität mit einer Aufnahme aus dem westfranzösischen Küstengebiet (La Rochelle) mit "*Blackstonia perfoliata*" verblüffend ist.

Es fällt auf, dass Oberdorfer hier keine Unterarten nennt. Man bekommt den Eindruck, dass das für das Erythraeo-Blackstonietum charakteristische Taxon auch im Mesobrometum auftreten kann. Es ist auch nicht klar, welche (Unter-) Art in der westfranzösischen Aufnahme vorkommt. La Rochelle liegt nämlich genau an der Nordgrenze der ssp. *serotina* = *B. acuminata*. In seiner Exkursionsflora (OBERDORFER 1970) unterscheidet er dagegen beide Taxa klar. Dort gibt er *B. perfoliata* u.a. aus offenem Mesobrometum, auch aus dem Erythraeo-Blackstonietum an, während *B. acuminata* eine Charakterart der letzteren Gesellschaft ist.

3.2.2. Das Erythraeo-Blackstonietum *acuminatae* bei Philippi

PHILIPPI (1968) bespricht die Zwergbinsengesellschaften des Oberrheingebietes (Cyperetalia *fusci* = Nanocyperetalia), zu denen u.a. das "Erythraeo-Blackstonietum *acuminatae* Oberd. 1957" gehört. Da die Gesellschaft bisher erst durch wenige Aufnahmen von OBERDORFER (1957) und KORNECK (1960) belegt worden war, veröffentlicht Philippi neues Material in der Form von 30 Aufnahmen. Die Kennart des Erythraeo-Blackstonietum ist *B. acuminata*; Trennarten sind *Centaureum pulchellum* und *Linum catharticum*. *B. perfoliata* wird nirgends erwähnt. Es findet sich auf kalkreichen, feinsandigen bis sandig-kiesigen Böden, die nicht oder nur selten überschwemmt werden; eine oberflächliche Verdichtung bietet der Gesellschaft ausreichende Feuchtigkeit, so dass die Gesellschaft an Orten mit tiefem Grundwasserstand zu finden ist, vor allem bei Kiesgruben, oder an Stellen, wo in Moliniongesellschaften bei Störungen offene Stellen entstanden sind. Philippi nennt das Erythraeo-Blackstonietum eine subatlantische Gesellschaft, welche im Oberrheingebiet ihre Ostgrenze erreicht. Ausser aus dem Oberrheingebiet ist sie aus Westfrankreich bekannt (OBERDORFER 1957), und, so beschliesst Philippi seine Abhandlung, DIEMONT, SISSINGH & WESTHOFF (1940) haben aus den Niederlanden eine ähnliche Artengruppierung als Centaurio-Saginetum *moniliformis* beschrieben.

3.2.3. "*Blackstonia perfoliata*"

Auf ihre Frage teilte Philippi der Verf. noch Folgendes mit. In seine Tabelle des Erythraeo-Blackstonietum hat er ausschliesslich Aufnahmen mit typischer *B. acuminata* aufgenommen. Diese kommt nicht im Mesobrometum vor, im Gegensatz zu *B. perfoliata*. "Allerdings sind derartige Mesobrometen meist über etwas verdichteten Böden, so dass standörtlich gewisse Ähnlichkeiten mit dem Erythraeo-Blackstonietum bestehen." Zuweilen findet *B. perfoliata* sich an dem Erythraeo-Blackstonietum verwandten Standorten, aber nicht im eigentlichen

Erythraeo-Blackstonietum. (Man bedenke hierbei, siehe auch 2.3., dass gerade in diesen Kiesgruben in trockenen Jahren auch *B. perfoliata* wachsen kann, und dass die Grenze zwischen den beiden Arten manchmal schwer zu ziehen ist.)

Oberdorfers Arbeit aus dem Jahre 1957 ist also irreführend. Der Leser sei gewarnt; begegnet man "*Blackstonia perfoliata*" ohne nähere Angaben in vegetationskundlichen oder ökologischen Arbeiten, so weiss man oft nicht, um welche Art es sich eigentlich handelt.

3.2.4. Ist das Erythraeo-Blackstonietum auch eine Teppichgesellschaft?

An den Standorten des Erythraeo-Blackstonietum können sich unter günstigen Witterungsverhältnissen in gewissen Jahren durch oberflächliche Bodenverdichtung die richtigen Feuchtigkeitsverhältnisse und Milieuveränderlichkeit einstellen, so dass die Gesellschaft dann gut entwickelt ist, während in trockenen Jahren ihre Kennarten ausbleiben (KORNECK 1960). Es handelt sich also um eine ephemere Gesellschaft. Im allgemeinen sieht man zwar keine deutliche Verschiebung des Bewuchsmusters, da schwankender Grundwasserstand nicht die Ursache der Veränderungen ist. Die Gesellschaft nistet sich aber innerhalb der bereits vorhandenen Vegetation ein, ist also eine Teppichgesellschaft. Ähnliches gilt möglicherweise auch für die Stellen im Mesobrometum, an denen *B. perfoliata* auftritt. Oberdorfer hat ja darauf hingewiesen, das "*Blackstonia*" in dieser Gesellschaft ein ganz unbeständiges Element ist.

B. acuminata findet sich also an Stellen mit etwas stärkerer Bodenverdichtung und/oder etwas stärker schwankenden Feuchtigkeitsverhältnissen als *B. perfoliata*, d.h. erstere trägt etwas mehr Pioniercharakter als letztere.

3.3. Salztoleranz

Im Schrifttum stösst man mehrfach auf Angaben, als sei *B. acuminata* salztolerant; für *B. perfoliata* wird das nicht erwähnt. Wenn wir bei VAN DER MAAREL & VAN DER MAAREL-VERSLUYS (1963b) "*Centaureum minus* und *Blackstonia perfoliata* ssp. *perfoliata*, oft mit *Cerastium atrovirens* und *Sagina maritima* vergesellschaftet", als Arten der Übergangsformen zwischen dem Centauro-Saginetum und dem Tortulo-Phleetum angegeben finden, dann können wir uns vorstellen, dass Stellen mit solchen Übergangsformen (ab und zu) noch salzigen Einflüssen ausgesetzt sind und dass *B. perfoliata* auch noch einiges Salz verträgt.

3.4. Diskussion

In 3.1. sahen wir, dass *B. acuminata* und *B. perfoliata* in ökologischer Hinsicht einander stark gleichen, während wir in 3.2. sahen, dass erstere etwas mehr Pioniercharakter hat als letztere. In der Van Leeuwen'schen Terminologie (siehe z.B. WESTHOFF & KOLL 1970, S. 13 ff.) könnte man das so ausdrücken, dass *B. acuminata* etwas mehr Milieudynamik (Milieuveränderlichkeit, Unruhe) braucht als *B. perfoliata*.

Wie wir in der Übersicht über die Gattung sahen, kommt Zeltner aufgrund der Verbreitung der diploiden und tetraploiden Unterarten von *B. perfoliata*

und *B. acuminata* zu der Annahme, dass die diploide Konkurrenz von der tetraploiden erleidet. Es sei auch noch darauf hingewiesen, dass Zeltner überhaupt keinen Unterschied zwischen den ökologischen Verhältnissen der diploiden bzw. tetraploiden Populationen einer und derselben Art finden konnte, und auch niemals eine gemischte diploid-tetraploide Population einer Art fand. Wenn man unter Konkurrenz versteht, dass zwei Arten so sehr die gleichen Anforderungen an das Milieu stellen, dass sie nicht zusammen vorkommen können, so erscheint uns Zeltners Annahme völlig gerechtfertigt.

Vergleichen wir nun *B. perfoliata* mit *B. acuminata* (d.h. "*B. perfoliata* ssp. *perfoliata*" mit "*B. perfoliata* ssp. *serotina*"). In ihren ökologischen Anforderungen stimmen sie weitgehend überein, bewohnen ausserdem das gleiche Areal und kommen zuweilen sogar auf dem gleichen Terrain vor (auf Voorne während einiger Jahre bei dem "Tenellatümpel", nach Philippi manchmal bei Kiesgruben in Süddeutschland, anhand des Herbarmaterials auch sonst), dann aber an etwas verschiedenen Stellen. Dies ist eine Art des Zusammenvorkommens, die HARPER c.s. (1961) "spurious cohabitation" nennen. Man darf annehmen, dass sie einander keine Konkurrenz machen, dafür ist der Unterschied, nach Ansicht der Verf. im erforderlichen Mass der Milieudynamik, allzu gross.

Bisher war die Rede von "zusammen vorkommen" in ökologischer Hinsicht, was Harper c.s. "cohabitation" nennen und ausdrücklich von "co-existence" unterscheiden. Dies ist die Möglichkeit, in genetischer Hinsicht zusammen vorzukommen, d.h. ohne dass die Populationen bastardieren (Arten, die so zusammen vorkommen, nennt man sympatrisch). In diesem Zusammenhang wissen wir Folgendes über *B. perfoliata* und *B. acuminata*. Einerseits wurde auf Voorne keine Bastardierung beobachtet; bei weitem die Mehrzahl der Herbarbelege gehört deutlich entweder zu *perfoliata* oder zu *acuminata*, auch in Fällen, in denen beide vom gleichen Fundort stammen. Kunz bezweifelt sogar, ob es überhaupt Übergangsformen gibt. Andererseits kommen doch zuweilen Übergangsformen vor (siehe 2.3.). *B. perfoliata* und *B. acuminata* sind also sympatrisch, wenn vielleicht auch nicht vollständig.

Wir kommen so zu dem Schluss, dass *B. perfoliata* und *B. acuminata* am besten als zwei sehr nahe verwandte Arten betrachtet werden, und zwar auf Grund folgender Tatsachen:

- a. sie sind im allgemeinen morphologisch gut zu trennen;
- b. bei beiden wurde sowohl eine diploide als auch eine tetraploide Form gefunden;
- c. die Untersuchungen von Zeltner haben ergeben, dass die meisten *Blackstonia*- und *Centaurium*arten sehr vielförmig sind und oft nur schwer zu trennen sind, was auch für viele andere Gentianazeen gilt;
- d. die beiden Arten sind schon in ihren ökologischen Anforderungen so verschieden, dass sie keine Gelegenheit haben, einander Konkurrenz zu machen;
- e. "Ko-Existenz" ist im allgemeinen möglich.

Die Verf. spricht Herrn Dr. K. U. Kramer für seine Übersetzung ins Deutsche und Herrn drs. D. O. Wijnands für seine kritischen Bemerkungen ihren besten Dank aus.

SCHRIFTTUM

- ANTHEUNIS, A. (1956): Biosociologische studie van de Belgische Zeeduinen. *Kon. Vl. Ac. Belg., Verh. Kl. Wet.* 54.
- DIEMONT, W. H., G. SISSINGH & V. WESTHOFF (1940): Het Dwergbiezenverbond (*Nanocyperion flavescens*) in Nederland. *Ned. Kruidk. Arch.* 50: 215–284.
- DOSTÁL, J. (1950): *Květena Č.S.R.*: 1132. Praha.
- DUVIGNEAUD, P. (1947): Remarques sur la végétation des pannes dans les dunes littorales entre La Panne et Dunkerque. *Bull. Soc. Bot. Belg.* LXXIX: 123–140.
- FREIJSEN, A. H. J. (1967): *A field study on the ecology of Centaurium vulgare Rafn.* Thesis, Utrecht.
- HARPER, J. L., J. N. CLATWORTHY, I. H. MCNAUGHTON & G. R. SAGAR (1961): The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evolution* 15: 209–227.
- HEGI, G. (1927): *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* Bd. V (3): 1967. München.
- HEUKELS, H. & S. J. VAN OOSTSTROOM (1970): *Flora van Nederland*. 16e druk. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- HOCQUETTE, M. (1927): Étude sur la végétation et la flore du littoral de Mer du Nord de Nieuport à Sangate. *Arch. de Bot.* I, mém. 4.
- KORNECK, D. (1960): Beobachtungen an Zwergbinsengesellschaften im Jahr 1959. *Beitr. zur naturk. Forsch. in Südwestdeutschland* XIX (1): 101–110.
- KUNZ, H. (1960): Kleine kritische Bemerkungen zur Flora von Basel und Umgebung I. *Bauhinia* 1 (3): 163–172.
- LEEUWEN, C. G. VAN (1965): Het verband tussen natuurlijke en anthropogene landschapsvormen, bezien vanuit de betrekkingen in grensmilieus. *Gorteria* 2 (8): 93–105.
- MAAREL, E. V. D. (1966): Dutch studies on coastal sand dune vegetation, especially in the Delta region. *Wentia* 15: 47–82.
- MAAREL, E. V. D. & M. V. D. MAAREL-VERSLUYS (1963a): Over Engelse duingebieden. 2. Geografische aantekeningen. *De Levende Natuur* 66 (2): 25–33.
- & — (1963b): Over Engelse duingebieden. 3. Karakteristieke vegetatietypen. *De Levende Natuur* 66 (10): 217–227.
- OBERDORFER, E. (1957): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. *Pflanzensoziologie* X. Jena.
- (1970): *Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland*. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- PHILIPPI, G. (1968): Zur Kenntnis der Zwergbinsengesellschaften (Ordnung der Cyperetalia fuscii) des Oberrheingebietes. *Veröffentl. der Landesstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg* 36: 65–130.
- ROBIJNS, A. (1956): Le genre *Blackstonia* en Belgique, au Grand-Duché de Luxembourg et aux Pays-Bas. *Bull. Jard. Bot. Brux.* 26: 353–368.
- TÜXEN, R. & V. WESTHOFF (1963): *Saginetea maritima*, eine Gesellschaftsgruppe im wechselhalinen Grenzbereich der europäischen Meeresküsten. *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem.* N.F. 10: 116–129.
- WESTHOFF, V., P. A. BAKKER, C. G. VAN LEEUWEN & E. E. VAN DER VOO (1970): *Wilde planten*, deel I. Uitg. Ver. tot behoud van natuurmon. in Ned., Amsterdam.
- WESTHOFF, V. & A. J. DEN HELD (1969): *Plantengemeenschappen in Nederland*. W. J. Thieme & Cie, Zutphen.
- ZELTNER, L. (1961): Contribution à l'étude cytologique des genres *Blackstonia* Huds. et *Centaurium Hill* (Gentianacées). *Trav. de l'inst. de bot. de l'univ. de Neuchâtel* 8.
- (1962): Deuxième contribution à l'étude cytologique des genres *Blackstonia* Huds. et *Centaurium Hill* (Gentianacées). *Trav. de l'inst. de bot. de l'univ. de Neuchâtel* 9.
- (1966): Sur quelques taxa nouveaux ou méconnus des genres *Blackstonia* Huds. et *Centaurium Hill*. *Trav. de l'inst. de bot. de l'univ. de Neuchâtel* 13.
- (1970): Recherches de biosystématique sur les genres *Blackstonia* Huds. et *Centaurium Hill*. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 93: 1–164.
- ZIJLSTRA, G. (1967): *Een autoecologische studie bij Blackstonia perfoliata (L.) Huds. ssp. serotina (Koch) Vollm.* Inst. v. Syst. Plantk., Utrecht; Maschinengeschr. Bericht über Diplomarbeit.
- (1972): Enkele opmerkingen over de bitterling (*Blackstonia perfoliata*). *De Lev. Nat.* 75.