

UDC 582.542.1:581.9(497) = 30

DIE GATTUNG *AVENULA* (DUMORT.)
DUMORT., POACEAE, AUF DER
BALKANHALBINSEL

WILHELM SAUER

(Lehrstuhl für Spezielle Botanik, Institut für Biologie I der Universität Tübingen)

Eingegangen am 6. September 1983

Von den im vorliegenden Beitrag näher behandelten Gattungen *Avenula* und *Helictotrichon* sind die tetraploiden Arten *A. blavii* und *A. aetolica* ($2n = 28$) sowie der dekaploide Sippen-Komplex von *A. cycladum* s.l. ($2n = \pm 70$) ausschließlich auf die Balkanhalbinsel bzw. auf die südägäischen Inseln beschränkt, wo sie entweder in den Gebirgen (*A. blavii*, *A. aetolica*) oder in der mediterranen Stufe (*A. cycladum*) vorkommen. — Von den diploiden Arten mit $2n = 14$ ließ sich *H. convolutum* s.l. mit Sicherheit aus der Zentral- und Ostmediterraneis nachweisen, während *A. compressa* im wesentlichen eine pontisch-pannonische Art repräsentiert. *H. parlatorei* und *H. petzense* bleiben auf die Alpen beschränkt, während *A. versicolor* sowohl in den Alpen als auch in den nordbalkanischen Gebirgen vorkommt. Die weiteste Verbreitung unter den Diploiden besitzt *A. pubescens*, und zwar im temperaten Europa und West-Asien. — *A. adsurgens* s.l. und *A. praeusta* sind hochpolyploid ($2n = \pm 126$ bzw. $2n = \pm 140 - 154$). Während das Verbreitungsgebiet der letzteren wohl ausschließlich in den (Ost-) Alpen liegt, kommt *A. adsurgens* von den östlichen Ostalpen bis Rumänien bzw. bis Jugoslawien und Bulgarien vor. *A. planiculmis* konnte noch nicht mit Sicherheit für das Gebiet nachgewiesen werden, *A. pratensis* s.l. scheint ihm vollständig zu fehlen. — Die Karyotypen der studierten *Avenula*- und *Helictotrichon*-Arten lassen auf eine weitgehend identische Entwicklung schließen. Die einjährigen Hafer der Gattung *Avena* dürften auf bereits karyologisch stärker abgeleitete Ausgangs-Sippen zurückzuführen sein.

Einleitung

Nach wie vor muß die systematisch-taxonomische Bearbeitung größerer Gruppen von eigentlichen Hafern als noch recht unbefriedigend bezeichnet werden. Dieser Umstand läßt sich unschwer auf eine ungenügende Kenntnis einer verhältnismäßig großen Zahl von Arten zurückführen.

Ungeachtet dieser Tatsache wurde aber schon frühzeitig versucht, mehr Klarheit durch eine Aufteilung der von Linné (1753) geschaffenen Riesengattung *Avena* zu erreichen. — Zuletzt hat Holub (1980) eine weitere Aufgliederung der ausdauernden Hafer, die unter der Gattung *Helictotrichon* (= *Avenastrum* Jessen) vereinigt worden sind, vorgeschlagen. So wurden z.B. die Untergattungen *Pubavenastrum* und *Pratavenastrum* im Sinne von Dumortier (1868) zu einem eigenen Genus, *Avenula* (Dumort.) Dumort., vereinigt. Über die Abgrenzung dieser Gattung gegenüber *Helictotrichon* Besser und *Danthoniastrum* (J. Holub) J. Holub sowie gegenüber der Gattung *Avena* L., welche ausschließlich einjährige Hafer (inklusive der Kulturhafer) enthält (Baum 1977, Rocha Afonso 1980), gibt Abb. 1 Aufschluß.

In diesem Beitrag soll vor allem über die neuesten Ergebnisse der Untersuchungen an den Sippen der Gattung *Avenula* auf der Balkanhalbinsel referiert werden (berücksichtigtes Gebiet vgl. Abb. 5). Um ihren Werdegang im ganzen verstehen zu können, müssen allerdings auch die übrigen Hafer-Gattungen mitberücksichtigt werden. Deshalb wird ebenfalls, nur cursorisch auf die relativ wenigen Arten der Gattung *Helictotrichon* eingegangen. Von den beiden Arten der Gattung *Dantho-*

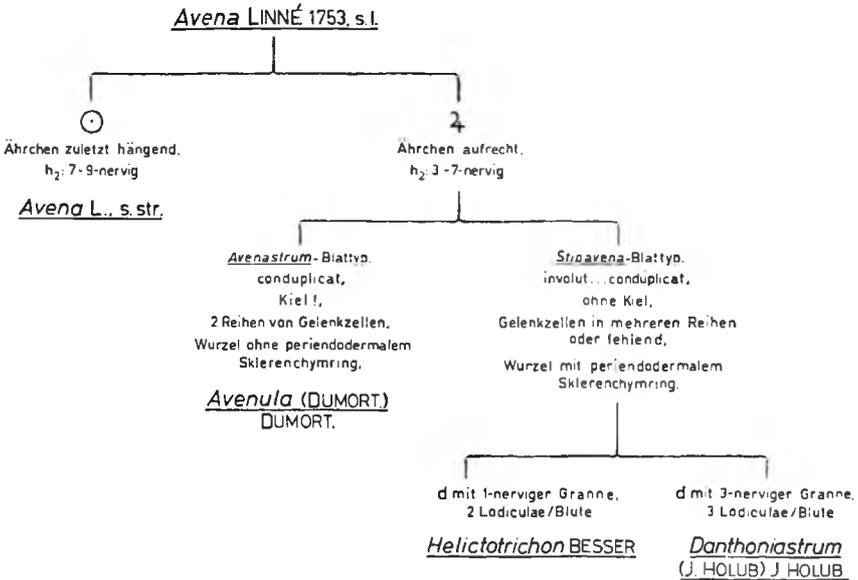


Abb. 1. Die gegenwärtige Umgrenzung der vier Wildhafer-Gattungen *Avena*, *Avenula*, *Helictotrichon* und *Danthoniastrum* (cf. Holub 1980, Rocha Afonso 1980); — ○ = einjährig, 2 = ausdauernd, d = Deckspelze, h₂ = obere Hüllspelze.

nistrum sind uns aber im Augenblick noch nicht alle Daten in wünschenswerter Breite verfügbar. Im Hinblick auf die noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen kann mit den folgenden Ausführungen auch keineswegs Anspruch auf Vollständigkeit erhoben werden.

Methodik

Für eine zufriedenstellende systematische Abklärung der genannten Gattungen sind nach wie vor gewissenhafte vergleichend morphologisch-anatomische Untersuchungen unerlässlich; sie sollten aber unbedingt durch karyologische Analysen sowie durch ökologisch-geobotanische Studien ergänzt und vertieft werden (vgl. Sauer und Heubl 1984).

Die in der Vergangenheit häufig recht unkritisch oder inkonsequent gehandhabten »klassischen« Merkmale, wie Blatt- und Ligula-Abmessungen, Blütenstandsform sowie Ährchen-Merkmale (vor allem die Blütenzahl), behalten zwar weiterhin ihre Berechtigung, jedoch mit anderem Stellenwert! — Als besonders brauchbar haben sich die folgenden Merkmale erwiesen (Abb. 2):

- die Art der Abgliederung und der Ausdifferenzierung der Innovationssprosse;
- die spezielle Beschaffenheit von Halmbasis und der sie umgebenden Blattscheiden;
- die Blattanatomie; möglicherweise sogar ein spezifisches Verhalten der Blattepidermis gegenüber Phloroglucin (Lange 1983);
- die Ligula-Form und -Länge nicht nur von Halmblättern sondern auch von den Blättern der Innovationssprosse;
- die Ausgestaltung bzw. Innervation der Deckspelzen sowie u.U.
- die spezifische Ährchenachsen- und Kallus-Behaarung.

Die in Südost-Europa bisher festgestellten Arten

AVENULA PUBESCENS (Hudson) Dumort, repräsentiert eine relativ hochwüchsige Art; sie besitzt eine weite Verbreitung im temperaten bis submeridionalen Bereich von Europa und Westasien (s. Meusel et al. 1965), wo sie in der collinen und montanen Stufe auf frischen bzw. wärmebegünstigten Wiesen, insbesondere in *Arrhenatheretalia*- bzw. in *Mesobromion*-Gesellschaften angetroffen wird (Oberdorfer und Müller 1979; vgl. Horvat, Glavač und Ellenberg 1974). — Nach Südosten hin wird *A. pubescens* allerdings immer mehr zu einem Element hochmontaner Wiesen und alpiner Matten (Hayek 1932: *C. »monticola* Vel.«). Damit gehen nicht selten morphologische Veränderungen einher, von welchen u.a. ein häufiger Verlust der für *A. pubescens* charakteristischen Behaarung von Scheiden und Spreiten am augenfälligsten ist.

Systematik und Nomenklatur dieses Formenkreises sind durch eine Flut von bereits beschriebenen Taxa aufs stärkste belastet. Nach unserer Erfahrung zerfällt diese weit verbreitete und äusserst plastische Großart in eine Vielzahl von morphologisch nur schwer charakterisierbare, wohl häufig standortsbedingte »Varianten«, deren »Charaktere« sich überdies in der Kultur häufig als instabil erweisen (Abb. 3).

Im allgemeinen ist *A. pubescens* diploid ($2n = 14$ oder $2n = 14 + 1 - 2B$); gelegentlich werden auch tetraploide Zahlen ($2n = 28$) mitgeteilt (Fedorov 1969).

Ebenfalls diploid ($2n = 14$) sind die europäischen Sippen der vorwiegend alpinen *A. VERSICOLOR* (Vill.) Lainz.

Neben den in Abb. 3. aufgeführten Merkmalen sind für diese Art niedriger Wuchs (ca. 15 — 40 — (50) cm) und dunkelbraun bis violett überlaufene Ährchen kennzeichnend.

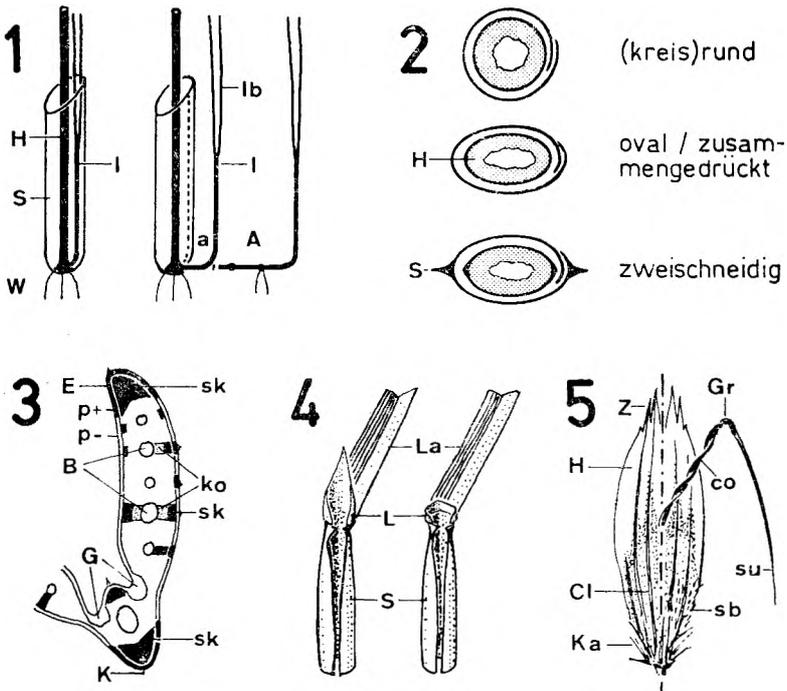


Abb. 2. Schematische Darstellung der für Wildhafer wichtigen Merkmals-Komplexe:

1 = Abgliederung der Innovations sprosse: links intravaginale und rechts extravaginale Entstehung. A = Ausläufer; a = an der Basis bogig aufsteigender Innovations sproß (I) bzw. (sehr kurzer) Ausläufer; H = Halm; Ib = junge Blätter der Innovations sprosse; S = unterste Blattscheide; W = Wurzeln. — 2 = Querschnitte von Halm-Basen. H = Halm; S = Blattscheide. — 3 = Querschnitt eines ausgewachsenen Blattes eines Innovations sprosses. B = Leitbündel; E = Epidermis, p + = Phloroglucin-positiv (deutlich angefärbt), p - = Phloroglucin-negativ (ungefärbt); G = Gelenkzellen-Gruppe; K = Blattkiel; Ko = Kollenchym; sk = Sklerenchym. — 4 = Ligula-Formen: L = Ligula; La = Lamina; S = Blattscheide. — 5 = Deckspelze mit bis in die apikalen Zähnen (Z) reichenden Nerven (links) bzw. mit Nerven, die bereits im Hautrand (H) enden (rechts) und mit dorsal inserierter Granne (Gr). Cl = basaler, chlorophyllführender Teil; co = Columella; Ka = Kallus-Behaarung; sb = gelegentlich auftretende, kurze, seidige Behaarung; su = Subula.

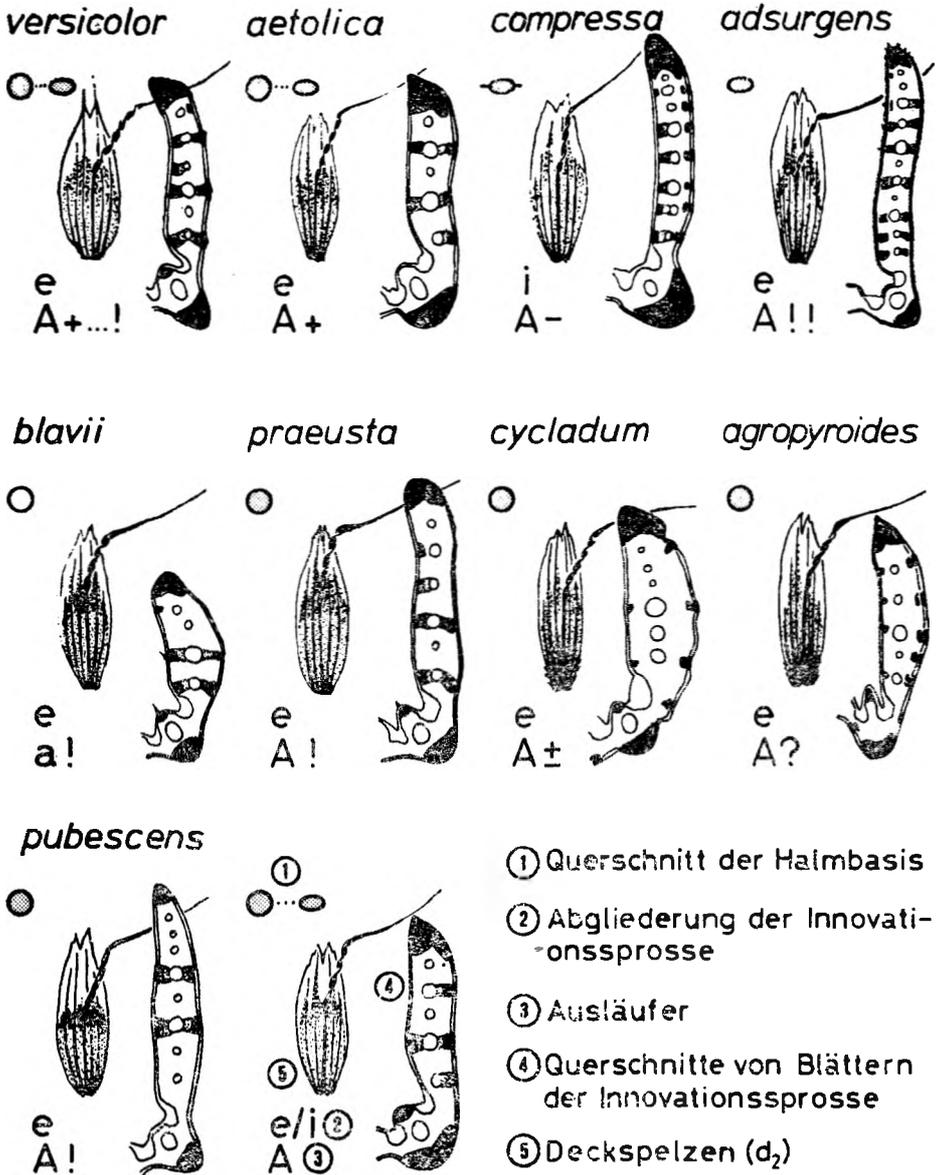


Abb. 3. Übersicht der wichtigsten Merkmals-Kombinationen der behandelten *Avenula*-Sippen. — Die verwendeten Symbole sind rechts unten erläutert, vgl. dazu Abb. 2. — A = Ausläufer; + = zumeist (kürzere) Ausläufer vorhanden; — = deutlich entwickelte Ausläufer fehlen; ± = fallweise Ausläufer vorhanden; ? = Ausläufer konnten nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden; e = extraxillare, i = intraxillare Erneuerungssprosse, nur fallweise kurze Ausläufer bildend.

Ihr Areal, das sich von den Pyrenäen über die Alpen (und Apenninen, subsp. *pretutiana*) bis zu den Karpaten erstreckt, hat aufgrund ihrer Bindung an alpine Matten- und Zwergstrauchformationen eine auffällige Disjunktion erfahren (cf. Meusel et al. 1965); unter ähnlichen Bedingungen kommt *A. versicolor* auch in den nördlichen Dinariden und im Balkan-Gebirge vor (Holub und Jirásek 1968, Horvat, Glavač und Ellenberg 1974).

A. versicolor wird nach Lange (1983) von West-Mazedonien (Jugoslawien) nach Süden hin durch eine ihr offensichtlich näher verwandte und ebenfalls \pm kurzhalbige, wohl tetraploide Art ($2n = 28$), *A. AETOLICA* (Rech. fil.) J. Holub vertreten.

Im Gegensatz zu *A. versicolor* soll *A. aetolica* zumeist nur (sehr) kurze Ausläufer ausbilden; außerdem besitzt sie etwas schmalere Blätter, den Deckspelzen fehlen fein ausgezogene Spitzen an den apikalen Zähnen (Abb. 3).

A. aetolica ist nicht ausschließlich auf flachgründige Sauerhumusrasen u. dgl. beschränkt; sie wächst im Süden offensichtlich auf kargen Böden selbst noch im Kalkgerölle (cf. Reching er 1936).

Das Verbreitungsgebiet dieser endemischen Art ist ebenfalls stark zerstückelt; sein Schwerpunkt liegt im Südteil der mittleren Ketten der Helleniden. Lange (1983) konnte noch einige Vorposten am Thessalischen Olymp und möglicherweise auch auf Euboea ausmachen.

Die folgenden vier Arten bzw. Formenkreise sind in der Regel \pm hochwüchsig (ca. 40 — 80 — 100 cm); sie haben bislang für die größte Konfusion unter den Hafern des Gebietes gesorgt. Bedauerlicherweise ist diese bei der Bearbeitung dieser Gruppe für die Flora Europaea wiederum festgeschrieben worden.

Entgegen früheren Angaben (Hayek 1932; Horvat, Glavač und Ellenberg 1974 u.a.) dürfte *A. PRATENSIS* (L.) Dumort. dem Gebiet vollständig fehlen (Sauer und Chmelitschek 1976, Holub 1980, Lange 1983). Die erwähnten irrigen Angaben gehen zum Großteil auf Verwechslungen mit *A. adsurgens* s.l., *A. compressa* und *A. praeusta* zurück.

Des weiteren ließ sich auf der Balkanhalbinsel die Existenz der sudetisch-karpatischen *A. PLANICULMIS* (Schrader) W. Sauer et Chmelitschek noch keineswegs schlüssig belegen, zumal sich unseres Wissens die zuletzt von Holub (1980) für das Gebiet genannte Sippe (subsp. *angustior* J. Holub), nicht eindeutig von der folgenden *A. adsurgens* s.l. abgrenzen läßt.

A. ADSURGENS (Schur ex Simonkai) W. Sauer et Chmelitschek ist eine an kontinentale Bedingungen angepaßte Art, deren Areal sich von den östlichen Ostalpen über Nord-Ungarn bis nach Siebenbürgen sowie bis Jugoslawien und Bulgarien erstreckt. Sie dürfe im Gebiet ausschließlich durch die Unterart subsp. *adsurgens* s.l. vertreten sein. Die im allgemeinen recht konkurrenzschwache Art bevorzugt offene, sommerwarme Rasengesellschaften der collinen und montanen Stufe.

Für sie sind neben den in Abb. 3 wiedergegebenen Merkmalen relativ breite Innovationsblätter (3 — 6 — (9) mm) sowie lange und schlanke, ährenförmige Infloreszenzen kennzeichnend.

Die Verbreitung von *A. adsurgens* s.l. auf der Balkanhalbinsel ist noch ungenügend bekannt. Ihr nordwestliches Teilareal in Slowenien (Pohorje, Bacher Gebirge) läßt sich wohl an das Vorkommen dieser Unterart in den »inneralpinen Trockentälern« von Kärnten und Steiermark anschließen, während ihr Vorkommen in Bosnien, Serbien und

Bulgarien doch eher mit dem siebenbürgisch-(karpatischen) Teilareal in Beziehung gebracht werden kann.

Die drei zuletzt genannten, hochwüchsigen Pflanzen besitzen die nämlichen Chromosomenzahlen; sie sind hochpolyploid: $18x$ oder $2n = \pm 126 (+1 - 4 B)$.

Den bisher höchsten für Wildhafer nachgewiesenen Ploidiegrad erreicht aber daneben noch *A. PRAEUSTA* (Reichenb) J. Holub $18x-22x$ bzw. $2n = \pm 126$ und $2n = \pm 140 - \pm 154 (1 - 4 B)$.

A. praeusta verkörpert nach unserer augenblicklichen Kenntnis, ebenso wie *A. versicolor*, mit welcher sie gelegentlich zusammen vorkommt, eine ausgesprochen zerstreut wachsende, alpine Mattenpflanze der Julischen Alpen, sowie der benachbarten Gailtaler Alpen, Lienzer und Südtiroler Dolomiten.

Morphologisch und anatomisch setzt sie sich eindeutig sowohl von *A. adsurgens* s.l. (z.B. locker, an der Spitze überhängender Blütenstand) als auch von *A. pratensis* (z.B. Ausläufer!) ab (s. Abb. 3).

Früher wurde *A. praeusta* am häufigsten zu *A. »alpina«* gestellt (cf. Fritsch 1922; Hayek 1932; Hegi 1936; Mayer 1952; Sauer und Chmelitschek 1976, s. Kommentar!). — In der Flora Europaea wird sie jedoch weiterhin mit *A. pratensis*, *A. adsurgens* s.l. und möglicherweise mit weiteren, noch weniger bekannten Arten vermengt.

Die wiederum diploide *A. COMPRESSA* (Heuffel) W. Sauer et Chmelitschek ($2n = 14$) ist im wesentlichen eine pontisch-pannonische Pflanze, welche von der Krim bis Ungarn und bis Ost-Thrakien verbreitet ist. Lange (1983) konnte sie neuerdings auch für den Ulu-dağ nachweisen, wo sie vereinzelt in offenen montanen Rasengesellschaften angetroffen wird.

Aufgrund ihrer karyologischen (Sauer und Heubl 1984) und morphologisch-anatomischen Besonderheiten (Abb. 3) nimmt *A. compressa* innerhalb der Arten des Gebietes eine recht interessante Sonderstellung ein.

Einen weiteren Endemiten der zentralen Balkanhalbinsel verkörpert die tetraploide *A. BLAVII* (Ascherson et Janka) W. Sauer et Chmelitschek ($2n = 28$), deren Merkmals-Garnitur nach Lange (1983) beachtliche Parallelen zu *A. praeusta* aufweisen soll (Abb. 3).

Das Verbreitungsgebiet dieses vornehmlich horstförmig wachsenden Grases ist nach unserer Kenntnis auf die montane/subalpine Stufe \pm isolierter Gebirgsstöcke von Bosnien-Herzegovina, Montenegro und (? Süd-Serbien) beschränkt, wo es vornehmlich auf flachgründigen Böden über karbonatischer Unterlage wächst.

Als eine ebenfalls noch recht problematische Hafer-Gruppe sei der wohl ausschließlich eumediterrane Formenkreis von *A. CYCLADUM* (Rech. fil. et Scheffer) W. Greuter genannt. — Den jüngsten Untersuchungen von Lange (1983) zufolge haben mehrere der bereits früher für den Ägäisraum beschriebene Sippen (*A. »caryophyllea«*, *A. peloponnesiaca*) mit *A. cycladum* s. str. mehr gemeinsam, als sie angeblich davon trennen soll. Zumal die meisten dieser Sippen mit *A. cycladum* s. str. völlig übereinstimmende Merkmalsausbildung aufweisen (Abb. 3), sind sie im Augenblick wohl besser als »Ökotypen« i. w. S. von *A. cycladum* aufzufassen.

Für *A. cycladum* s. str. konnten dekaploide Chromosomenzahlen ($2n = \pm 70$) nachgewiesen werden (Sauer unveröff.).

Die Hauptverbreitung der europäischen *HELICTOTRICHON*-Arten liegt in der West-Mediterraneis. Die einzige mediterrane Art der Balkanhalbinsel scheint *H. CONVOLUTUM* (C. Presl) Henrard (inclus. *H. heldreichii* Parlat.) zu sein, das mit Sicherheit von Sizilien ostwärts sehr warme, felsige und sandige Standorte der mediterranen Stufe besiedelt.

Es ist ebenfalls diploid ($2n = 14$) wie die beiden, unser Gebiet im Nordwesten noch erreichenden alpinen Arten, *H. PARLATOREI* (Woods) Pilger und *H. PETZENSE* Melzer.

Während das in den Ost-Karawanken und in den Steiner Alpen (Kamniške Alpe) endemische *H. petzense* hauptsächlich als Felsspaltenspflanze steiler, \pm südexponierter Kalkwände auftritt, kommt *H. parlatoresi* — mit Ausnahme des Schweizer Jura- in den Kalkzügen der Ost- und Westalpen recht lokal vor (vgl. Hegi 1936, Mayer 1952, Gervais 1973). Seine bevorzugten Standorte sind *Seslerion*- und *Erico-Pinion*-Gesellschaften, z.B. *Erico-Rhododendretum hirsuti* (cf. Oberdorfer und Müller 1979).

Wo *H. petzense* und *H. parlatoresi* in unmittelbarer Nähe miteinander wachsen, insbesondere im Kontaktbereich von Felswänden und Schutthalden, kommt es nicht selten zur Bildung einer Hybrid-Sippe, *H. \times KRISCHAE* Melzer, das ebenfalls diploid ist ($2n = 14$).

Schließlich sei noch die (ursprünglich monotypische) Gattung *DANTHONIASTRUM* (J. Holub) J. Holub erwähnt, welche mit der Art *D. COMPACTUM* (Boiss. et Heldr.) J. Holub von Dalmatien über Bosnien-Herzegovina und Albanien bis Griechendland (und? Bulgarien) verbreitet ist (Hayek 1932, Holub 1980, Scholz 1982).

Jüngst gelang Scholz (1982) der Nachweis einer weiteren Art. *D. BREVIDENTATUM* Scholz für Nordalbanien (Prokletije). Es ist von *D. compactum* im wesentlichen durch eine kürzere, an der Basis nicht gedrehte Granne sowie durch breitere und kürzere, nervenlose »Seitenzipfeln« der Deckspelzen verschieden.

Schl u ß f o l g e r u n g e n

Unter Einbeziehung der karyologischen Befunde läßt sich für die behandelten Wildhafer der Balkanhalbinsel und ihrer unmittelbaren Nachbargebiete bereits ein recht differenziertes Bild skizzieren.

1. Die Genome der behandelten Sippen von *Avenula* und *Helictotrichon* lassen identische Evolutions-Tendenzen erkennen. Demnach haben sich bei ihnen bereits auf dem Diploid-Niveau \pm asymmetrische Karyotypen aus wohl ursprünglicheren \pm symmetrischen herausgebildet. — Eine analoge Differenzierung hat ebenfalls auf der Diploid-Stufe innerhalb der einjährigen Hafer (*Avena*) stattgefunden (Genome B. C. D), allerdings auf der Basis bereits stärker spezialisierter Karyotypen, wie etwa des Genoms A, welches ebenfalls bei ausdauernden Hafern (*Av. compressa*) nachgewiesen worden ist. — Aus älteren, wohl diploiden und/oder niedrig polyploiden Sippen haben sich schließlich in mehreren Gebieten parallel hochpolyploide Formenkreise entwickelt (s. Abb. 4 und 5).

2. Von den behandelten Sippen sind *Avenula pubescens*, *A. versicolor*, *A. compressa*, *Helictotrichon parlatoresi*, *H. petzense* und *H. convolutum* diploid ($2n = 14$). — *Avenula blavii* und *A. aetolica* sind tetra-

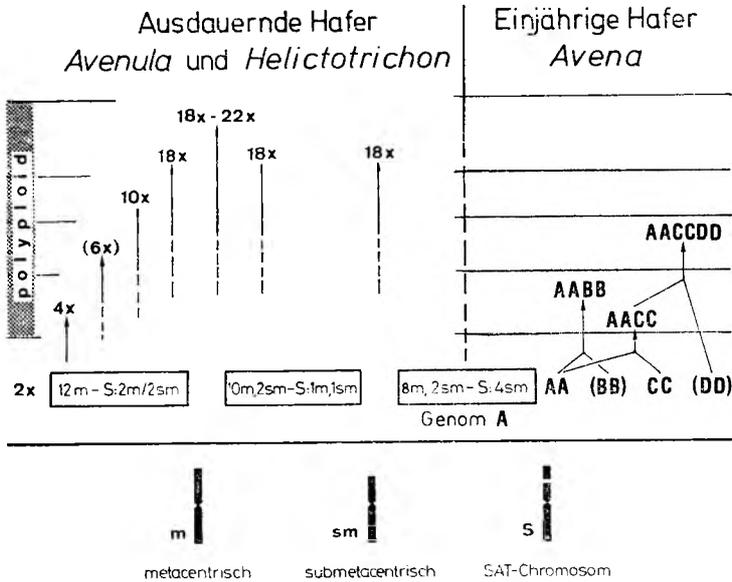


Abb. 4. Mögliche Karyotyp-Entwicklung innerhalb der Gattungen *Avenula*, *Helictotrichon* und *Avena*. In Klammern () gesetzt wurden Genom-Formeln (z.B. (BB)), die indirekt aus Polyploiden erschlossen worden sind, oder Angaben von Ploidie-Stufen (z.B. (6x)), für welche aus dem Gebiet noch keine Belege für perennierende Hafer beigebracht werden konnten. — Unterhalb des Schemas werden die im Text oder die in den Karyotyp-Formeln (Kästchen) verwendeten Chromosomen-Bezeichnungen erklärt. — Nähere Erläuterungen s. Abschnitt 3. — Verändert nach Sauer und Heubl (1984).

plod ($2n = 28$). — Während für *A. cycladum* erstmals eine dekaploide Zahl ($2n = \pm 70$) nachgewiesen werden konnte, wurden in den noch verbleibenden Großarten die für Hafer höchsten Ploidie-Stufen gefunden: *A. adsurgens* s.l., 18x ($2n = \pm 126$); *A. praeusta* s.l. ebenfalls 18x und sogar 20x — 22x ($2n = \pm 140 - \pm 154$).

3. Innerhalb der diploiden perennen Hafer lassen sich gut voneinander abgesetzte Formenkreise unterscheiden, die nahezu in allen Teilen des Gebietes vertreten sind:

Tiefere Lagen des temperaten Europas und West-Asiens bevorzugt *Avenula pubescens* s.l.; *A. compressa* s.l. ist im wesentlichen für Gebiete, die um den Westteil des Schwarzen Meeres liegen, charakteristisch. Beide Arten steigen nach Süd(osten) in die Gebirge auf. — Aus dem europäischen Hochgebirge, insbesondere aus den Alpen, »stammen« *A. versicolor* und *H. parlatorei*. Aufgrund ihrer Anpassung an besondere Bedingungen der alpinen Matten bzw. der hochmontanen/subalpinen Geröllhalden der Kalkalpen haben ihre Areale eine starke Disjunktion erfahren. — Einen Endemiten mit sehr kleinem Verbreitungsgebiet in den Ost-Karawanken und Steiner Alpen (Kamniške Alpe) verkörpert *H. petzense*. — *H. convolutum* s.l. ist für offene, felsige bis sandige Stellen der mediterranen Stufe von Sizilien bis Griechenland (und der Süd-Türkei) kennzeichnend.

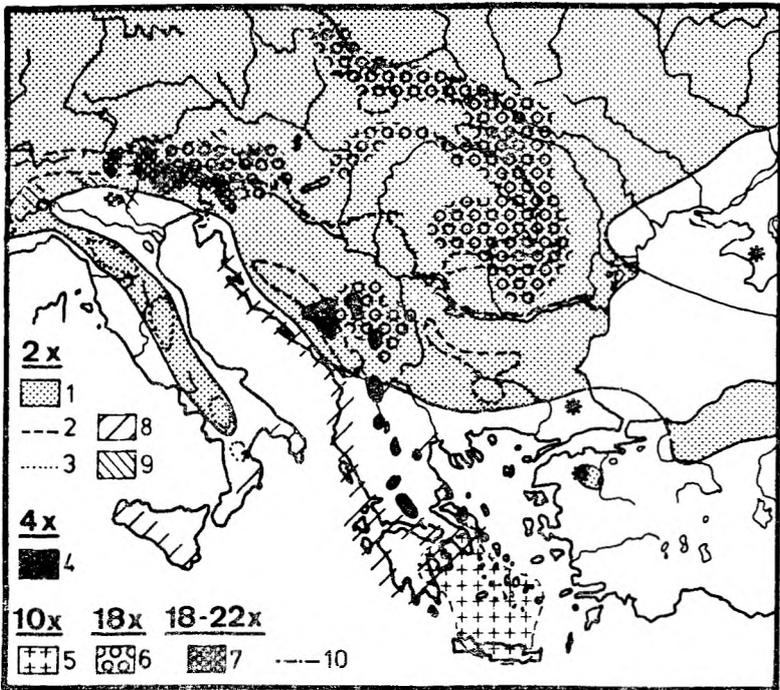


Abb. 5. Vorläufige Verbreitung der genannten Arten von *Avena* und *Helictotrichon* auf der Balkanhalbinsel und in den angrenzenden Gebieten, auf der Basis ihrer Ploidiestufen. — 1 = *Av. pubescens* s.l. und *Av. compressa*; Fundpunkte von *Av. compressa* außerhalb des mit *Av. pubescens* gemeinsamen Areals wurden durch Sterne (*) gekennzeichnet. — 2 = ungefähres Verbreitungsgebiet von *Av. versicolor* subsp. *versicolor* und von subsp. *pretutiana* (3). — 4 = *Av. blavii* (innerhalb) und *Av. aetolica* (außerhalb) des Areals von *Av. pubescens*. — 5 = Formenkreis von *Av. cycladum*. — 6 = *Av. adsurgens* s.l. inclusive *Av. planiculmis* (beide: $2n = \pm 126$). — 7 = *Av. praeusta* s.l. — 8 = bisher näher untersuchte Sippen von *H. convolutum* s.l. — 9 = alpine Arten: *H. parlatoresi* und *H. petzense* sowie deren Hybrid *H. × krischae*. — 10 = Abgrenzung des näher behandelten Gebietes gegenüber Mittel- und Ost-Europa. — Weitere Erläuterungen s. Abschnitt 2 und 3. — Z. T. nach Meusel et al. 1965.

4. Die tetraploiden Arten *Avena blavii* und *A. aetolica* sind wohl Endemiten der zentralen und/bzw. südbalkanischen Gebirge.

5. Die in der Vergangenheit häufig verkannten, hochpolyploiden Formenkreise konzentrieren sich auf drei gut voneinander getrennte Räume: *Avena cycladum* s.l. repräsentiert einen mediterranen Sippenkomplex mit stark disjunktem Areal in südöstlichen Ägäis-Raum. — *A. adsurgens* s.l. ist als eine kontinental geprägte Sippe zu charakterisieren, die von den östlichen Ostalpen bis Transsilvanien in der (hoch)colinen bis montanen Stufe vorkommt, der Ungarischen Tiefebene aber

fehlt. — *A. praeusta* s.l. ist unserer augenblicklichen Kenntnis zufolge im wesentlichen eine für die alpine Stufe der östlichen Südalpen charakteristische Art.

6. Die häufig für das Gebiet aufgeführten Arten *Avenula pratensis* und wahre *A. planiculmis* scheinen der Flora der Balkanhalbinsel zu fehlen.

Literatur

- Baum, B. R., 1977: Oats: wild and cultivated. A monograph of the genus *Avena* L. (Poaceae). Ottawa.
- Dumortier, B., 1868: Étude agrostographique sur le genre *Michelaria* et classification des Graminées. Bull. Soc. Royale Bot. Belgique 7, 42—71.
- Fedorov, An. A., (Ed.), 1969: Chromosome Numbers of Flowering Plants. Akademia Nauk — Leningrad (Reprint: Koeltz — Koenigstein/T., 1974).
- Fritsch, K., 1922: Exkursionsflora für Österreich und die ehemals österreichischen Nachbargebiete. 3. Aufl. Wien und Leipzig.
- Gervais, C., 1973: Contribution à l'étude cytologique et taxonomique des avoines vivaces. — Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 88, 1—166.
- Hayek, A., 1932: Prodrum Flora peninsulae Balcanicae. Bd. 3. Dahlem bei Berlin.
- Hegi, G., 1936: Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Bd. I, 2. Aufl. München.
- Holub, J., 1980: *Avenula* (Dumort.) Dumort., *Danthoniastrum* (J. Holub) J. Holub, *Helictotrichon* Besser. In: Tutin T. G., et al. (Eds), Flora Europaea. Bd. 5 — Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney.
- Holub, J., V. Jirásek, 1968: Beitrag zur arealonomischen Terminologie. Folia Geobot. Phytotax. Praha 3, 275—339.
- Horvat, I., V. Glavač, H. Ellenberg, 1974: Vegetation Südosteuropas. Stuttgart.
- Lange, D., 1983: Untersuchungen zur Sippenbildung innerhalb der Gattung *Avenula* (Dumortier) Dumortier auf der Balkanhalbinsel sowie in den angrenzenden Gebieten. Unveröff. Diplomarbeit der Universität Tübingen.
- Linné, C., 1753: Species Plantarum. Tom. I. Holmiae.
- Mayer, E., 1952: Seznam praprotnic in cvetnic Slovenskega ozemlja. Verzeichnis der Farn- und Blütenpflanzen des slowenischen Gebietes. Ljubljana.
- Meusel, H., E. Jäger, E. Weinert, 1965: Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora. Bd. 1. Text und Karten. Jena.
- Oberdorfer, E., T. Müller, 1979: Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 4. Aufl. Stuttgart.
- Rechinger, K. H. fil. 1936: Ergebnisse einer botanischen Sommerreise nach dem Ägäischen Archipel und Ostgriechenland. Beih. Bot. Cbl. 54, Abt. B (3), 577—688.
- Rocha Afonso, M. L. 1980: *Avena* L. In: Tutin T. G. et al. (Eds.): Flora Europaea. Bd. 5. Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney.
- Sauer, W., H. Chmelitschek, 1976: Beiträge zur Kenntnis ausdauernder Wildhafer: Die Gattung *Avenula* (Dumort.) Dumort. in den Ostalpen. Mitt. Bot. München 12, 513—608.
- Sauer, W., G. R. Heubl, 1984: Beiträge zur Kenntnis ausdauernder Wildhafer: 2. Karyotypanalysen an west- und osteuropäischen sowie an alpinen Wildhaferarten der Gattung *Avenula* (Dumort.) Dumort. (Poaceae). Phytion (Austria) 24 2, ... (in Druck).
- Scholz, H., 1982: Eine neue *Danthoniastrum*-Art (Gramineae) aus Albanien. Willdenowia 12, 47—49.

SUMMARY

THE GENUS *AVENULA* (DUMORT.) DUMORT., POACEAE, ON THE BALKAN PENINSULA

Wilhelm Sauer

titute of Biology I, University of Tübingen)

Karyological data show a very differentiated pattern of evolution for wild oats of the Balkan Peninsula and adjacent territories

1. The genomes of the species discussed for *Avenula* and *Helictotrichon* suggest identical trends of their evolution. Already on the diploid level, more or less asymmetric karyotypes have evolved probably from more or less original and symmetrical ones. — A similar differentiation has happened within the annual oats (*Avena*) also on the diploid level (genome B, C, D), but on the basis of already more advanced karyotypes, such as genome A, which could also be found in perennial oats (*A. compressa*). — Finally in several regions high polyploid groups of (perennial) oats have evolved parallelly from diploid and/or lower polyploid species (s. figs. 4 and 5).

2. The diploid species ($2n = 14$) are represented by *Avenula pubescens*, *A. versicolor*, *A. compressa*, *Helictotrichon parlatoarei*, *H. petzense*, and *H. convolutum*. — *A. blavii* and *A. aetolica* are tetraploid ($2n = 28$). — For the first time a decaploid chromosome number ($2n = \pm 70$) has been found in *A. cycladum*. — High polyploid chromosome numbers characterize *A. adsurgens* ($18x: 2n = \pm 126$), and *A. praeusta* ($18x$ and $20x - 22x: \pm 140 - \pm 154$).

3. Within the diploid species of the perennial oats well defined groups of species can be distinguished, which are present in nearly all regions of the Balkan Peninsula: A wide distribution in the lowlands of temperate Europe and West-Asia is characteristic of *Avenula pubescens*, while *A. compressa* is found in the regions around the western part of the Black Sea. To the south(east) both species ascend more and more into the mountains. — *Avenula versicolor* and *Helictotrichon parlatoarei* represent species of the European high mountains. With respect to their ecological adaptation to alpine meadows or to scree of the Limestone Alps their areas are characterized by a marked disjunction. — Endemic *H. petzense* occupies a very small area in the eastern Karawanken and in the Steiner Alpen. — *H. convolutum* represents a species of rocky and sandy habitats of the eumediterranean region from Sicily to Greece (and, probably, of Turkey).

4. The tetraploid species *Avenula blavii* and *A. aetolica* are characterized as endemic species of the central and/or southern mountains of the Balkan Peninsula.

5. High polyploid species have often been wrongly interpreted. They are centered on three well circumscribed regions: *Avenula cycladum* s.l. represents a group of microspecies in the South Aegean Sea, with a highly splitted area. *A. adsurgens* is a typical species of continental regions from the eastern East-Alps to Transylvania, but lacking in the Hungarian Lowlands. — According to our present knowledge, probably, *A. praeusta* represents a species of alpine meadows of the eastern South-Alps.

6. Very often *Avenula pratensis* and *A. planiculmis* have been confused with other species. They seem to be absent from the Balkan Peninsula.

SAŽETAK

ROD AVENULA (DUMORT.) DUMORT., POACEAE, NA
BALKANSKOM POLUOTOKU

Wilhelm Sauer

(Institut za biologiju I Sveučilišta u Tübingenu)

Uzevši u obzir kariološke podatke, možemo prikazati o istraživanim divljim vrstama zobi Balkanskog poluotoka i susjednih područja vrlo diferenciranu evolucijsku shemu.

1. Genomi obrađenih vrsta rodova *Avenula* i *Helictotrichon* upućuju na identične smjerove evolucije. Tako su se već na diploidnom stupnju \pm asimetrični kariotipovi razvili od ishodišnih \pm simetričnih kariotipova. Slična diferencijacija zbila se unutar jednogodišnjih vrsta zobi (*Avena*) također na diploidnom stupnju (genomi B, C, D), no na osnovi već više odvedenih kariotipova, kao što je genom A koji se mogao također naći i kod trajnih divljih zobi (*Avenula compressa*). Konačno su se u nekoliko područja skupine viših poliploida (trajnih) mogle razviti paralelno od diploida te od nižih poliploidnih vrsta (vidi sl. 4 i 5).

2. Diploidne vrste zastupaju ($2n = 14$): *Avenula pubescens*, *A. versicolor*, *A. compressa*, *Helictotrichon petzense* i *H. convolutum*. *A. blavii* i *A. aetolica* su tetraploidi ($2n = 28$). Prvi put je nađen dekaploidni broj kromosoma ($2n = \pm 70$), i to kod vrste *A. cycladum*. Visoki poliploidni kromosomski brojevi karakteriziraju vrste *A. adsurgens* ($18x : 2n = \pm 126$) i *A. praeusta* ($18x$ i $20x - 22x : 140 - \pm 154$).

3. Unutar diploidnih vrsta zobi trajnica moguće je razlikovati dobro definirane vrste, koje su prisutne u gotovo svim područjima Balkanskog poluotoka. Široka rasprostranjenost u nizinama umjerenog klimatskog područja Evrope i zapadne Azije karakteristična je za *Avenula pubescens*, dok je *A. compressa* nađena u područjima oko zapadnog dijela Crnog mora. Prema jugu (jugoistoku) obje se vrste sve više penju u planine. *Avenula versicolor* i *Helictotrichon parlatorei* predstavljaju vrste visokih planina Evrope. Uzevši u obzir njihovu ekološku adaptaciju na alpske livade ili siparišta vapnenačkih Alpa, njihovi su areali karakterizirani izrazitom disjunkcijom. Endemična vrsta *Helictotrichon petzense* nastanjuje vrlo malo područje u istočnim Karavankama i Kamniškim Alpama. *H. convolutum* predstavlja vrstu kamenih i pješčanih staništa u eumediteranskom području od Sicilije do Grčke (i vjerojatno Turske?).

4. Tetraploidne vrste *Avenula blavii* i *A. aetolica* obilježene su kao endemske vrste centralnih odnosno južnih planina Balkanskog poluotoka.

5. U prošlosti visoko poliploidne vrste bile su zamjenjivane. One imaju težišta u tri dobro ograničena područja: *Avenula cycladum* s.l. predstavlja skupinu mikrospecijesa u obalnom području južnog dijela Egejskog mora s jako raskidanim arealom. *A. adsurgens* je tipična vrsta kontinentalnih područja istočnog dijela istočnih Alpa do Transilvanije,

no ona nedostaje u nizinskom dijelu Mađarske. Po našem sadašnjem shvaćanju *A. praeusta* vjerojatno predstavlja vrstu alpskih livada istočnog dijela južnih Alpa.

6. Vrsta *Avenula pratensis* i vrsta *A. planiculmis* vrlo su često bile zamjenjivane s drugim vrstama. Čini se da ih na Balkanskom poluotoku nema.

Prof. Dr. Wilhelm Sauer
Lehrstuhl Spezielle Botanik
Institut für Biologie I
Universität Tübingen
Auf der Morgenstelle 1
D-7400 Tübingen (B. R. Deutschland)