Zeitschrift: Boissiera : mémoires de botanique systématique
Herausgeber: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève
Band: 22 (1973)

Artikel: Monographie der Gattung Ptilostemon (Comopsitae)
Autor: Greuter, Werner
Kapitel: Allgemeiner Teil
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-895602

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

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

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

Download PDF: 13.07.2025

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

Allgemeiner Teil

In diesem dritten Hauptabschnitt sollen die allgemeinen Gesichtspunkte, die sich aus den vorgehend dargelegten Beobachtungen und Tatsachen ergeben, diskutiert werden, insbesondere die systematische Stellung und Gliederung der Gattung und ihre mutmassliche phylogenetische Herkunft und Entwicklung. Auch kritische Bemerkungen zu den einzelnen Arten, zu ihrer Variabilität und infraspezifischen Differenzierung, zur Nomenklatur und Typifizierung sollen hier Platz finden. Den angemessenen Rahmen für diese Betrachtungen, wir für die Arbeit überhaupt, liefert ein historischer Überblick, welcher, ausgehend von der Entdeckungsgeschichte der einzelnen Sippen, die mannigfachen und widersprüchlichen systematischen Auffassungen der bisherigen botanischen Literatur zusammenfasst.

Historischer Überblick

Vor 1753 entdeckte Sippen

In vorlinnaeischer Zeit sind 8 Sippen (7 Arten) von *Ptilostemon* entdeckt worden, von welchen Linnaeus (1753) selbst nur 3 mit gültigen Namen versah: *Carduus Casabonae, C. stellatus* und *Serratula Chamaepeuce.*

Diese letztere Art, *P. Chamaepeuce,* ist vermutlich die zuerst gefundene. Unter dem Namen *Stoebe capitata rosmarini folio* erscheint sie in der ersten Auflage der "Plantae... quae in monte Baldo... reperiuntur" von Giovanni Pona, deren Vorrede von 1595 datiert ist, die aber erst von Clusius (1601) veröffentlicht wurde (die bisweilen hierzu zitierte *Chamaepeuce Pliniana* Anguillara 1561 gehört bestimmt nicht zu unserer Art). Die von Pona beschriebene und abgebildete Pflanze gedieh in den Grünhäusern der Herren Nichesola, auf deren Landgut Pontonum, und lag überdies, unter dem Namen *Chamaepiper,* im Herbar des Berthiolus. Die meisten Pflanzen in Pontonum stammten von G. V. Pinello, dem Mittelsmann des auf Kreta tätigen venezianischen Arztes und Botanikers Onorio Belli; *"Chamaepiper"* ist offensichtlich ein Schreibfehler für *Chamaepithys,* den Namen, den Belli für diese Pflanze geprägt hat. Beides weist recht eindeutig auf Belli als den Entdecker der Art und somit der Gattung.

Zwischen seiner ersten Beschreibung als *Stoebe* und seiner Validierung in der Gattung *Serratula* erlebte *P. Chamaepeuce* viele Namen- und Gattungswechsel, die das bedeutende Interesse der damaligen Botaniker an seiner auffälligen, exotisch anmutenden Erscheinung, aber auch ihre Ratlosigkeit bezüglich seiner angemessenen systematischen Zuordnung erkennen lassen. Genannt seien als wichtigste Etappen Bauhin (1623, als *Jacea fruticans pini folio*), Alpino (1627, als *Chamaepeuce cretica*), Vaillant (1719, als *Rhaponticoides frutescens, Elichrysi folio, capitulo turbinato, flore purpurascente*) und Linnaeus (1738, als *Centaurea calycibus inermibus: squamis lanceolatis, foliis linearibus confertis integerrimis*).

Ungefähr gleich alt wie für *P. Chamaepeuce* ist unsere Kenntnis von *P. Casabonae.* Zwar die *Acarna Theophrasti* des Anguillara (1561) und die spätere des de l'Obel (1576) gehören, obschon Linnaeus (1753) sie als Synonyme zu seinem *Carduus Casabonae* stellt, bestimmt nicht hierher – wohl aber die gut beschriebene und abgebildete "Acarna di Theophrasto" des Imperato (1599). Was das Datum der Veröffentlichung anbelangt, hat *P. Casabonae* also sogar den Vorrang, wenn auch nur um 2 Jahre. In späteren vorlinnaeischen Publikationen ist die Art mehrfach erwähnt.

P. gnaphaloides fand zwar erst verhältnismässig spät, durch Cirillo (1788), in die botanische Literatur Eingang. Doch wurde er schon zu Beginn des 17. Jahrhunderts entdeckt und gesammelt, da Cirillo erwähnt, er sei im Herbar des Ferrante Imperato († 1625) vertreten.

P. stellatus wurde erstmals von Morison (1669, als *Carduus Leucoii foliis*) beschrieben, offenbar aufgrund kultivierten Materials. Auch dem 1673 verstorbenen Barrelier war er bekannt (Barrelier 1714, als *Carduus purp. cyanj folio*), und weitere vorlinnaeische Autoren erwähnen ihn unter verschiedenen Namen.

Dass Barrelier der erste war, der *P. stellatus* im Gelände entdeckte, ist wahrscheinlich. Beinahe sicher ist es jedenfalls bei zwei weiteren Arten: *P. hispanicus* und *P. strictus,* Funde, die erst lange nach seinem Tod veröffentlicht wurden (Barrelier 1714, als *Carduus ferox hispanicus, spinis majoribus* und *Carduus nemorosus Italicus*). Beide Arten erscheinen aber schon etwas früher in der Literatur, *P. strictus* bei Trionfetti (1685, als *Carduus pycnopolycephalus sylvestris*), *P. hispanicus* bei Tournefort (1700, als *Carduus polyacanthus, Hispanicus, breviore folio, longissimis aculeis munito*).

1691 veröffentlichte Plukenet unter dem Namen *Jacea fruticans pini folio* (Bauhins Bezeichnung für *P. Chamaepeuce*) eine Abbildung, welche, obschon sie alles andere als hervorragend ist, offensichtlich *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus* darstellen soll. Als Sammler wird ein gewisser Wheler angegeben, ziemlich sicher derselbe George Wheler, welcher im Jahr 1675 Griechenland bereiste (vgl. Greuter & Rechinger 1967). Das Zitat wurde später allgemein zu *P. Chamaepeuce* gezogen, so insbesondere auch von Linnaeus im Protolog seiner *Serratula Chamaepeuce.* Natürlich kommt es als Typus dieses Namens keinesfalls in Betracht!

Als letzte der vorlinnaeischen Arten muss schliesslich noch *P. niveus* erwähnt werden, welcher sich bei Cupani (1696) als *Carduus Camaelion niger dictus, purpureo-caerulescens, Spinae albae minoris angustifoliae foliis, latioribus, candidissimis* findet.

Nach 1753 entdeckte Sippen

Die erst nach 1753 entdeckten Sippen sind, in der Reihenfolge ihrer mutmasslichen Auffindung, die folgenden:

1787, *P. diacantha,* durch Labillardière;
1787, *P. Chamaepeuce* var. *cyprius,* durch Sibthorp;
1793, *P. echinocephalus,* durch Boeber (ob schon vor 1785 durch Hablizl?);
< 1796, *P. afer,* kultiviert nach Jacquin;
< 1803, *P. Chamaepeuce* var. *camptolepis,* kultiviert nach Desfontaines;
1836, *P. afer* subsp. *eburneus,* durch Kotschy;

1836, *P. diacantha* subsp. *turcicus,* durch Kotschy;
1854, *P. rhiphaeus,* durch Cosson;
1871, *P. dyricola,* durch Ball;
1886, *P. Chamaepeuce* var. *elegans,* durch Major;
1911, *P. rhiphaeus* var. *tetauensis,* durch Pitard;
1917, *P. leptophyllus,* durch Ducellier;
1930, *P. abylensis,* durch Font Quer und Maire.

Bastarde

Von den 4 bisher bekanntgewordenen Bastarden entstand der erste, *P.* x *parisiensis,* anfangs des 19. Jahrhunderts spontan in botanischen Gärten; *P.* x *tauricola* sammelte Haussknecht im Jahr 1865; *P.* x *Grandei* wurde 1912 von Lacaita entdeckt und auch gleich richtig als Hybride gedeutet; endlich fand Pabot 1955, als jüngste Novität in unserer Gattung, *P.* x *Pabotii.*

Kultur

Die Geschichte der Systematik unserer Gattung ist, wenigstens in ihrer Frühzeit, eng verknüpft mit ihrer Kultur. Mehrere *Ptilostemon*-Arten waren im vorigen Jahrhundert in den botanischen Gärten Europas weit verbreitet und als Zierpflanzen und Kuriositäten hochgeschätzt: *P. Chamaepeuce,* wie wir gesehen haben, schon im frühen 17. Jahrhundert, und auch *P. stellatus* und *P. Casabonae* schon in vorlinnaeischer Zeit. Dazu gesellten sich später *P. strictus* (infolge von Transkriptionsfehlern oft als *"Cnicus rectus"* oder *"pictus"*), *P. afer* subsp. *afer, P. Chamaepeuce* var. *camptolepis, P. gnaphaloides* subsp. *gnaphaloides* und vorübergehend, in Russland, *P. echinocephalus.*

Heute sind fast alle diese Sippen aus der Kultur ausgeschieden, auch die sporadische Wiederanzucht von *P. Chamaepeuce* scheint kaum Widerhall zu finden. *P. gnaphaloides* überdauert, wenn überhaupt, höchstens noch halbwild in einigen Gärten der Riviera. Die einzige Art, die sich zäh im Repertoire der Gartenkataloge halten konnte und die, trotz der gründlichen Richtigstellung durch Ludwig (1966), ebenso zäh an ihrem in Gärtnerkreisen eingebürgerten falschen Namen, *"Chamaepeuce diacantha",* festzuhalten scheint, ist *P. afer.* Die Modeströmungen sind auch im Bereich der Botanischen Gärten unbarmherzig.

Klassifikationen vor Cassini

Rückblickend kann man die hauptsächlichen Mängel der frühen Versuche systematischer Einordnung von *Ptilostemon*-Arten in zwei Kategorien einteilen: Einerseits wurden die hierhergehörigen Pflanzen verschiedenen Gattungen zugewiesen, das heisst das, was für uns die Gattung *Ptilostemon* darstellt, wurde als heterogen empfunden; anderseits wurden die *Ptilostemon*-Sippen mit Arten ganz anderer Gattungen unter einen Hut gebracht, und die systematisch wesentlichen Unterschiede gegenüber den übrigen Cynaroideen wurden entweder nicht erkannt oder unterbewertet. Schon in der Zeit vor Cassinis grundlegenden Neubearbeitungen, die in

seinem genialen Entwurf eines natürlichen Systems der Kompositen (Cassini 1829) gipfelten, sind hin und wieder Ansätze zur Überwindung der einen oder anderen dieser Hauptschwierigkeiten, wenn auch nie beider gleichzeitig, feststellbar.

Eines der wichtigsten Einteilungskriterien früherer Systeme war das Vorhandensein oder Fehlen von Dornen. Infolgedessen wurde der unbewehrte *P. Chamaepeuce* konsequent zu den "Nichtdisteln" gestellt und zunächst mit der Gattung *Centaurea* bzw. ihren Segregaten: *Stoebe* oder *Jacea,* vereinigt. Vaillant (1719) stellte sie zu seiner *Rhaponticoides,* einer heterogenen Sammelgattung diverser meist den *Centaureinae* zugehöriger Arten mit ganzrandigen, dornenlosen Hüllblättern ohne trockenhäutiges Anhängsel. Linnaeus führte sie zunächst (1738) unter *Centaurea,* dann (1753) unter *Serratula,* schliesslich (1767) unter *Staehelina,* und dabei sollte es, infolge seiner erdrückenden Autorität, bis zum Beginn des 19. Jahrhunderts bleiben. Es ist bezeichnend für das Gewicht dieses Einflusses, dass manche Autoren (Desfontaines 1804, 1815; Steudel 1821) *P. Chamaepeuce* unter *Staehelina* beliessen, obschon sie eine davon nur unwesentlich verschiedene Form als *Carduus* oder *Cnicus fruticosus* führten, und dies, wie sie anderwärts (Desfontaines 1809) beweisen, wider besseres Wissen!

Die "Distelarten" von *Ptilostemon* wurden zu ganz anderen Gattungen gestellt: *Acarna, Cardunculus, Polyacanthus* und insbesondere *Carduus,* wo sie Linnaeus (1753) beliess. Meist wurden all diese Arten in einer selben Gattung untergebracht: in *Carduus* und später, aufgrund des federigen Pappus, in dessen *Cnicus* oder *Cirsium* genanntem Segregat. Fehltritte wie die Versetzung von *P. echinocephalus* zu *Serratula* durch Poiret blieben vereinzelt.

Es muss betont werden, dass die verschiedene Behandlung, welche einerseits *P. Chamaepeuce,* anderseits die übrigen *Ptilostemon*-Arten erfuhren, zunächst nicht auf dem auffälligen Habitus des erstgenannten beruhte (der ja auch in der *Centaurea*-Verwandtschaft nicht weniger hervortritt), sondern auf dem rein technischen Merkmal des Fehlens oder Vorhandenseins von Dornen. So wurde der habituell durchaus mit *P. Chamaepeuce* übereinstimmende und oft mit ihm verwechselte *P. gnaphaloides,* welcher Dörnchen am Grund der oberen Stengelblätter und leicht stechende, wenn auch nicht eigentlich dornige Hüllblätter besitzt, von Anfang an (1788!) in der Gattung *Carduus* beschrieben und auch später nie zu *Staehelina* überführt (wenn auch irrtümlich unter dem Namen *Staehelina tenuifolia* neu beschrieben).

Der offenbar erste, welcher die künstliche Zweiteilung der heutigen Gattung *Ptilostemon* überwand und die völlig verfehlte Zuordnung von *P. Chamaepeuce* zu *Staehelina* korrigierte, war Desfontaines (1809): Er stellte die Art, und mit ihr deren neu als *Cnicus fruticosus* beschriebene Variante, in die Gattung *Cnicus* (im Sinne von *Cirsium*). Damit war die Diskussion über die angemessene Stellung von *P. Chamaepeuce* erneut eröffnet; sie war, als Cassini wenig später (1816) seine neue Gattung *Ptilostemon* aufstellte, noch längst nicht abgeschlossen.

Die Erkenntnis der generischen Selbständigkeit von *Ptilostemon* war vor Cassinis Zeit nicht über erste Ansätze hinaus gediehen. Zwar im 17. Jahrhundert waren einzelne Arten verschiedentlich, wohl mehr infolge der Schwierigkeit, sie kunstgerecht unterzubringen, als nach gründlichem Studium und der Ermittlung von Differentialmerkmalen, mit neuen Gattungsnamen belegt worden: *Chamaepeuce* (Alpino 1627) für *P. Chamaepeuce, Polyacanthus* (Bauhin & Cherler 1651) für *P. Casabonae* und *Cardunculus* (Cupani 1696) für *P. stellatus.* In keinem Fall wurde eine Gattungsbeschreibung geliefert und die Gattung formal eindeutig als

solche vorgeschlagen. Spätere Autoren haben diese Namen denn auch nicht übernommen.

Einen ganz entschiedenen Fortschritt machte Vaillant (1719), als er die 4 ihm bekannten "Distelarten" von *Ptilostemon,* zusammen mit der tatsächlich verwandten *Notobasis syriaca,* in seiner neuen Gattung *Polyacantha*[1] vereinigte und zu ihrer Charakterisierung eines der systematisch wesentlichen Merkmale, die Fruchtform, mit heranzog: "Ses ovaires sont des corps spheroïdes, ou des toupies un peu aplaties, couronnées de plumes & nichées entre les poils du placenta". Aber Vaillant ist in seinem Jahrhundert der einzige geblieben, der eine gewisse Einsicht in die natürlichen Zusammenhänge dieser Gruppe erlangte. Und auch bei ihm blieb diese Einsicht unvollkommen, da er *P. Chamaepeuce,* wie soeben erwähnt, in eine ganz andere, übrigens sehr heterogene Gattung, *Rhaponticoides,* stellte.

Summieren wir die Entdeckung Vaillants, dass die *Ptilostemon*-"Disteln" eine selbständige, wohl charakterisierte Gruppe bilden, und die viel spätere Desfontaines', dass der unbewehrte *P. Chamaepeuce* in Wirklichkeit eine "Distel" ist, so sind wir vom heutigen Stand der Erkenntnis nicht gar so weit entfernt. Doch handelt es sich bei Vaillant und Desfontaines um Einzelerscheinungen, und die alteingebürgerten Irrtümer, legitimiert durch Linnaeus, vermochten bis zum Auftreten Cassinis jeden wirklichen Fortschritt zu vereiteln.

Henri Cassini

Dieser eine Forscher hat in der Systematik unserer Gruppe, die er in zahlreichen zwischen 1816 und 1826 erschienenen Veröffentlichungen behandelte, den endgültigen Durchbruch herbeigeführt. Man darf ohne weiteres behaupten, dass er auf diesem speziellen Gebiet mehr geleistet hat, als alle übrigen Botaniker vor und nach ihm zusammengenommen.

Dass Cassini, für seine Zeitgenossen eine sehr umstrittene Erscheinung, um nicht zu sagen ein Schwerenöter und Querulant, heute allgemein als Begründer der Kompositen-Systematik gilt, beruht auf seinem analytischen Talent, auf seiner überragenden Beobachtungsgabe und auf der Genauigkeit und Prägnanz seiner Beschreibungen. Es beruht auch auf der Vielfalt des von ihm untersuchten Materials und auf seiner sehr tiefreichenden Einsicht in die natürliche Gliederung der Familie, welche ihn zu einer Einteilung führte, die noch heute, abgesehen von kleineren Retouchen, unverändert gültig ist. Eine eingehende Würdigung der Bedeutung Cassinis für die Kompositenkunde findet sich bei Small (1917).

Die Gattungs- und Artsystematik Cassinis kann sich freilich dem Vorwurf nicht ganz entziehen, zu analytisch vorzugehen und offensichtliche (Cassini selbst auch meist bewusste) natürliche Zusammenhänge wegen oft recht irrelevanter, geringer Unterschiede zu sprengen. Viele von Cassinis neuen Gattungen wurden denn auch bald zu Untergattungen und Sektionen degradiert oder ganz eingezogen (nicht selten freilich, um nach einiger Zeit "wiederentdeckt" und rehabilitiert zu werden). Was

[1] Wäre dieser Gattungsname später im Sinne Vaillants validiert worden, so müsste er wohl heute anstelle von *Ptilostemon* verwendet werden. Dies war aber nicht der Fall, und die orthographische Variante *Polycantha* Hill (1762) bezieht sich, wie Dandy (1967) zutreffend bemerkt, in erster Linie auf *Carduus* sensu stricto.

die Arten betrifft, so beeinträchtigt Cassinis Ruf hauptsächlich die seinerzeit wohl zulässige, im Licht der modernen Nomenklaturregeln aber verdammungswürdige, von ihm recht konsequent befolgte Praxis, die Namen bei der Überführung in eine neue Gattung zu ändern. Mit Ausnahme von *Lamyra diacantha, L. alata* und *L. glabella* sind sämtliche von Cassini vorgeschlagenen Binome im Bereich von *Ptilostemon* illegitim.

Cassini hat sowohl die Eigenständigkeit der *Ptilostemon*-Arten als auch ihre enge Zusammengehörigkeit erkannt. Er hat es aber vorgezogen, sie nicht in einer einzelnen Gattung zusammenzufassen, sondern gleich 3 neue Genera für sie aufzustellen, die sich sozusagen ausschliesslich durch die Gestalt der Hüllblattanhängsel unterscheiden. Er vereinigte sie zusammen mit einer vierten, nicht ganz so nahe verwandten, *Notobasis,* in einer "Gruppe" *Lamyreae.* Diese Gruppe charakterisiert Cassini (1826) hauptsächlich durch die Gestalt der Früchte, deren Form er sehr treffend beschreibt und dabei auch die Abwesenheit eines Kragens und eines apikalen Elaiosoms ("bourrelet", wörtlich Fettpolster) betont. Die drei uns hier interessierenden "Gattungen" unterscheiden sich gemeinsam von *Notobasis* durch die Abbruchstelle der Frucht (aréole basilaire), die bei dieser schlitzförmig und subbasal-abaxial, bei jenen rundlich und basal ist.

Ptilostemon, von Cassini (1816) zunächst sehr unvollkommen beschrieben, soll sich (nach Cassini 1822, 1826, 1826a) vor *Lamyra* und *Platyraphium* durch Hüllblätter auszeichnen, deren Anhängsel kurz, steif, zylindrisch-konisch, etwas stechend, aber nicht eigentlich dornig sind. Im übrigen war, wie Cassini (1826: 330) selbst gesteht, hauptsächlich der abweichende Habitus dafür verantwortlich, dass die Gattung von den anderen *"Lamyreae"* getrennt blieb: "le port très-remarquable des *Ptilostemon* est tellement étranger à la tribu des Carduinées, qu'on n'hésiteroit pas à les en exclure ... si l'on s'arrêtoit aux apparences extérieures". Cassini kannte nur *P. Chamaepeuce,* den er *"P. muticum"* taufte und zu dem auch sein zweiter Vertreter, *"P. appendiculatum"* (ein illegitimer Ersatz für *Cnicus fruticosus* Desf.) gehört. Hätte ihm auch Material von *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus* vorgelegen, so wäre er aufgrund seiner eigenen Definitionen kaum umhin gekommen, *Ptilostemon* und *Lamyra* zu vereinigen.

Lamyra wurde zuerst als Untergattung von *Cirsium* aufgestellt (Cassini 1818), und zwar für eine einzige Art, *P. stellatus.* Als Gattungsmerkmal galt neben der Fruchtform auch die schwammige, höckerförmige Anschwellung innen am Grund der Hüllblattanhängsel, die bei dieser Art in der Tat besonders auffällig ist. 1822 erhob Cassini dann *Lamyra* in den Gattungsrang und rechnete ihr alle damals bekannten *Ptilostemon*-Arten mit Ausnahme von *P. Chamaepeuce* zu, darüber hinaus, mit Fragezeichen, auch *Cirsium horridum* (Lag.) Lag. (in Wirklichkeit eine *Cynara*), von welcher er kein Material gesehen hatte. Als gattungscharakteristisch gegenüber *Ptilostemon* und *Platyraphium* gilt (Cassini 1826) wiederum die Hüllblattform, insbesondere der Umstand, dass der Basalteil am Anhängselansatz deutlich zusammengezogen und dass das Anhängsel robust, pfriemlich, dornig und innen am Grund schwammig verdickt ist.

Platyraphium begründete Cassini (1825), als er feststellte, dass die Hüllblätter von *P. afer* nicht mit jenen seiner *Lamyra*-Beschreibung übereinstimmen: Die Basis geht ohne jede Einschnürung in das flache, schmal dreieckige Anhängsel über, das am Grund nicht höckerig verdickt ist. Die Randdörnchen dieser Hüllblätter erwähnt Cassini nicht, die seiner Beschreibung zugrundeliegende Pflanze, ein im Jardin du Roi in Paris kultiviertes Exemplar, besass offenbar keine. Diese Pflanze

war irrtümlich als *"Cnicus diacantha"* etikettiert, und deshalb nennt Cassini als Typus von *Platyraphium* ausdrücklich *Carduus diacantha* Labill. Seine Wahl ist leider unumstösslich (vgl. Greuter & Rechinger 1967). Als er den Irrtum bemerkte, kam Cassini (1826) auf seinen ersten Entscheid zurück und bezeichnete nunmehr sein *"Platyraphium Jacquini" (≡ P. afer)* als typus generis. *Carduus diacantha,* den er nur von Labillardières Abbildung her kannte, beliess er jedoch, wenn auch mit Vorbehalt, bei *Platyraphium.* In Wirklichkeit hätte er ihn, seinen Definitionen entsprechend, bei *Lamyra* unterbringen oder, aufgrund der deutlich mehrnervigen Hüllblätter, als eigene Gattung abtrennen müssen.

Cassinis Untersuchungen führten also im Laufe der Jahre, über verschiedene in seinen Publikationen deutlich sichtbare Erkenntnisstufen, zu einer durchaus wirklichkeitsnahen Auffassung unserer Gattung als Gruppe nahe verwandter, von allen übrigen Gattungen (mit Ausnahme vielleicht von *Notobasis*) getrennter Arten, die er jedoch auf drei Kleingattungen verteilte. Was Cassini selbst von vielen seiner Neuschöpfungen hielt, sagt er übrigens sehr deutlich (Cassini 1826: 317): "La multiplication des genres ... met en évidence une foule de ressemblances et de différences, négligées par les botanistes... C'est ce qui nous a décidé à créer beaucoup de genres, qu'on admettra tout au plus comme des sous-genres, parce qu'ils sont distingués seulement par des caractères qu'on trouvera sans doute insuffisants et trop minutieux. Mais ... la découverte des affinités résulte presque toujours des observations les plus minutieuses."

Vergleicht man Cassinis Einteilung (ausschliesslich der ihm nur aus der Literatur bekannten Arten *Carduus diacantha* und *Cirsium horridum*) mit der hier vorgeschlagenen, so erkennt man, dass seine Gattungen *Platyraphium* und *Ptilostemon* mit unseren gleichnamigen Sektionen übereinstimmen, und dass *Lamyra,* welche nebst *P. stellatus* aus der Untergattung *Lamyra* noch Arten aus 4 verschiedenen Sektionen der Untergattung *Ptilostemon* enthält, gleichsam einen Sammeltopf für die übrigen *Ptilostemon*-Arten darstellt.

Wie gründlich, genau und klarsichtig Cassini gearbeitet hat, erkennt man übrigens erst bei aufmerksamer Lektüre seiner weit zerstreuten Beiträge. Es gibt kaum ein Merkmal, möge es noch so unauffällig sein, das ihm entgangen wäre und das er nicht in knapper und treffender Formulierung irgendwo beschreibt. Vielfach sind diese Beobachtungen von grossem biologischem und systematischem Interesse, und sehr oft gerieten sie späterhin in völlige Vergessenheit. Beispiele solcher seither verschollener Entdeckungen sind die nichtfederigen Pappi der Randblüten (erwähnt für *Ptilostemon,* Cassini 1826a), die männlichen Randblüten (nur für *Notobasis,* Cassini 1825), die starke Reduktion von Griffelspitze und Fegeapparat bei *P. stellatus* (Cassini 1822) und die Striemen der Konnektiv-Anhängsel (für *Ptilostemon,* Cassini 1826a).

Neuere Tendenzen

Seit Cassini war die Behandlung der hier besprochenen Sippen alles andere als einheitlich, und diese Unsicherheit war mit ein Grund für die Entstehung der vorliegenden Revision. Es lassen sich vier Grundtendenzen feststellen.

Eine erste entspricht der hier vertretenen Auffassung: der Vereinigung der drei Cassinischen Segregate *Ptilostemon, Lamyra* und *Platyraphium* in einer einzigen,

selbständigen Gattung. Sie erfolgte erstmals durch Candolle (1838), welcher mit sicherer Hand die richtige Konsequenz aus Cassinis Vorarbeit zog, dabei aber leider dem vorlinnaeischen, unter den heutigen Nomenklaturregeln nicht gültig veröffentlichten (bzw. bei Candolle illegitimen) Namen *Chamaepeuce* vor dem ältesten Cassinischen, *Ptilostemon,* den Vorzug gab. Die drei früheren Gattungen führt Candolle als Sektionen.

Neben ihren offensichtlichen Vorzügen weist Candolles Revision auch etliche Mängel auf, die meist Einzelheiten betreffen. *P. Chamaepeuce* erscheint gleich unter drei verschiedenen Artnamen, deren letzter, *Chamaepeuce polycephala,* neu ist; unter dem zweiten, *Chamaepeuce fruticosa,* ist irrtümlich ein Beleg von *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus* mit zitiert, was späterhin zum konsequenten Missbrauch des Namens im Sinne dieser letzteren Sippe geführt hat (Greuter 1969). Die Sektion *Platyraphium* ist vollends heterogen geworden, denn sie enthält als Fremdkörper nicht nur *P. diacantha* und neu *P. echinocephalus,* die nach Cassinis Definition zu *Lamyra* gehörten, sondern auch Arten aus drei anderen Gattungen: *Lamyropsis* (*Chamaepeuce cynaroides;* dieser Irrtum ist, solange keine Früchte vorliegen, infolge der habituellen Übereinstimmung sehr verständlich), *Cynara* (*Chamaepeuce horrida,* die von Cassini übernommen wurde) und *Notobasis* (*Chamaepeuce firma,* von welcher ebenfalls kein Material vorlag und die spätere Autoren als species dubia behandelten).

Der grosse Einfluss des "Prodromus" führte natürlich zur Annahme der Gattung *Chamaepeuce* in zahlreichen Florenwerken, floristischen Arbeiten und Herbarien. Besondere Erwähnung verdient dabei Nyman (1879), nicht nur, weil dieses Werk seinerseits eine beträchtliche Ausstrahlung besass, sondern besonders deshalb, weil es die nicht zur Gattung gehörenden Elemente unterdrückte bzw. ausschloss. Dies gilt vornehmlich für *Lamyropsis cynaroides,* welche, nach dem Vorbild Boissiers (1875), zu *Cirsium* gestellt wurde. Bei Nyman hat die Gattung *Chamaepeuce,* was die europäischen Arten anbelangt, erstmals genau den Umfang, der hier für *Ptilostemon* angenommen wurde.

In diesem Jahrhundert geriet die Gattung *"Chamaepeuce"* etwas in Vergessenheit und erscheint nur noch sporadisch (z.B. bei Rechinger 1943) in Florenwerken. Neulich (in Greuter & Rechinger 1967) habe ich sie unter dem nomenklatorisch korrekten Namen *Ptilostemon* wieder aufgenommen, und Dittrich (1970) hat durch karpomorphologische Untersuchungen die Berechtigung dieses Vorgehens bestätigt.

Schon bald nach der Aufstellung von *Chamaepeuce* durch Candolle begannen sich kritische Stimmen zu melden, welche sich vor allem mit den zur Gattungsbegrenzung verwendeten Merkmalen befassten. Dies ist nicht weiter erstaunlich, wenn man bedenkt, dass Candolle in dieser Beziehung recht oberflächlich vorging, die feineren, von Cassini korrekt beobachteten Merkmale der Abbruchnarbe und der Apikalplatte der Frucht vernachlässigte und als Hauptunterschied gegen *Cirsium,* völlig unzutreffend, die "fructûs cortice duro nec membranaceo" anführt.

Die erste, durchaus positiv zu wertende Kritik findet sich bei Moris (1840-1843), welcher betont, dass "fructuum areolae terminalis forma et umbo obsoletus, aptius *Chamaepeucem* a *Cirsio* discriminare videntur quam pericarpium, antherarum caudae et stigmata". Moris behält die Gattung *Chamaepeuce* bei. Reichenbach (1852-1853) dagegen, der sich recht ausführlich mit dieser Frage auseinandersetzt,

kehrt wenn auch zögernd zur Bezeichnung *Cirsium* zurück. Nicht ohne Grund verwirft er mehrere der von Candolle mangelhaft formulierten Differentialmerkmale. Er anerkennt, dass er bei den meisten der von ihm untersuchten 12 Arten keine reifen Früchte gesehen hat, und empfiehlt diese zu weiterem Studium, da sie die gesuchten stichhaltigen Merkmale zur Abtrennung von *"Chamaepeuce"* vielleicht doch noch liefern möchten. Interessanterweise hat er als erster auch den Pollen betrachtet und festgestellt, dass er bei *P. stellatus* "glatt" (in Wirklichkeit schwach warzig), bei *P. Chamaepeuce* aber echinulat ist.

Im Gefolge dieser kritischen Stellungnahmen zeichnete sich gegen Ende des 19. Jahrhunderts eine äusserst synthetische Gegenbewegung ab. Bentham & Hooker (1873) zogen die ganze Gattung *"Chamaepeuce"* als Sektion *Lamyra* zu *Cnicus* (im Sinne von *Cirsium*). Hoffmann (1893) führte sie in Form zweier Sektionen, *Lamyra* (einschliesslich *Platyraphium*) und *Ptilostemon,* unter *Cirsium.* Baillon (1886) ging noch viel weiter, indem er unsere Gattung, nebst *Cirsium, Cynara* und vielen anderen, in eine Riesengattung *Carduus* einbezog. Damit fand er zwar begreiflicherweise keine Gefolgschaft, wählte jedoch die unserer Meinung nach (Greuter & Dittrich 1973) vom systematischen Standpunkt einzig logische Alternative zur Anerkennung von *Ptilostemon* als Gattung.

Benthams und Hoffmanns Einfluss verhalfen der erweiterten Fassung von *Cirsium* zu ziemlich allgemeiner Geltung. Auch der Spezialist Petrak (1914), der allerdings unsere Gruppe nicht ausführlich bearbeitete, entschloss sich, sie im Rang einer Untergattung bei *Cirsium* zu belassen. Die unabhängige Revision der Sektion *Ptilostemon* durch Vierhapper (1919) und Pampanini (1921) geschah ebenfalls unter dem Gattungsnamen *Cirsium.* Die Mehrzahl der neueren Florenwerke folgt diesen Beispielen.

Eine dritte Tendenz zeichnet sich dadurch aus, dass sie den Habitus, insbesondere den halbstrauchigen Wuchs und die mangelnde Bedornung der Sektion *Ptilostemon,* höher bewertet als die Organisationsmerkmale im Bereich von Blüte und Frucht. Sie stellt gegenüber den Auffassungen Cassinis und Candolles unbedingt einen Rückschritt dar und ist nicht viel höher zu bewerten als offensichtliche Versehen wie die Versetzung von *P. Chamaepeuce* in die Gattung *Pteronia* durch Sprengel und die Neubeschreibung der Gattung *Koechlea* Endl. für dieselbe Art.

"Pionier" dieser Tendenz ist Grisebach (1846), welcher *P. afer,* unter der irrtümlichen Bezeichnung *Cirsium cynaroides,* als Sektion *Lamyra* zu *Cirsium* stellt, während er *P. Chamaepeuce,* als *"Chamaepeuce fruticosa",* gattungsmässig davon abtrennt. Seine eingeschränkte *"Chamaepeuce"* soll "filamentis plumosis, pappo uniseriali et caule frutescente a Cirsio diversa" sein, doch ist von diesen Differentialmerkmalen das erste nicht durchgreifend, das zweite imaginär (es beruht auf einem Versehen in Candolles Beschreibung von *Chamaepeuce* sect. *Ptilostemon*), sodass lediglich der strauchige Wuchs als Gattungscharakter übrigbleibt.

Grisebachs Vorgehen wäre wohl ein Einzelfall geblieben, hätte nicht Boissier (1875) es übernommen und ihm dadurch zu einer gewissen Geltung verholfen. Noch zu Beginn unseres Jahrhunderts wurde es von einem der wichtigeren Florenwerke (Halácsy 1902) nachgeahmt.

Die vierte systematische Auffassung ist die weitaus jüngste und somit modernste. Man kann sie als Synthese von Candolles und Boissiers Gliederungen bezeichnen,

oder als teilweise Rückkehr zur Splittertendenz Cassinis. Sie behält *Ptilostemon* im ursprünglichen engen Sinn (also im Umfang unserer gleichnamigen Sektion, bzw. Boissiers Gattung *Chamaepeuce*) bei, anerkennt daneben aber eine zweite von *Cirsium* unabhängige Gattung *Lamyra,* die alle übrigen Arten umfasst.

Als entfernten Vorläufer dieser Tendenz könnte man Lessing (1832a, b) anführen, welcher Cassinis *Ptilostemon* sensu stricto unverändert übernimmt (aber zu den *Centaureinae* in die Nähe von *Serratula* stellt), *Lamyra* und *Platyraphium* dagegen in einer separaten Gattung vereinigt, die er kühn, aber in doppelter Hinsicht illegitim, *Cirsium* nennt. (Er beruft sich dabei auf Gaertner 1791, doch beschreibt dieser lediglich die Frucht von *Notobasis,* und diese verweist Lessing, 1832b: 438, ausdrücklich zu *Carduus;* auch *Cirsium* im landläufigen Sinn wird dieser letzteren Gattung einverleibt.)

Die eigentliche Begründerin der Lehre eines Gattungspaares *Ptilostemon-Lamyra* ist Tamamšjan (1954). In sorgfältiger Kleinarbeit untersucht sie zunächst die Frage der Eigenständigkeit gegenüber *Cirsium* und bejaht sie eindeutig aufgrund der Morphologie und Anatomie der Früchte, der Behaarung der Filamente und der Gestalt der Antheren. Die generische Verschiedenheit von *Lamyra* und *Platyraphium* verneint sie, da sie keine weiteren Merkmale findet, die mit dem Unterschied in der Hüllblattgestalt parallel gehen; sie lässt *Platyraphium* (im Sinne von *P. afer*) bestenfalls als Untergattung von *Lamyra* gelten. Dagegen soll *Ptilostemon* von *Lamyra* "ausserordentlich" abweichen durch seinen allgemeinen Aspekt, insbesondere durch den halbstrauchigen Wuchs und die schmallinealen, nicht dornigen Blätter. Grundsätzlich neue Merkmale, welche diese habituell motivierte Trennung stützen würden, weiss Tamamšjan allerdings keine zu nennen.

Tamamšjans Arbeit ist dadurch wertvoll, dass sie durch erneute Überprüfung wichtiger, schon Cassini bekannter Merkmale die Selbständigkeit von *Ptilostemon* sensu lato gegenüber *Cirsium* klar bestätigt und überdies den illegitimen Namen *Chamaepeuce* erstmals eindeutig verwirft. Auch einige die Systematik der Einzelsippen betreffende Punkte werden gründlich diskutiert und richtiggestellt: *Chamaepeuce wachtangia* wird als Synonym von *P. echinocephalus* erkannt; *Chamaepeuce macrostachya* wird zu *P. Casabonae* verwiesen und die angeblich kaukasische Herkunft des Typus sehr zu Recht bezweifelt; schliesslich wird erstmals auf die Eigenständigkeit der anatolischen Populationen von *P. afer* hingewiesen, die ich vorstehend als subsp. *eburneus* beschrieben habe. Die neu aufgestellte *Lamyra bulgarensis* freilich lässt sich bei Berücksichtigung eines grösseren Vergleichsmaterials nicht halten.

Die neuen Ansichten bezüglich der Selbständigkeit von *Ptilostemon* und *Lamyra* haben bisher erst in Osteuropa einige Gefolgschaft erhalten. Zu erwähnen ist hier in erster Linie eine kurze Notiz von Tamamšjan selbst (1961), in welcher die betreffenden neuen Kombinationen vorgeschlagen, aber nicht validiert wurden. Schliesslich und vor allem das reichlich liederliche Produkt Sojáks (1962), wo sich zwar kein einziger neuer oder origineller Gedanke findet, dafür aber Tamamšjans ungültige Namenskombinationen regelgerecht validiert sind. Dabei hat Soják ganz offensichtlich weder die Pflanzen richtig angeschaut, noch auch die Basonymzitate selbst überprüft, welche er einfach dem "Index kewensis" entnahm. Für den allgemein als nomen dubium betrachteten *Cnicus firmus,* dessen Typus im Herbar der Universität seiner Heimatstadt liegt und zu *Notobasis syriaca* gehört, schuf er eine Neukombination unter *Lamyra.* Von *P. stellatus,* dem Typus dieses letzteren Namens, sagte er: "Ich bin der Ansicht, dass es möglich ist diese Art als besondere

Untergattung oder Sektion zur *Lamyra* einzureihen"! Solche Beispiele finden sich auch in anderen, uns hier nicht berührenden Teilen der betreffenden Arbeit; sie verdienen es nicht, mit gnädigem Schweigen übergangen zu werden.

Die Stellung und Abgrenzung der Gattung

Ptilostemon ist ein Glied der *Cardueae,* die hier im engeren Sinn aufgefasst sind, das heisst ausschliesslich der *Echinopeae, Xeranthemeae* und *Carlineae,* mit denen zusammen sie die Unterfamilie der *Cynaroideae* bilden. Die so definierten *Cardueae* umfassen zwei der herkömmlichen Subtribus, *Carduinae* und *Centaureinae,* und sicher bilden die um *Carduus* bzw. *Centaurea* sich scharenden Gattungen natürliche systematische Einheiten. Es zeigt sich aber mehr und mehr, dass damit die Vielgestaltigkeit der *Cardueae* nicht erschöpft ist, und dass neben den *Carduinae* und *Centaureinae* im engeren Sinn weitere, ebenso natürliche und systematisch gleichwertige Gattungsgruppen der taxonomischen Anerkennung harren.

Insbesondere die fruchtmorphologischen Untersuchungen Dittrichs (1966, 1968, 1970) haben Anhaltspunkte dafür geliefert, wie eine solche zukünftige Gliederung aussehen möchte. Leider umfassen diese Untersuchungen bisher erst die europäischen Gattungen; auch sollten sie, um eine solide Basis für eine systematische Neugruppierung zu liefern, auf andere Organbereiche, insbesondere auf Antheren und Griffelspitze ausgedehnt werden. Die von Wagenitz (1955) und Štepa (1960) mit ausgezeichneten Teilbearbeitungen begonnenen pollenmorphologischen Studien sollten ebenfalls ergänzt und vertieft werden.

Die vorliegende Revision ist als Beitrag zu einer solchen Neugliederung der *Cardueae* gedacht, in dem Sinne, dass sie für eine bescheidene, aber systematisch bedeutsame und bisher umstrittene Artengruppe eine möglichst grosse Zahl von Merkmalen auf breitester Basis zu untersuchen Gelegenheit bot. Da für andere *Cardueae*-Gattungen vorderhand keine so vollständigen Daten vorliegen, ist ein Vergleich mit ihnen freilich erst in beschränktem Umfang möglich und wären Vorschläge für eine systematische Neuordnung, die mehr als blosse Anregungen sein möchten, fehl am Platz.

Dittrich (1970) teilt die *Carduinae*-Gattungen, ausschliesslich der stärker abweichenden *Saussurea, Staehelina* und *Jurinea,* aufgrund der Ausbildung der Apikalregion der Früchte in 3 Gruppen ein. *Ptilostemon* gehört, zusammen mit *Lamyropsis, Notobasis, Cynara* und vielleicht *Onopordum* und *Arctium,* zur ersten dieser Gruppen: Der Pappus sitzt, wie die Krone, einer flachen Apikalplatte auf. Es ist dies zweifellos innerhalb der *Carduinae* der ursprünglichste Typus, welcher unmittelbare Beziehungen zu *Serratula,* der am wenigsten differenzierten Gattung (oder Gattungsgruppe?) der *Centaureinae,* die auch einen prinzipiell ähnlichen Pappus besitzt, erkennen lässt.

Vergleicht man *Ptilostemon* mit den übrigen genannten Gattungen, so findet man enge Beziehungen in erster Linie zu *Lamyropsis* (Dittrich 1971, Greuter & Dittrich 1973). Gerade im vegetativen Bereich sind die Übereinstimmungen teilweise (vor allem mit den Sektionen *Pterocaulos, Platyrhaphium* und *Cassinia*)

sehr auffällig und sicher nicht zufallsbedingt. Wir haben früher (l.c.) schon auf die zentrale Stellung von *Lamyropsis* im System der *Carduinae* hingewiesen, da diese Gattung gleichzeitig Beziehungen zur *Carduus-Cirsium*-Gruppe und zu *Ptilostemon* aufweist und gleichsam als Bindeglied zwischen diesen an sich grundverschiedenen Gattungen sich darbietet. Die naheliegende Deutung dieser Sachlage ist, dass *Lamyropsis* ein wenig veränderter, direkter Nachkomme jener Ahnengruppe wäre, aus welcher *Ptilostemon* und *Cirsium-Carduus* sich in stark divergierender Richtung entwickelt haben. Diese möchte ihrerseits dem Vorfahren der gesamten *Carduinae* (wohl ausschliesslich der abweichenden *Saussurea, Staehelina* und *Jurinea?*) sehr nahe stehen oder mit ihm identisch sein, und auch der gemeinsame Ursprung der *Carduinae* und *Centaureinae* möchte nicht allzufern liegen.

Freilich bedarf ein solches Schema starker Einschränkungen: Nur ein Teil der Gattungen, die in Betracht kommen, wurden bisher angemessen untersucht. Besonders die zentralasiatischen Arten aus der weiteren *Cirsium*-Verwandtschaft dürften das Bild noch wesentlich ergänzen und vielleicht modifizieren. Ein weiterer grosser Mangel, auf den neulich Rechinger (1972) hinwies, ist das Fehlen einer karpomorphologischen Bearbeitung der Gattung *Cousinia.* Diese könnte engere Beziehungen zu *Ptilostemon* aufweisen, als man bislang angenommen hat, da nicht nur in den vegetativen Organen mancher Arten, sondern auch in der Gestalt des Pollens (Štepa 1960) gewisse vielleicht mehr als nur zufällige Ähnlichkeiten bestehen.

Was *Notobasis* und *Cynara,* die weiteren nach Dittrich wesensverwandten Gattungen, betrifft, so dürften sie wohl ihrerseits mit *Lamyropsis,* mit welcher sie den Pollentyp gemeinsam haben, nicht aber direkt mit *Ptilostemon* in Verbindung stehen. Die auffällige morphologische Übereinstimmung der *Notobasis*- und *Ptilostemon*-Früchte muss teilweise auf Konvergenz beruhen. Die von Dittrich in Aussicht gestellten anatomischen Untersuchungen dürften erweisen, dass im Bau der Fruchtwand, aber auch der inneren Samenhülle, die beide bei *Notobasis* deutlich verdickt und verhärtet sind, wesentliche Unterschiede bestehen. *Notobasis* ist keinesfalls als stark spezialisierter annueller Seitenzweig von *Ptilostemon* anzusehen. Auch im vegetativen Bereich (Blattnervatur, Indument, Anwesenheit von Milchsaftschläuchen) und in der Zahl und Gestalt der Chromosomen bestehen schwerwiegende Unterschiede. Mehrjährige Sippen, zu welchen *Notobasis* eine unmittelbare Beziehung aufwiese, sind unbekannt und dürften ausgestorben sein.

Ptilostemon unterscheidet sich durch eine Reihe von Merkmalen von der nächstverwandten Gattung *Lamyropsis:* Es handelt sich zweifellos um eine wohldifferenzierte, sehr natürliche und recht homogene Sippe. Die hauptsächlichen Unterschiede betreffen die Antheren, die Pollenkörner und die Frucht. In allen diesen Bereichen hat offenbar *Lamyropsis* als verhältnismässig ursprünglich, *Ptilostemon* als abgeleitet zu gelten.

Was die Antheren anbelangt, so ist hauptsächlich der Striemen der Konnektivanhängsel bei *Ptilostemon* zu nennen, welcher nur bei *P. stellatus,* offenbar infolge sekundärer Reduktion, fehlt (und auch dort vielleicht durch anatomische Untersuchungen als Rudiment nachweisbar wäre). Es handelt sich um eine Neuerwerbung der Gattung *Ptilostemon,* zu welcher ich bisher bei keiner anderen Sippe Parallelen fand. Der Konnektivfortsatz selbst ist einheitlich schwertförmig, jenem von *Lamyropsis* nicht unähnlich, im übrigen aber offenbar für *Ptilostemon* charakteristisch. Die Filamentbehaarung stimmt mit jener bei *Lamyropsis microcephala* und *L. sinuata* überein, ist aber von der in anderen *Carduinae*-Gattungen vorherrschenden verschieden.

Der *Ptilostemon*-Pollentyp, der im ersten Teil dieser Arbeit beschrieben wurde, ist ebenfalls eine Neuerwerbung unserer Gattung (wenn man von den möglichen, aber noch durchaus hypothetischen Beziehungen zu *Cousinia* absieht). Der Pollen der Gattungen *Lamyropsis, Notobasis* und *Cynara* ist einheitlich und muss, da er dem am wenigsten differenzierten *Centaureinae*-Pollen, Wagenitz' *Serratula*-Typ, relativ nahe steht, als ursprünglich gelten.

Die Frucht zeigt als Besonderheit eine völlige Reduktion des die basale Abbruchnarbe umgebenden Ringwulstes. Auch das Krönchen und das Nektarium sind gegenüber *Lamyropsis* deutlich reduziert, eine Tendenz, die parallel auch bei *Cynara* und *Notobasis* zum Ausdruck kommt. Die auffällige Rundung der Fruchtform teilt *Ptilostemon* ebenfalls mit *Notobasis* und teilweise mit *Cynara.* Die Innervierung des Perikarps durch zahlreiche äquidistante Gefässbündel ist möglicherweise für *Ptilostemon* charakteristisch, doch ist darüber noch wenig bekannt.

Sekretionssystem und Chromosomenkomplement haben sich in den verschiedenen um *Lamyropsis* sich gruppierenden Gattungen verschieden entwickelt, und es ist bedauerlich, dass diesbezüglich über *Lamyropsis* selbst keine Angaben vorliegen. Die Chromosomengrundzahl (cf. Bolhovskih & al. 1969) ist $x = 17$ bei *Cynara, Notobasis* und *Cirsium* (bei amerikanischen *Cirsium*-Arten sekundär bis $x = 9$ erniedrigt; die Angabe von $2n = 12$ für *Cirsium Bertolonii* bleibt vorderhand unerklärt); dagegen ist sie $x = 16$ bei *Ptilostemon* (nur beim abgeleiteten *P. stellatus* $x = 12$). Die Gattungen *Cirsium, Notobasis* und *Bourgaea* besitzen in ihren oberirdischen Teilen Milchsaftschläuche, *Cynara* und *Ptilostemon* dagegen, wie alle *Centaureinae,* Harzgänge, und zwar in einem besonders einfach gebauten, offenbar ursprünglichen Typ.

Zusammenfassend kann man sagen, dass *Ptilostemon* eine durch mehrere ihr allein eigene Merkmale, überdies natürlich auch durch charakteristische Merkmalskombinationen gekennzeichnete einheitliche Gattung darstellt. Sie steht den ursprünglichen Vorfahren der *Carduinae* verhältnismässig nahe, wenn auch nicht so nahe wie die ihr zunächst verwandte Gattung *Lamyropsis.* Mit den übrigen *Carduinae* besteht, soweit sie untersucht sind, kein direkter Zusammenhang; allfällige Beziehungen zu *Cousinia* und zu gewissen noch mangelhaft bekannten zentralasiatischen Sippen sind aber in Betracht zu ziehen.

Bemerkungen zur infragenerischen Gliederung

Vergleicht man die verschiedenen *Ptilostemon*-Sippen miteinander und versucht, ihren Ähnlichkeits- und somit Verwandtschaftsgrad abzuschätzen, so fällt gleich zum vornherein *P. stellatus* durch eine ganze Reihe auffälliger Anomalien aus der Schar der übrigen heraus. Es ist dies die einzige einjährige Art, überdies ist sie offensichtlich streng autogam, und dies hat eine gewisse Zahl von Umstrukturierungen bzw. Reduktionen im Blütenbereich mit sich gebracht. Dazu kommen neue, offenbar progressive Merkmale im vegetativen Bereich. Die grosse Zahl und das Gewicht dieser Unterschiede scheinen auf den ersten Blick beinahe die Abtrennung von *P. stellatus* als monotypische Gattung *Lamyra* zu rechtfertigen. Ich halte es jedoch für falsch, stark spezialisierte und morphologisch differenzierte Sonderfälle als selbständige Gattungen zu betrachten, sofern sie sich eindeutig von einer fort-

bestehenden ursprünglicheren Gruppe herleiten lassen. Dies ist bei *P. stellatus* der Fall: Die grundsätzliche Übereinstimmung der Pollen- und Fruchtmorphologie lässt keinen Zweifel daran, dass er einen Seitenzweig von *Ptilostemon* darstellt. Freilich lässt er sich nur zur Gruppe als Ganzem, nicht zu einer bestimmten Art in Beziehung setzen: Die morphologische Disjunktion ist schon zu gross. Unter diesen Umständen halte ich es für angebracht, *P. stellatus* als monotypische Untergattung *Lamyra* allen übrigen, in *P.* subg. *Ptilostemon* zusammengefassten Arten gegenüberzustellen.

Innerhalb dieser aus 13 Arten bestehenden Typus-Untergattung lassen sich leicht einzelne Artengruppen erkennen: *P. niveus* und *P. afer,* welche der Beschreibung von *Platyraphium* Cass. entsprechen; *P. gnaphaloides* und *P. Chamaepeuce,* d.h. *Ptilostemon* im engeren Sinne Cassinis, Boissiers und Tamamšjans; schliesslich die nordafrikanischen *P. abylensis, P. rhiphaeus* und *P. dyricola.* Diese Gruppen sind bestimmt natürlich, die Arten sind nahe miteinander verwandt und sind bisweilen vereinigt worden (die nordafrikanischen überdies mit *P. Casabonae,* was allerdings völlig verfehlt ist). Die 6 verbleibenden Arten: *P. strictus, P. diacantha, P. leptophyllus, P. echinocephalus, P. hispanicus* und *P. Casabonae,* stehen systematisch isoliert und lassen sich nicht weiter gruppieren, jede einzelne von ihnen ist einer der vorgenannten Gruppen gleichwertig. Ein Versuch, die Untergattung *Ptilostemon* in wenige grössere Einheiten zu spalten, scheitert daran, dass die morphologische Diskontinuität zwischen verwandten Arten oder Gruppen überall etwa gleichgross ist. Eine gröbere Gliederung wäre nur möglich, wenn man willkürlich einzelne Merkmale bevorzugte (z.B. Randblütenpappus federig oder nicht federig; Striemen in der ganzen Länge oder nur in der oberen Hälfte der Konnektivfortsätze...): Auf diese Weise liessen sich beinahe beliebig viele verschiedene, natürlich stets künstliche Gruppierungen errichten. Eine natürliche Anordnung muss entweder 9 gleichwertige Sippen, wovon 6 monotypisch sind, anerkennen, oder die Untergattung ungegliedert lassen.

Nach reiflicher Überlegung habe ich mich zum ersteren Vorgang entschlossen und 9 Sektionen unterschieden. Ich weiss, dass diese Sektionen nur geringen praktischen Wert haben, da die Mehrzahl von ihnen mit der Art zusammenfällt. Es ist aber doch wohl die Aufgabe des Monographen, die theoretisch beste Gliederung vorzuschlagen, unbesehen ihrer Bedeutung für die Praxis. Gerade in unserem Fall ist es bei Vergleichen etwa zwischen *Ptilostemon* und *Cirsium* nicht unwesentlich, zu erkennen, dass eine einzelne verwandtschaftlich isolierte, offensichtlich reliktische *Ptilostemon*-Art einer ganzen formenreichen, oft in voller Entfaltung begriffenen *Cirsium*-Sektion systematisch gleichwertig sein kann.

Dass für die genannten Arten und Artengruppen der Rang einer Sektion angemessen ist, wird nicht nur durch die bedeutenden morphologischen Unterschiede, sondern überdies durch die Seltenheit und hundertprozentige Pollensterilität der Hybriden gestützt. *Cirsium*-Bastarde sind innerhalb der Sektionen recht häufig, können ganze Populationen bilden und, da ihre Fertilität oft nur wenig herabgesetzt ist, zur Entstehung von Tripelbastarden Anlass geben.

Die 4 bekannten *Ptilostemon*-Hybriden haben ausnahmslos Eltern aus verschiedenen Sektionen. Die internationalen Nomenklaturregeln (Auflage 1972, Artikel 21, H.7, H.9) ermutigen zur Schöpfung von Formelnamen für solche "Hybridsektionen". Diese sind zwar an sich völlig nutzlos und überflüssig; dennoch konnte ich der Versuchung, von dieser spassigen Anwendungsmöglichkeit der sonst so ernsthaften Nomenklaturgesetze Gebrauch zu machen, nicht widerstehen.

Von den Sektionen der Untergattung *Ptilostemon* zeigen drei: *Pterocaulos, Platyrhaphium* und *Cassinia,* am deutlichsten Beziehungen zu *Lamyropsis,* wie wir

dies in einer früheren Arbeit (Greuter & Dittrich 1973) ausführlich dargetan haben. Sie wurden dementsprechend an den Anfang der Gattung gestellt. Die Sektion *Polyacantha* muss als die am stärksten abgeleitete gelten und bildet den Beschluss. Dazwischen wurden die Arten in einer möglichst natürlichen Reihe angeordnet, welche mit *P.* sect. *Ptilostemon* als der die charakteristischen Züge der Gattung am vollständigsten in sich vereinenden Sippe beginnt und mit *P.* sect. *Fontqueria,* die zunächst mit *P.* sect. *Polyacantha* verwandt ist, endet. Die einzelnen Sektionen werden im folgenden der Reihe nach getrennt besprochen.

Ptilostemon sect. *Pterocaulos (P. strictus)*

Eine monotypische Sektion, die schon durch ihre in der Gattung einmalige Ökologie (laubwerfende Wälder) auffällt, womit offenbar ihr Jahresrhythmus und ihr rhizomatöser Wuchs zusammenhängen. Weitere sektionscharakteristische Merkmale sind das Herablaufen der Stengelblätter (daher der Name), die mehr oder weniger ausgeprägte Reduktion des Induments der Blattunterseite, die deutlich netznervigen, etwas unregelmässig bedornten Blätter, die Behaarung der Innenseite der Hüllblattanhängsel, die im Verhältnis zum Saum sehr kurze Kronröhre und die kaum vorgewölbten, keinen Nektar absondernden Striemen der Konnektivfortsätze.

Manche dieser Merkmale sind wohl als ursprünglich zu deuten, und auch die im Vergleich mit den anderen Arten grosse Plastizität im vegetativen Bereich dürfte ein primitiver Zug sein. Anderseits sind die Anpassungsmerkmale ans mesophile Milieu der laubwerfenden Wälder bestimmt als abgeleitet zu betrachten. Im Jahresrhythmus stimmt *P. strictus* nur mit *P. diacantha* überein. Die Synfloreszenz, auch die verhältnismässig starke Entwicklung des Schwammparenchyms am Grund der Hüllblattanhängsel erinnern an *P. stellatus,* doch dürfte es sich um Konvergenzerscheinungen handeln. Die Sektion steht sehr isoliert.

Ptilostemon sect. *Platyrhaphium (P. niveus* und *P. afer)*

Ich habe den Namen *Platyrhaphium* im Sinne Cassinis, wie er aus seiner Beschreibung hervorgeht, aufgenommen, den Typusnamen (Garbari & Greuter 1970) aber ausgeschlossen, da er auf Fehlbestimmung des Originalmaterials beruht. *P.* sect. *Platyrhaphium* ist also nicht eine Neukombination des Cassinischen Namens, sondern wurde als neues Taxon aufgestellt. Dies verhindert zugleich die Überführung von *Chamaepeuce* sect. *Platyraphium* (Cass.) DC. (mit Typus *P. diacantha*) in die Gattung *Ptilostemon.* Damit konnte eine schon früher (in Greuter & Rechinger 1967) als bedauerlich bezeichnete Sachlage durch einen kleinen nomenklatorischen Kunstgriff befriedigend berichtigt werden.

Die wichtigsten sektionscharakteristischen Merkmale sind die Form der Hüllblätter (ohne Kontraktion am Grunde des Anhängsels, ohne Anschwellung an der Anhängselbasis, meist mit Randdörnchen), welche der Name *Platyrhaphium* ausdrückt, die ausgeprägt spinnwebige Behaarung der Hülle, die aus vergrösserten, hyalinen Zellen bestehende Spitze der Kronblattzipfel und die gegen den Grund der Konnektivfortsätze allmählich schmal auslaufenden Striemen.

Die Arten dieser Sektion lassen eine beträchtliche Variabilität im Blattschnitt (Tiefe der Lappen, Zahl der Dornen) erkennen, welche als ursprünglich gelten muss.

Auch die regelmässige Architektur der Blattinnervierung ist ein primitiver Zug, der sich ähnlich bei *Lamyropsis* findet und in mehr oder weniger vereinfachter Form die Mehrzahl der *Ptilostemon*-Arten auszeichnet. Im übrigen lässt sich innerhalb der Sektion sehr schön die Entwicklung von der pollakanthen zur hapaxanthen Lebensweise und von zwittrigen zu männlichen Randblüten verfolgen, wobei der jeweils erstgenannte Zustand bei *P. niveus,* der zweite, abgeleitete bei *P. afer* vorliegt. *P. niveus* muss als die ursprünglichste, am wenigsten differenzierte Art der Gattung gelten.

Die Sektion ist ebenfalls recht isoliert. Ihre nächsten Beziehungen weisen auf die Sektionen *Pterocaulos* und *Cassinia,* mit welchen sie, wie übrigens auch mit *P. Chamaepeuce,* sterile Bastarde bildet.

Ptilostemon sect. *Cassinia (P. diacantha)*

P. diacantha wurde von älteren Autoren für konspezifisch mit *P. afer* gehalten, und aus jener Zeit stammt die bis heute nicht überwundene Tradition falscher Benennung des kultivierten *P. afer* (Ludwig 1966), welche auch für die ursprüngliche Fehltypifizierung von *Platyraphium* Cass. verantwortlich war. In Wirklichkeit sind die beiden betreffenden Sektionen nur sehr lose miteinander verwandt, die Verwechslung beruhte hauptsächlich darauf, dass *P. diacantha* den meisten Botanikern nur von der Originalabbildung her bekannt war. Die Sektion ist Henri Cassini gewidmet, dem Botaniker, der sich um die Erforschung unserer Gattung die weitaus grössten Verdienste erworben hat.

Als sektionseigene Merkmale sind hauptsächlich die am Grund deutlich mehrnervigen Hüllblätter und die blasig aufgetriebenen Papillen der Pappusborstenspitzen anzuführen. Der Jahresrhythmus ist ebenfalls charakteristisch, findet sich aber ähnlich bei der Sektion *Pterocaulos.*

Die Beziehungen der Sektion *Cassinia* sind vielseitig. Die Hüllblattgestalt erinnert stark an *Lamyropsis cynaroides.* Auch mit der ursprünglichen Sektion *Platyrhaphium* bestehen manche Ähnlichkeiten. Anderseits weist der nicht federige Pappus der Randblüten, verbunden mit der Ausbildung der Striemen der Konnektivfortsätze, auf die folgende Sektion, mit welcher auch ein natürlicher Bastard sich bildet. Die Blattform findet sich sehr ähnlich in der Sektion *Fontqueria* wieder, die aber durch zahlreiche andere Merkmale stärker abweicht.

Ptilostemon sect. *Ptilostemon (P. Chamaepeuce* und *P. gnaphaloides)*

Die Typussektion steht längst nicht so isoliert, wie es ihre Auffassung als selbständige Gattung durch manche Autoren anzudeuten scheint. Nicht nur bildet sie Bastarde mit den zwei vorhergehenden Sektionen; sie wird auch durch die folgende, was Blattgestalt und Wuchs betrifft, in durchaus einleuchtender Weise mit dem normalen, ohnehin alles andere als einheitlichen "Disteltyp" verbunden.

Die sektionseigenen Merkmale beschränken sich bei näherem Zusehen auf die Reduktion der Bedornung des Blattrandes (bei *P. gnaphaloides* nur am Blattgrund, bei *P. Chamaepeuce* gar nicht erhalten) und oft aber nicht stets auch der Hüllblätter. Der halbstrauchige bis strauchige Wuchs dürfte sich in ähnlicher Ausprägung auch bei der folgenden Sektion finden, von welcher aber erst ungenügendes Material bekannt ist. Die dichte bauschige Behaarung des Mittelteils der Filamente, die oft

als für *Ptilostemon* sensu stricto diagnostisch angegeben wird und Anlass zur Prägung des Gattungsnamens gab, findet sich in durchaus vergleichbarer Ausbildung bei den Sektionen *Cassinia* und *Leptophyllon,* angenähert auch bei weiteren Arten. Das Merkmal ist übrigens ziemlich schwankend und zur Einteilung der Gattung völlig ungeeignet.

Als zusätzliche Unterschiede zur verwandten Sektion *Cassinia* seien Wuchsform und Jahresrhythmus genannt, während die Sektion *Leptophyllon* durch die kurzen Striemen der Konnektivfortsätze und durch den federigen Pappus der Randblüten abweicht.

Ptilostemon sect. *Leptophyllon (P. leptophyllus)*

Die Entdeckung dieser sehr seltenen nordafrikanischen Reliktart lieferte ein systematisch höchst bedeutsames Bindeglied, welches insbesondere den lückenlosen Anschluss der Sektion *Ptilostemon* an den Rest der Gattung sicherstellt. Leider waren die Belege des Genfer Herbars, als ich meine erste Notiz über die Gattung abfasste (in Greuter & Rechinger 1967), falsch eingereiht, sodass die Art mir damals unbekannt blieb.

Sektionscharakteristisch sind neben der Blattgestalt insbesondere die nickenden Köpfchen und die breite, ziemlich flache Hülle. Auch die sehr ausgeprägten Höcker der Hüllblattanhängsel sind auffällig. Die rings gleichtief geteilten Kronen der inneren Blüten mit ihren sternförmig abstehenden Abschnitten finden nur in der Sektion *Ptilostemon* eine teilweise Entsprechung.

Von den vorausgehenden und folgenden Sektionen unterscheidet sich *P. leptophyllus* auffällig durch den federigen Pappus der Randblüten. Mit den zwei folgenden, von denen er sich jedoch durch bis zur Spitze dicht bebärtete Pappusborsten unterscheidet, hat er die kurzen, auf die obere Hälfte der Konnektivfortsätze beschränkten Striemen gemeinsam.

Ptilostemon sect. *Echinocephale (P. echinocephalus)*

Diese sehr dekorative, von Pallas nicht zu unrecht *Carduus pulcher* genannte Distel bewohnt den Nordostzipfel des Gattungsareals und verlässt als einzige ihrer Gattung den mediterranen Bereich. Sie besitzt bis auf die sehr auffälligen, regelmässig kammförmig geteilten Blätter keine ihr allein zukommenden Sektionsmerkmale, lässt sich aber nicht ohne Zwang einer der übrigen Sektionen angliedern.

Gemeinsam mit *P. leptophyllus* und *P. hispanicus,* mit denen sie offenbar zunächst verwandt ist, ist sie durch kurze Striemen der Konnektivfortsätze ausgezeichnet. Doch unterscheidet sie sich vom ersteren grundlegend durch den nicht federigen Pappus der Randblüten und die glatten, nadelförmigen Spitzen der Pappusborsten, vom zweiten durch eine abweichende Wuchsform und Blattgestalt. Auch zur Sektion *Ptilostemon* bestehen Beziehungen, doch sind die Unterschiede in der Blattform, der Ausbildung der Striemen und Pappusborstenspitzen auch hier bedeutend.

Ptilostemon sect. *Candollea (P. hispanicus)*

Diese dritte "kurzstriemige" Sektion, ein Endemit Südspaniens, widme ich dem Schöpfer der Gattung *Chamaepeuce* und ersten Botaniker, der die hier angenommene

Gattungsbegrenzung vorschlug: Augustin-Pyramus de Candolle. Sie ist durch eine spezifische Wuchsform ausgezeichnet, auch das sehr kurze, kompakt-filzige bis mehlige Indument der Aussenfläche der Hüllblätter findet anderswo keine Entsprechung.

Verwandt ist sie mit der vorhergehenden Sektion, mit welcher sie die mehr oder weniger nadelförmigen Spitzen der Pappusborsten gemeinsam hat. Die Blattgestalt erinnert derart an *P.* sect. *Fontqueria,* dass Pau (1924) eine juvenile Pflanze aus jenem Formenkreis tatsächlich mit der spanischen Sippe verwechselte; doch bestehen wesentliche Unterschiede in der Gestalt der Synfloreszenz, in der Beschaffenheit des Randblütenpappus und in der Ausbildung der Konnektivstriemen, sodass die tatsächliche Verwandtschaft nicht sehr eng sein kann.

Ptilostemon sect. *Fontqueria (P. abylensis, P. rhiphaeus* und *P. dyricola)*

Diese Sektion widme ich dem spanischen Botaniker Pius Font Quer, der sich um die Erforschung der nordafrikanischen *Ptilostemon*-Sippen sehr verdient gemacht, eine von ihnen *(P. abylensis)* entdeckt und die meisten als erster erkannt und beschrieben hat. Es ist eine sehr homogene Sektion, deren Verwandtschaft mit der nächstfolgenden zwar offensichtlich, aber durchaus nicht so eng ist, dass sie die bisher recht allgemeine Verwechslung bzw. Vereinigung ihrer Arten mit dem schon habituell auf den ersten Blick klar verschiedenen *P. Casabonae* verständlich erscheinen liesse. Auch zur Sektion *Candollea* bestehen, wie soeben erwähnt, entfernte verwandtschaftliche Beziehungen, und die Ähnlichkeit der Blattgestalt mit jener der sonst sehr abweichenden Sektion *Cassinia* ist recht auffällig.

Übereinstimmung mit der Sektion *Polyacantha* besteht bezüglich der charakteristisch ährenförmigen Gestalt der Synfloreszenz, der zumindest im Basalteil kahlen Hüllblätter, des federigen Pappus der Randblüten und der die ganze Länge der Konnektivfortsätze einnehmenden Striemen – alles Merkmale, die eine leichte Abgrenzung gegen die Sektion *Candollea,* in ihrer Gesamtheit auch gegen alle übrigen Sektionen ermöglichen. Die Unterschiede gegenüber *P. Casabonae* werden im nächsten Abschnitt dargetan.

Ptilostemon sect. *Polyacantha (P. Casabonae)*

Den Namen dieser Sektion wählte ich zum Andenken an Sébastien Vaillant, der ihn erstmals für ein Segregat, das im wesentlichen auf *Ptilostemon*-Arten begründet war, vorschlug. Der Name wurde aber in linnaeischer Zeit anscheinend nie im Sinne Vaillants validiert.

P. Casabonae ist eine in mancher Beziehung deutlich abgeleitete, stark differenzierte Art, deren verwandtschaftliche Beziehungen zur vorhergehenden Sektion aber noch deutlich genug sind, um eine direkte Abstammung von ihr oder doch von ihr nahestehenden Formen wahrscheinlich zu machen. Ihr auffälligstes Merkmal ist die völlige Reduktion der Blattlappen zu randständigen Dornbüscheln, die überdies durch die Anordnung der Dornen grundsätzlich vom bei *Ptilostemon* verbreiteten Normaltyp abweichen. Dann ist die einachsige, mehrjährig-hapaxanthe Lebensform zu erwähnen, die höchstens bei *P. afer* eine annähernde Entsprechung findet. Eine Reihe von Reduktionserscheinungen, die mit jenen der Untergattung *Lamyra* meist parallel

gehen, lässt vermuten, dass auch hier Selbstbestäubung mit im Spiel sein könnte: Die männlichen Randblüten fallen weg, die Blütenkrone wird unansehnlicher (der Saum ist, im Gegensatz zur Sektion *Fontqueria,* kürzer als die Röhre), die Skulptur der Pollenoberfläche ist weniger markant. Auch die fein auslaufenden, bis zur Spitze zweizeilig bebärteten Pappusborsten entsprechen jenen von *P. stellatus.* Dagegen sind die Früchte die kleinsten der ganzen Gattung und finden nur bei *P. dyricola* aus der Sektion *Fontqueria* eine annähernde Entsprechung.

Ptilostemon subg. *Lamyra (P. stellatus)*

Wie schon erwähnt, sind die nur dieser Sippe eigenen Sondermerkmale zahlreich und bedeutsam. Viele von ihnen sind als Reduktionserscheinungen infolge der offenbar obligaten Autogamie aufzufassen: Abgesehen von der Verkleinerung aller Blütenteile, mit Ausnahme der im Gegenteil vergrösserten und dabei deutlich zusammengedrückten Frucht, ist der Fegeapparat der Griffelspitze stark zurückgebildet, der Fegehaarkranz nicht mehr als solcher erkennbar und die Pollenmenge entsprechend gering; die Auswärtskrümmung der Blütenkrone fällt weg, wie denn auch die Blüten ganz allgemein unansehnlich sind; auch die Striemen der Konnektivfortsätze sind verschwunden. Reduziert ist überdies, wie schon beim ebenfalls hapaxanthen *P. Casabonae,* die Skulptur der Pollenkörner, und die männlichen Randblüten der Köpfchen wurden unterdrückt oder in Zwitterblüten zurückverwandelt. Andere Merkmale, vorwiegend solche im vegetativen Bereich, entsprechen progressiven Differenzierungen und Neuerwerbungen: Die Bedornung der Blattbasen ist stark gefördert und besteht aus direkt dem Stengel ansitzenden Paaren ungleicher Dornen, dagegen ist sie an den Blatträndern reduziert und völlig unansehnlich geworden; weniger auffällig, aber systematisch dennoch bedeutsam ist das Auftreten eines neuen Behaarungstyps in der Form einreihig-mehrzelliger, steifer, spitzkegeliger Borsten auf den Blattoberseiten. Auch der annuelle Lebenszyklus, in der Gattung ebenfalls einmalig, ist natürlich abgeleitet.

Die Übereinstimmungen mit anderen *Ptilostemon*-Sippen sind, abgesehen von den generellen Gattungsmerkmalen, gering und offenbar mehr zufallsbedingt. Schon vorstehend erwähnt wurde die Ähnlichkeit der Synfloreszenz und der Hüllblattgestalt mit jenen von *P. strictus* und die Analogie mancher Reduktionserscheinungen im Blütenbereich mit den bei *P. Casabonae* beobachteten. Bezeichnenderweise stehen die zwei erwähnten Arten an entgegengesetzten Enden der Untergattung *Ptilostemon* und sind überhaupt nicht näher miteinander verwandt. Die unmittelbaren mehrjährigen Vorfahren von *P. stellatus* gehörten offenbar zu einer ausgestorbenen Gruppe, sodass ein Anschluss an eine bestimmte der überlebenden Sektionen nicht möglich ist.

Eines ist jedenfalls klar: Wenn man schon *Lamyra* und *Ptilostemon* als Gattungen getrennt halten möchte, so müsste *Lamyra* auf die Typusart *P. stellatus* eingeschränkt werden und *Ptilostemon* alle übrigen Arten, einschliesslich der "Disteln", umfassen. Die von Tamamšjan vorgeschlagene und von Soják übernommene Einteilung, die *Ptilostemon* auf die gleichnamige Sektion beschränkt, *Lamyra* dagegen sehr weit fasst, ist durchaus unnatürlich.

Bemerkungen zu den einzelnen Arten und Bastarden

Dieses Kapitel beinhaltet kritische Anmerkungen zur Variabilität und weiteren Gliederung, oft auch zur Nomenklatur und Typifizierung der Arten und Hybriden, welche die Angaben des systematischen Teils ergänzen, dort aber keinen angemessenen Platz finden konnten.

Ptilostemon strictus

Diese Art ist im Bau der Blüten und Blütenköpfchen sehr einheitlich, im vegetativen Bereich jedoch bei weitem die variabelste der Gattung. Dies betrifft in erster Linie Form, Grösse und Konsistenz der Blätter und Blattflügel, Behaarung und Köpfchenstand. Systematisch ist dieser Polymorphismus jedoch in keiner Weise zu fassen, da die einzelnen Merkmale weitgehend unabhängig, oft innerhalb einer selben Population variieren und vermutlich nur zum kleineren Teil genetisch fixiert, im übrigen aber umweltbedingt sind. Dies gilt besonders für die Blattkonsistenz und für die Form der Synfloreszenz, da robuste Stengel mit verzweigtem, reichem Köpfchenstand vielerorts unter "normalen" Individuen anzutreffen sind. So hat auch der Lectotypus von *P. strictus,* ein freilich putater Stengel, drei verlängerte Seitenäste. Die als *Cirsium strictum* f. *paniculatum* beschriebene Form ist also unmöglich aufrechtzuerhalten. Ähnliches gilt für *Cirsium strictum* f. *dentatum,* dessen Typusexemplar offenbar ein gehemmter, einköpfiger, zartblättriger Schattentrieb ist.

Chamaepeuce stricta var. *graeca* wurde hauptsächlich aufgrund des stärkeren, weissfilzigen Induments der Blattunterseite beschrieben, eines Merkmals, das vielleicht als einziges eine gewisse geographische Eigenständigkeit aufweist: In der Tat besitzen alle balkanischen Herkünfte unserer Art diesen bezeichnenden, freilich unterschiedlich dichten, weissen oder grauen Filzbelag, während in Italien Formen mit auch unterseits verkahlenden oder nur schwach spinnwebigen Blättern vorherrschen. Aber auch dort finden sich in manchen Gegenden unter verkahlenden Pflanzen andere, die sich punkto Blattindument von den balkanischen nicht unterscheiden lassen, und gerade der Typus von *P. strictus* gehört zu ihnen. Wollte man die verkahlenden italienischen Pflanzen als selbständige Sippe betrachten (was sich kaum rechtfertigen lässt), so wäre für sie auf der Rangstufe einer Form das Epitheton *paniculatus* prioritär, auf anderen Rangstufen könnte *Lamyra glabella* als Basonym dienen.

Die Wahl eines Lectotypus für *P. strictus* war übrigens nicht ganz einfach. Tenore verteilte zwar ein reichliches Material unserer Art, doch lässt sich schwer feststellen, wieweit es ihm zur Zeit der Erstbeschreibung schon vorgelegen hat. Für den spärlichen Beleg im Tenore-Herbar in Neapel scheint dies nicht zuzutreffen, auch die verhältnismässig spät als *"Cirsium strictum"* ausgesandten Pflanzen müssen ausscheiden. Von den als *"Cnicus strictus"* bezeichneten Belegen wurde nur jener im Prodromus-Herbar Candolles nachweislich in der Frühzeit der "Flora napolitana" verteilt (von Candolle 1814 erhalten), und nur auf ihn und auf sein offensichtliches Duplikat im Leningrader Herbar treffen einige bezeichnende Punkte der Original-

beschreibung zu: "Foliis semidecurrentibus, ... lobis bifidis ... subvillosis" (Blattflügel schmal, nur kurz herablaufend; Blätter deutlich gelappt, mit meist zweiteiligen Lappen, unterseits locker graufilzig).

Ptilostemon niveus

Die Variabilität von *P. niveus* ist in jeder Beziehung gering und lässt kaum irgendwelche Beziehungen zur Verbreitung erkennen, was in Anbetracht der erheblichen Distanz, welche die beiden kleinen, in sich geschlossenen Teilareale trennt, erstaunen mag. Einzig die Achänenfärbung macht eine Ausnahme: Bei den kalabrischen Belegen ist die schwarzpurpurne Pigmentierung auf 5 schmale Längsstreifen beschränkt, die Grundfärbung ist graubraun; bei der Mehrzahl der sizilianischen Pflanzen, einschliesslich des Typusexemplars, sind die Achänen, wenn man von der mehr oder weniger ausgeprägten strohgelben Sprenkelung absieht, rundherum schwarzpurpurn gefärbt. Doch treten in einzelnen Populationen der Madonie auch Individuen auf, deren Achänenfarbe mit jener kalabrischer Herkünfte völlig übereinstimmt: So bei der Aufsammlung Strobls, deren Belege in G-Bu und K den kalabrischen, jene in FI, G und PR den sizilianischen Färbungstyp aufweisen. Trotz dem Fehlen von Übergängen handelt es sich somit nicht um echte Sippen, und eine Namengebung erscheint überflüssig.

Ptilostemon afer

Diese Art ist nicht unvariabel, lässt sich aber auf der Balkanhalbinsel in keiner Weise weiter gliedern. Wohl herrschen im nördlichen Arealteil grazilere, kleinköpfige und verhältnismässig schwachdornige Formen vor, während in Griechenland vermehrt grossköpfige, robuste, stark bewehrte Individuen auftreten. Doch in all diesen Belangen ist die Variabilität selbst innerhalb einzelner Populationen derartig, dass an eine Abgrenzung auch nur von Varietäten nicht zu denken ist. *Lamyra bulgarensis* ist somit ein glattes Synonym von *P. afer.* Das einzige von Tamamšjan angeführte Differentialmerkmal, das nicht in die Variationsbreite des typischen *P. afer* fällt: die angeblich kleineren, 3-3.5 mm langen, 2-2.1 mm dicken, birnförmigen Früchte, liess sich am gesamten Originalmaterial des Leningrader Herbars in keinem Falle bestätigen. Die Früchte der von Tamamšjan als *"Lamyra bulgarica"* [sic!] beschrifteten Belege sind durchaus normal ausgebildet, beim Typusexemplar zum Beispiel 4 mm lang und 2.7 mm dick.

Das asiatische Teilareal von *P. afer* ist vom balkanischen durch eine deutliche, ganz Nordwestanatolien umfassende Lücke getrennt. Diese Disjunktion verleiht den zugegebenermassen geringen morphologischen Unterschieden zwischen den asiatischen und den europäischen Pflanzen eine erhöhte Bedeutung und lässt ihre Bewertung als Unterarten als gerechtfertigt erscheinen. Das augenfälligste, anscheinend absolut konstante Unterscheidungsmerkmal ist die Färbung von Hüllblättern und Blütenkronen: Während im Bereich des Balkans "Albinoformen" völlig zu fehlen scheinen, sind die türkischen Pflanzen stets weissblütig und wohl überhaupt anthocyanlos. Dies ist schon früheren Botanikern aufgefallen, wie die unveröffentlichten Herbarnamen *"Chamaepeuce afra* var. *leucantha"* (Boissier in sched. mss. ad *Heldreich 1140*) und "f. *pallescens*" (Freyn mss. in sched. ad *Bornmüller 1481*)

bezeugen. In der "Flora orientalis" schreibt Boissier (1875) seinem *Cirsium afrum* durchaus korrekt "flosculi albi vel rosei" zu. Auch Tamamšjan (1954) tritt für eine Abtrennung der anatolischen Sippe ein. Ich habe sie aufgrund der elfenbeinernen Färbung von Blüten und Hüllblättern *P. afer* subsp. *eburneus* genannt.

Ausser dem etwas ungewöhnlichen und a priori eher verdächtigen diagnostischen Merkmal der Blütenfarbe bietet sich vornehmlich noch jenes der Kronlänge, genauer der Kronröhrenlänge (der Kronsaum ist bei beiden Sippen 10-12 mm lang), zur Unterscheidung der Unterarten an. Zwar überlappen die diesbezüglichen Werte bis zu einem gewissen Grad: (10-)12-16(-18) mm bei *P. afer* subsp. *afer,* (8-)9-12(-13) mm bei subsp. *eburneus.* Zieht man jedoch die Korrelation zwischen Blütenlänge und Köpfchengrösse (Länge der Hülle, gemessen vom Stielansatz bis zur Spitze der längsten Hüllblätter) in Betracht, wie dies im Schlüssel versucht wurde, so dürfte die Unterscheidung der Unterarten auch ohne Kenntnis der Blütenfarbe in praktisch jedem Fall zweifelsfrei gelingen. In Grenzfällen sollte man berücksichtigen, dass die Röhren der Randblüten meist etwa 1 mm länger sind als jene der zentralen: Massgebend ist jeweils der Mittelwert.

Ein Typusexemplar von *P. afer* scheint nicht zu existieren. Die Originalbeschreibung beruht auf einem im Schönbrunner Garten bei Wien kultivierten Exemplar, das offenbar nicht aufbewahrt, wohl aber abgebildet wurde. Die tatsächliche Herkunft ist unbekannt, die Angabe "ex Barbaria" natürlich falsch. Die Tafel, welche die Schönbrunner Pflanze darstellt, muss in Abwesenheit eines Herbarbelegs als Typus dienen. Sie ist koloriert und zeigt die rote Blütenfarbe der Balkansippe. Ein Bogen aus Jacquins Herbar wurde als "Normalbeleg" (standard specimen) bezeichnet, da das betreffende Exemplar zwei Jahre nach der Erstveröffentlichung im Wiener botanischen Garten blühte und vermutlich den Samen der Schönbrunner Pflanze entsprungen ist.

Ptilostemon diacantha

In typischer Ausprägung kommt *P. diacantha* nur im Südteil des Gesamtareals vor, wo er recht wenig variiert. Eine auffällige Form mit sehr langen Anhängseln der mittleren Hüllblätter (35-40 mm), die zwischen Aïn-el-Dib und Sahl Qamoua gesammelt wurde, liegt in HUJ unter der unveröffentlichten Bezeichnung *"Cirsium diacantha* var. *longispina";* es dürfte sich um eine individuelle Abweichung ohne systematischen Wert handeln.

Die Pflanzen der nördlich angrenzenden Arealteile unterscheiden sich durch mehrere Merkmale von der typischen Sippe und werden hier als eigene Unterart, *P. diacantha* subsp. *turcicus,* abgetrennt. Die Abgrenzung bereitet, wenn man die Unterscheidungsmerkmale einmal erkannt hat und über vollständiges Material verfügt, kaum Schwierigkeiten. Lediglich im nördlichen Grenzbereich des Areals treten wieder Formen auf, die sich typischem *P. diacantha* stark nähern. Dies gilt insbesondere für den Beleg *Davis, Dodds & Cetik 20385,* der sich überdies durch die etwas schwächere Ausbildung des Schwammparenchyms der Hüllblattanhängsel auszeichnet und damit entfernt an *P. afer* erinnert. Eine Genintrogression seitens dieser Art, welche auch deren Anwesenheit am selben Standort vorerst nicht ausgeschlossen scheinen lässt, kann aber bei genauer Analyse aller Merkmale mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Die systematische Zuordnung der nördlichen Grenzpopulationen kann nur anhand reichlicheren, vor allem auch fruchtenden

Materials endgültig abgeklärt werden. In dieser Arbeit wurden die betreffenden Belege alle zu *P. diacantha* subsp. *turcicus* gestellt.

Ptilostemon Chamaepeuce

Es ist dies ein variabler, taxonomisch schwieriger Komplex. Obschon ihm in nicht allzuferner Vergangenheit zwei kritische Studien (Vierhapper 1919, Pampanini 1921) gewidmet wurden, konnte bisher von einer befriedigenden Sippengliederung nicht die Rede sein. Nicht einmal die Abtrennung vom nahe verwandten *P. gnaphaloides* gelang einwandfrei: Vierhapper glaubt Übergangsformen zwischen den beiden (bei ihm: drei) Arten zu erkennen (in Wirklichkeit lassen sich die betreffenden Belege einwandfrei einer bestimmten Sippe zuordnen), während Pampanini, der im allgemeinen seine "*Cirsium Chamaepeuce* var. *muticum*" und "var. *gnaphaloides*" befriedigend definiert und auseinanderhält (auch die oft verkannte Korfu-Sippe ist bei ihm richtig eingeordnet), der zweiten "Varietät" eine "f. *laciniatum*" beigibt, welche bedeutungslose individuelle Abweichungen des westanatolischen *P. Chamaepeuce* sensu stricto umfasst.

Die Unterscheidungsmerkmale zwischen *P. Chamaepeuce* und *P. gnaphaloides* liegen in der Laubblattform, insbesondere in der Blattspitze und -basis der mittleren und oberen Stengelblätter (die bei manchen Exemplaren von *P. Chamaepeuce* beobachteten kleinen, fleischigen Seitenlappen am Blattgrund sind grundverschieden von den regelmässig vorhandenen, spreizenden Dörnchen von *P. gnaphaloides*) und in der Beschaffenheit der Hüllblätter. Diese sind bei *P. gnaphaloides* zahlreicher und schmäler, die äusseren und mittleren sind beinahe vom Grund weg regelmässig verschmälert; bei *P. Chamaepeuce* liegt die grösste Breite etwa in der Mitte, der sichtbare Teil ist deshalb wesentlich breiter, dreieckig und nicht pfriemlich. Ein weiterer, offenbar durchaus zuverlässiger Unterschied zeigt sich in der Teilung des Kronsaums, die bei *P. Chamaepeuce* ungleich ist und höchstens bis zur Mitte reicht, während sie bei *P. gnaphaloides* regelmässig und deutlich tiefer ist.

Obwohl *P. Chamaepeuce* und *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus*, grob betrachtet, weitgehend sympatrisch sind, gedeihen sie praktisch nirgends zusammen. Die Hauptareale am griechischen Festland bilden ein eigenartiges Gefüge, vergleichbar mit zwei Armen eines Spiralnebels, welche einen leeren Kern im mittleren und westlichen Peloponnes umschlingen. In der Chalkidiki findet sich die erstgenannte Sippe am Athos, die zweite auf der Halbinsel Sithonia. Die zwei *pseudofruticosus*-Exklaven in Südwestkreta und Ikaria liegen zwar mitten im *P.-Chamaepeuce*-Areal. Doch scheint, nach den bekannten Fundorten zu urteilen, auf Ikaria *P. Chamaepeuce* den Nordosten, *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus* das Zentrum und den Südwesten zu bewohnen, und die Teilareale sind offenbar getrennt – auch wenn die Vorposten in einem Fall kaum 2 km auseinanderliegen. In der Eparchie Sphakia findet sich zum Teil (Roumeli-, Sphakiano-, Imbros- und Asphendos-Schlucht) nur die erstgenannte, zum Teil (Domata- und Kavi-Schlucht) nur die zweite Sippe, wobei auch hier die Distanzen bisweilen nur 2-3 km betragen; einzig die Aradena-Schlucht beherbergt beide Sippen, wobei im begehbaren Teil (Sohlenhöhe 400-450 m) subsp. *pseudofruticosus* seltener ist und meerwärts, *P. Chamaepeuce* dagegen bergwärts vorkommt. Kontakte beider Sippen haben sich im Laufe der Vorgeschichte sicher wiederholt in vermehrtem Mass ergeben. Bastarde oder Spuren gegenwärtiger oder ehemaliger Introgressionen sind aber unbekannt.

Die grössten Schwierigkeiten bereitet die infraspezifische Gliederung von *P. Chamaepeuce.* Die bisher übliche Zweiteilung in Formen mit angedrückten und solche mit zurückgekrümmten Hüllblattspitzen ("var. *camptolepis*" sensu Vierhapper 1919, "f. *fruticosum*" sensu Pampanini 1921) lässt sich nicht aufrechterhalten, wie ein Blick auf die geographische Verbreitung dieser "Sippen" und auf die zahllosen "Zwischenformen" (Vierhapper l.c.) rasch erkennen lässt. Die grosse, teilweise geographisch bedingte Formenmannigfaltigkeit von *P. Chamaepeuce* ruft indessen einer wenigstens versuchsweisen Gliederung.

In den meisten Gebieten seines Vorkommens ist *P. Chamaepeuce* ein typischer Chasmophyt, das heisst ein Bewohner von Ritzen annähernd senkrechter Kalkfelswände, und bildet dementsprechend ein Aggregat von Klein- und Kleinstpopulationen ("small-population system"; vgl. Snogerup 1967, Greuter 1972a). Dennoch kommt es selten zur Ausgliederung homogener, charakteristischer Einzelpopulationen. Schuld daran ist wohl die erhebliche Konkurrenzkraft und Ausbreitungsfähigkeit der Art, welche sie rasch und erfolgreich neu entstehende Pionierstandorte besiedeln, ja stellenweise mitten in nichtchasmophytischer Vegetation aufkommen lässt und je und je einen Genaustausch zwischen scheinbar isolierten Populationen ermöglichen dürfte. Manche dieser Populationen sind erstaunlich polymorph, und jeder, der innerhalb von *P. Chamaepeuce* Spezialsippen ausgliedern möchte, sollte sich zunächst einmal die Gesamtvariabilität etwa der Hymettus- oder der Athos-Pflanzen zu Gemüte führen.

Nach der Überprüfung von rund 1350 Bogen aus beinahe 500 Aufsammlungen von über 250 verschiedenen Standorten glaubte ich es verantworten zu können, drei geographisch gut definierte, morphologisch homogene Sippen als Varietäten abzutrennen. Jede von ihnen ist durch eine Merkmalskombination ausgezeichnet, die ausserhalb der Variationsbreite von "normalem" *P. Chamaepeuce* liegt; doch kommen hie und da im Gesamtareal der Art Einzelpflanzen, seltener auch Populationen vor, die sich morphologisch diesen Sondersippen nähern und sie (da ein genetischer Zusammenhang in den meisten Fällen ausgeschlossen ist) gewissermassen kopieren. Dies bedeutet, dass ein Bestimmen von Einzelpflanzen, wenn man von deren Herkunft absieht, oft schwierig ist und nur unter Beiziehung eines ausgiebigen, kritisch revidierten Vergleichsmaterials vorgenommen werden sollte. Gut entwickelte Köpfchen, am besten Endköpfchen normal gestalteter Stengel, sind allein zur Bestimmung geeignet; Frühstadien und sommerlich-herbstliche Spätblüten sind unbestimmbar.

Nomenklatorisch existiert, als Gegenstück zu den drei anerkannten Varietäten, ein "*P. Chamaepeuce* var. *Chamaepeuce*" (Artikel 25 der internationalen Nomenklaturregeln). Eine Sippe dieses Namens gibt es jedoch meiner Auffassung nach nicht. Es liegt dieser Fall nicht so wie der wohlbekannte eines Komplexes geographischer Rassen (Unterarten), den man etwa mit einem in oft ungleich grosse Stücke zerlegbaren Kuchen vergleichen könnte. Bei *P. Chamaepeuce* wäre der angemessene Vergleich eher der einer Suppe, in welcher einzelne Brocken (die benennbaren Varietäten, welche natürlichen Sippen entsprechen) herumschwimmen. Die Suppe selbst, welche dem Nomenklaturprodukt "*P. Chamaepeuce* var. *Chamaepeuce*" entspricht, ist mit den Brocken nicht wesensgleich, sondern ist ein variabler Rest ungenügend differenzierter, morphologisch nicht klar fassbarer und somit der Benennung nicht würdiger, aber letzten Endes doch wohl reeller Teilsippen.

Das Wesen dieser "kryptischen Teilsippen" sei durch einige Angaben über die Variabilität der Art angedeutet. Von den am leichtesten zu fassenden Hüllmerkma-

len ausgehend, lässt sich zunächst ein "Normaltyp" beschreiben, dem auch der nomenklatorische Typus und der vorgeschlagene "Normalbeleg" entsprechen. Bei ihm sind die Enden sämtlicher (mit Ausnahme bisweilen der äussersten) Hüllblätter angedrückt, spitz oder zugespitzt, aber nicht bespitzt. Der Normaltyp findet sich ausserhalb der Varietätsareale beinahe im gesamten Gebiet der Art. Fast überall kommen aber auch einzelne Individuen oder Populationen vor, deren Hülle abweichend gestaltet ist: Die laubblattähnlichen, zurückgekrümmten Spitzen der äusseren Hüllblätter werden deutlicher, greifen auch auf den Bereich der mittleren Hüllblätter über, die bespitzt sind. Morphologisch lässt sich diese Abweichung gewissermassen als ein Höherrücken der normalen Blattfolge interpretieren; systematisch handelt es sich um gelegentliche Näherungsformen, um mehr oder weniger unvollkommene Kopien von *P. Chamaepeuce* var. *cyprius,* seltener um eigentliche Übergangsformen gegen var. *elegans.* Diese Modifikation der Hüllenstruktur führt nicht in allen Fällen zu genau gleichen Resultaten, auch kann sie in gewissen Gebieten stärker in Erscheinung treten und eine geographische Differenzierung andeuten.

Besonders auffällig sind in dieser Hinsicht Pflanzen von der Südwestecke der Türkei, vom Fethiye-Distrikt bis hinüber nach Alanya: Ihre breiten, reichblütigen Köpfchen sind meist durch charakteristisch kurze und dicke, beinahe pyramidale, regelmässig abstehende Hüllblattspitzen ausgezeichnet und recht leicht zu erkennen. Falls man innerhalb von *P. Chamaepeuce* eine weitere Varietät ausgliedern wollte, so noch am ehesten diese südwestanatolische Populationsgruppe; doch ist ihre Variabilität wohl zu gross und die morphologische Überschneidung mit der Restart zu bedeutend, als dass sich dies rechtfertigen liesse.

Auch andere als die Hüllenmerkmale variieren nicht wahllos innerhalb des Gesamtgebiets von *P. Chamaepeuce.* Besonders grosse Früchte finden sich im Westteil des Areals, von den Ionischen Inseln bis in den südlichen Peloponnes, und ganz besonders in Messenien, wo auch Köpfchen- und Blütenmasse deutlich über dem Durchschnitt liegen. Die Pflanzen aus den Distrikten Muğla und Marmaris haben dagegen kurze Blüten und kleine, schmale, wenigblütige Köpfchen, eine Merkmalskombination, die sich auch auf der benachbarten Insel Simi und im Ostteil von Rhodos wiederfindet. Diese Pflanzen neigen besonders stark dazu, die normalen Kalkfelsstandorte zu verlassen und verschiedenartige Substrate, teilweise sogar Serpentinböden zu besiedeln. Im südöstlichsten Arealteil schliesslich, im Libanon, scheint eine besonders schlanke Fruchtform vorzuherrschen, oft (aber durchaus nicht stets) verbunden mit einer auffallend dicht filzigen Hüllenbehaarung. Damit sind die Anklänge geographischer Differenzierung innerhalb von "normalem" *P. Chamaepeuce* wohl noch keineswegs erschöpft; doch lassen sich morphologisch genügend scharf definierbare Sippen auch bei Berücksichtigung weiterer Merkmale, wie mir scheint, nicht ausgliedern.

Von den drei hier anerkannten Varietäten ist *P. Chamaepeuce* var. *cyprius* bestimmt die am schwierigsten zu fassende. Wohl zeigen alle Pflanzen der Insel die als diagnostisch angeführten Merkmale, aber in recht unterschiedlichem Ausprägungsgrad. Am charakteristischsten sind, in diesem Fall ganz besonders, die endständigen Köpfchen robuster, voll entwickelter Stengel. In den seltenen Fällen, wo die Hüllblattanhängsel stark verkürzt sind (z.B. *Holmboe 1143*), ist eine objektive Unterscheidung von analogen Festlandformen kaum mehr möglich. Mehr noch: Es treten anderwärts im Areal von *P. Chamaepeuce* vereinzelt Individuen auf, welche sich in der Ausprägung der Hüllenmerkmale selbst typischem var. *cyprius* deutlich

nähern: so vor allem in der Ostägäis, auf Ikaria (*Runemark & Snogerup 6335*, partim), Thymena *(Strid & Bothmer 21845)*, Samos *(Rechinger 3670a, Strid & Bothmer 21798)*, Rhodos ("m. Profeta", *Finkl*), seltener auch in Westanatolien *(Herrn 967)*.

Trotzdem glaube ich, die Bewertung der Zypern-Population als selbständige Sippe verantworten zu dürfen. Nicht nur wird hier eine anderwärts nur sporadisch und individuell auftretende Merkmalskombination alleinherrschend, sondern der Ausprägungsgrad der betreffenden Merkmale (Laubblattcharakter der äusseren Hüllblätter, Ausbildung verlängerter, auswärts gekrümmter Anhängsel an den mittleren und weniger stark auch an den inneren Hüllblättern) übertrifft beim Grossteil der zyprischen Pflanzen deutlich den anderwärts bestenfalls erreichten und führte bei extremen Formen wie jener vom Pendadaktilos sogar zu Verwechslungen mit *"Chamaepeuce fruticosa"* (recte *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus*).

P. Chamaepeuce var. *camptolepis* findet sich, so wie sie hier definiert wurde, nur in einem eng begrenzten Gebiet am Südfuss des Amanus, wo sie offenbar durchaus einheitlich auftritt. Obwohl sie erst wenige Male gesammelt wurde, lässt sich an ihrer taxonomischen Eigenständigkeit nicht zweifeln: Sie ist die am leichtesten kenntliche der unterschiedenen Varietäten.

Boissiers *"Chamaepeuce Alpini* var. *camptolepis"* wurde ursprünglich in einem wesentlich weiteren Sinne als dem hier angenommenen umschrieben: Sie umfasste alle Formen mit auswärts gekrümmten Hüllblattspitzen, und ihr aus dem Protolog ersichtliches Areal erstreckte sich von Euböa bis zum Libanon. Die meisten der zitierten Belege kommen aber als Typen nicht in Betracht, da sie schlecht oder gar nicht zur Beschreibung passen: Ihre Hüllblätter, mit Ausnahme vielleicht der alleräussersten, sind gerade und bis zur Spitze angedrückt. Boissiers selbstgesammelter Beleg von Antakya drängt sich als Typus auf, da er zusammen mit dem Kotschy-Beleg am besten zur Diagnose passt. Zudem erübrigt sich dank dieser Wahl die Schaffung eines neuen Namens für unsere Sippe. Störend wirkt freilich die bisher übliche Anwendung des Epithetons *"camptolepis"* auf alle möglichen gekrümmtschuppigen Formen von *P. Chamaepeuce*.

Bei dieser Varietät, wie bei der gleich zu besprechenden dritten, besteht kein starkes morphologisches Gefälle zwischen äusseren laubblattförmigen und inneren anhängsellosen Hüllblättern, wie wir dies für die zyprische Sippe und für die *P.-Chamaepeuce*-Formen mit "heraufgerückter Blattfolge" beschrieben haben. Vielmehr liegt ein neuer, "homogen" ausgebildeter, das heisst in der gesamten Hülle ausgeprägter und von aussen nach innen sich nur wenig verändernder Anhängseltyp vor. Die Anhängsel sind hier sanft und allmählich, gleichmässig nach aussen gekrümmt. Die dicht filzige Hüllblattbehaarung ist ein weiteres Kennzeichen der Sippe, der sich diesbezüglich nur manche Exemplare aus dem nördlichen Libanon nähern.

P. Chamaepeuce var. *elegans* ist durch die elegante, gleichsam architektonisch strukturierte Regelmässigkeit in der Ausbildung und Anordnung der Hüllblattspitzen besonders bemerkenswert. Natürlich nehmen auch hier die Dicke und der Spreizwinkel der Anhängsel von aussen nach innen etwas ab, doch ist der Unterschied ganz wesentlich geringer als etwa bei den auf den ersten Blick ähnlichen Zypern-Pflanzen, und die Trennung von oberen Stengelblättern und Hüllblättern ist völlig scharf.

Das Areal dieser Sippe ist dadurch bemerkenswert, dass es die neulich (Greuter 1971) wieder betonte Gemeinsamkeit der Karpathos-Inselgruppe und Ostkretas

unterstreicht. Wohl weicht ein Teil der kretischen Belege durch etwas stärker zurückgekrümmte Hüllblattspitzen (Spreizwinkel meist 120-180°) leicht von den Karpathos-Pflanzen ab, doch ist dies angesichts der sonst vollkommenen Übereinstimmung bedeutungslos, auch kommen völlig typische *elegans*-Formen in Ostkreta vor (Janisada, *Greuter 7841*). Ein freilich sehr auffälliger Extremtyp von Zakros *(Runemark & al. 17891, Greuter 4482)* mit verlängerten, haarfein zugespitzten, in zierlichen Halbkreisen zurückgeschwungenen Hüllblattanhängseln vermag als einzelne Population, die systematisch zu bewerten zu weit ginge, den Rahmen von *P. Chamaepeuce* var. *elegans* ebenfalls nicht zu sprengen. Unsere Sippe ist ein frappantes Beispiel für eine seit der jungtertiären Trennung Kretas und Karpathos' andauernden Evolutionsstillstand (Greuter 1972a).

In diesem Zusammenhang sind auch manche Pflanzen aus angrenzenden Gebieten zu erwähnen, die man als echte Übergangsformen zwischen *P. Chamaepeuce* und var. *elegans* werten muss. Bei ihnen sind die Hüllblattspitzen, vor allem die inneren, verkürzt, die Regelmässigkeit und Homogenität der Hüllenstruktur ist progressiv aufgehoben. Gleiche oder ähnliche Formen treten zerstreut in weiten Teilen des Artareals auf, aber nur als individuelle Abweichungen innerhalb von "Normaltyp"-Populationen. Bei den echten Übergangspopulationen jedoch ist die Ausbildung dieser Merkmale konstant.

Auf Kreta selbst stellen wir in einem engen Bereich im Nordwesten der Eparchie Sitia einen eigentlichen Merkmalsgradienten zwischen *P. Chamaepeuce* var. *elegans* und dem auf Kreta anderwärts praktisch alleinherrschenden "Normaltyp" der Art fest. Bei den Pflanzen von Paraspori *(Runemark & al. 18544)* ist der Einfluss von var. *elegans* noch dominierend, leicht abgeschwächt bei jenen von Liopetro *(Runemark & al. 18483, Greuter 7668);* bei Tourloti *(Rechinger 13026, Runemark & al. 17327)* und in der Kavousi-Schlucht *(Greuter 7848)* überwiegen dann die "Normaltyp"-Merkmale, und schon in der Monastiraki-Schlucht *(Runemark & al. 17611, Greuter 7592)* ist jeder Anklang an var. *elegans* verschwunden. Vergleichen wir diesen Befund mit paläogeographischen Daten: Die Sitia-Halbinsel war während des oberen Tertiärs von den übrigen Teilen Kretas abgetrennt und fügte sich erst im Laufe des Pleistozäns wieder der Gesamtinsel an (Greuter 1970). Es ist also plausibel, die beobachteten Übergänge als das Resultat einer Introgression aufzufassen, welche auf das jüngere Pleistozän zurückgeht: Damals konnte die "Normalform" von Westen her in die Sitia-Halbinsel eindringen und dort mit var. *elegans* in Kontakt kommen.

Dagegen sind jüngere direkte Kontakte dieser letzteren Sippe mit den Populationen der südöstlichen Kykladen ausgeschlossen, und trotzdem findet man auch dort ein Übergangsfeld: Die Pflanzen von Astipalea *(Runemark & Nordenstam 15096, 15326)* sind intermediär ausgebildet, ebenso die von Amorgos, besonders auffällig jene von der Ostspitze der Insel *(Rechinger 2366, Runemark & Snogerup 12218, 12249).* Hier liegt es nahe, die "Fossilisierung" einer alten Introgressionszone zu vermuten, deren Entstehung der Abtrennung der Südägäis von den Kykladen vorausging: Es wäre dies ein weiteres schönes Beispiel für die Nichtevolution isolierter Populationen während beträchtlicher geologischer Zeiträume.

Ein Herbartypus von *Serratula Chamaepeuce* L. liess sich nicht eruieren. In Abwesenheit eines solchen musste eine der zitierten Abbildungen als Typus gewählt werden. Die Tafel bei Alpino (1627) ist die lebensnaheste von ihnen und hat überdies den Vorteil, auf Material bekannter Herkunft (Kreta, wie auch Linnaeus

angibt) zu beruhen. Zusätzlich wurde ein auf jener Insel gesammelter "Normalbeleg" bezeichnet.

Chamaepeuce polycephala DC. ist ein glattes Synonym von *P. Chamaepeuce:* Der Typus hat durchaus keine zurückgekrümmten Hüllblattspitzen, wie seine Nennung unter *"Chamaepeuce Alpini* var. *camptolepis"* bei Boissier (1875) vermuten liesse. *Cirsium Chamaepeuce* f. *laciniatum* Pamp. wurde, wie schon erwähnt, aufgrund eines systematisch irrelevanten Merkmals aufgestellt, der Lectotypus gehört ebenfalls zum "Normaltyp". Von *Chamaepeuce Alpini* f. *leucocephala* P. Candargy sah ich kein Material; falls tatsächlich, woran sich kaum zweifeln lässt, eine weissblühende Form unserer Art vorlag, so handelte es sich um eine durchaus vereinzelt dastehende Ausnahme: Die Blütenfarbe aller von mir überprüften Belege ist konstant purpurrot. *Chamaepeuce mutica* var. *thessala* Beauverd & Topali schliesslich ist in manchem ein Musterstück für die Arbeitsweise des betreffenden Genfer Botanikers: Die kurzgestielten endständigen Köpfchen, die diese "Sippe" auszeichnen sollen, finden sich nicht selten in den verschiedensten Arealteilen der Art; die angeblich unter die normalen Blüten gemischten kleineren "sterilen Blüten" entstammen in Wirklichkeit unentwickelten Köpfchen; vollends humoristisch ist Beauverds Vergleich seiner zwei Blütentypen mit den Abbildungen Bauers in Sibthorps "Flora graeca" – wo nebeneinander eine normale Blüte in natürlicher Grösse und deren vergrössertes Ebenbild dargestellt sind!

Was *Cnicus fruticosus* Desf. betrifft, so hat schon Pampanini (1921), leider erfolglos, auf die wahre Identität dieses Namens hingewiesen. Das Typusexemplar gehört, wie ich anderwärts (Greuter 1969) dargelegt habe, nicht zur nunmehr *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus* genannten Sippe, wie man dies allgemein angenommen hatte, sondern zu *P. Chamaepeuce* var. *camptolepis* (sensu stricto)[1]. Diese Sippe wurde offenbar schon früh (vielleicht durch Labillardière?) in Kultur gebracht, verschwand aber bald wieder aus den botanischen Gärten. Sie wurde später erneut als *Koechlea mitis* Endl. beschrieben aufgrund einer aus Samen des von Kotschy im Jahr 1836 angeblich im "Taurus", in Wirklichkeit offenbar bei Samandağ gesammelten Materials gezogenen Pflanze. Ein von Endlicher beschriftetes Typusexemplar liess sich nicht eruieren, doch lässt die Beschreibung an der Identität dieser Pflanze, wie schon Hoffmann (1893) erkannte, keinen Zweifel.

Ptilostemon gnaphaloides

Diese Art zerfällt, wie ich in einer vorhergehenden Arbeit (Greuter 1969) dargelegt habe, in zwei Unterarten mit stark zerstückelten Arealen. Die Unterschiede zwischen den beiden Sippen sind gering, aber recht auffällig, sodass die Mehrzahl der Autoren sie bisher als getrennte Arten führte. Auch ist die Konstanz der

[1] Die Originalbeschreibung von *"Cnicus fruticosus"* ist insofern fehlerhaft, als sie ihm grössere Blüten und eine schwächer filzige Hülle zuschreibt, was in Wirklichkeit auf den gleichzeitig besprochenen *"Cnicus Chamaepeuce"* zutrifft: Vermutlich liegt eine Textverstellung oder ein Gedächtnisfehler vor. Unabhängig von Desfontaines beschrieb Poiret wenig später dieselbe im Pariser "Jardin des plantes" kultivierte Pflanze unter ihrem Gartennamen *Carduus fruticosus:* Poirets ausführliche Beschreibung passt bestens auf unsere Sippe – und sicher nicht, wie Candolle (1838) vermutete, auf die gelbblühende *Carlina xeranthemoides* L. fil., die offenbar nie in Kultur stand!

Differentialmerkmale, von geringen, gleich zu besprechenden Ausnahmen abgesehen, angesichts der bedeutenden Arealdisjunktionen sehr beachtlich.

Das Hauptmerkmal, wodurch sich die beiden Unterarten trennen lassen, ist die Ausbildung der Hüllblattanhängsel. Diese sind bei *P. gnaphaloides* subsp. *gnaphaloides* kurz und kaum dornig, während sie bei subsp. *pseudofruticosus* verlängert und in ihrem oberen Teil in zarte, aber stechende Dörnchen umgebildet sind. Ein nicht völlig durchgreifender Unterschied ergibt sich überdies in Fruchtgrösse und Blütenfarbe: Letztere ist bei der Typusunterart, von einem vereinzelten in der Cyrenaika gefundenen Individuum abgesehen, konstant purpurrot, bei der griechischen Sippe dagegen fast stets blassrosa bis weiss, nur bei den Populationen der Phokis und der Insel Ikaria hellpurpurn.

Die Variationsbreite der beiden Sippen überlappt aber um ein geringes in zwei vereinzelten Populationen. Die Typusunterart ist auf Korfu teils durch völlig normale Pflanzen, teils auch durch mehr oder minder abweichende vertreten. Es kommen dort Formen mit verhältnismässig langen (ca. 4 mm), fein zugespitzten Hüllblattanhängseln vor. Anderseits finden sich auf Ikaria neben typischen Exponenten der griechischen Unterart auch solche, die sich von den erwähnten korfiotischen Exemplaren kaum mehr objektiv unterscheiden lassen, umso weniger, als sie oft relativ kleinfrüchtig und stets rotblühend sind. Die Vereinigung beider Sippen in einer selben Art ist also zweifellos gerechtfertigt. Auf die pflanzengeographische Bedeutsamkeit ihres Verbreitungsbilds, welches zwingend gegen eine frühere direkte Landverbindung zwischen Kreta und der Cyrenaika spricht, habe ich schon früher (Greuter 1971) hingewiesen.

Die Pflanzen Korfus werden übrigens von der Mehrzahl der Autoren fälschlich zu *P. Chamaepeuce* gestellt, obschon Gelmi (1889) und nach ihm Pampanini (1921) ihre wahre Identität erkannt hatten. Vierhapper (1919) zählt sie zu den "Übergangsformen" zwischen den beiden Arten. Hayek (1931) führt *P. gnaphaloides* in seinem Prodromus der Balkanflora nicht.

Ein bisher verkanntes Vorkommen der griechischen Unterart ist jenes der Halbinsel Sithonia, welches Rechinger (1943) zu "*Chamaepeuce Alpini* var. *camptolepis*" stellte. Dieser Irrtum ist begreiflich, weil damals nur ein Fragment der Pflanze vorlag und die Lokalität pflanzengeographisch sehr überraschend ist. Seither konnte ich sie selbst besuchen und reichliches Material einsammeln: An der Identität der dortigen Pflanze mit *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus* ist kein Zweifel möglich.

Die Typifizierung von *P. gnaphaloides* bedarf einer zusätzlichen Erläuterung. Der als Typus vorgeschlagene Beleg aus Jacquins Herbarium stammt zwar von Cirillo, doch lässt sich nicht mit Sicherheit nachweisen, dass er auf die Zeit vor der Erstveröffentlichung von *Carduus gnaphaloides* zurückgeht. Ich habe ihn deshalb vorsichtshalber als Neotypus bezeichnet. Einer Notiz Gigliolis (1899) entnehmen wir, dass die Sammlungen Cirillos, und die sich in seinem Besitz befindlichen Reste des Herbars Ferrante Imperato, anlässlich einer Plünderung durch die "Sanfedisten" am 13. Juni 1799 zerstört oder zerstreut wurden. Nur ein Band des Imperato-Herbars tauchte später wieder auf und soll sich in der Universitätsbibliothek in Neapel befinden. Sollte er zufällig den von Cirillo zitierten Beleg von *P. gnaphaloides* enthalten, so hätte dieser anstatt des Jacquinschen als Typus zu gelten.

Ptilostemon leptophyllus

Eine überdurchschnittliche Variabilität zeigt bei dieser im übrigen durchaus monomorphen, verwandtschaftlich isolierten Reliktart lediglich die Länge der mittleren Hüllblattanhängsel; sie ist systematisch bedeutungslos, da sie innerhalb einer selben Population (Typusaufsammlung!) auftritt.

Die erste Entdeckung geht, wie wir Maire (1929) entnehmen, auf Ducellier zurück, doch hatte Maire von einer Beschreibung angesichts des zu fragmentarischen Materials abgesehen. Auch die Kombination *Cirsium leptophyllum* wurde nicht, wie meist angegeben wird, zuerst von Maire vorgeschlagen, sondern von Font Quer im wenig bekannten Samenkatalog des botanischen Gartens von Barcelona. Die Bezeichnung des Genfer Duplikats als Lectotypus erfolgte deshalb, weil es mir nicht möglich war, die in Barcelona deponierten Belege, die dem ersten Satz entsprechen dürften, einzusehen. Dasselbe gilt übrigens auch für *P. rhiphaeus* und *P. rhiphaeus* var. *tetauensis.*

Ptilostemon echinocephalus

Die Art variiert nur wenig. Die Abtrennung der isolierten Population von Boržom als *Cirsium wachtangia* Voronov erfolgte aufgrund durchaus imaginärer Unterschiede (grössere Dimensionen "aller Teile", schwächere Hüllenbedornung, angeblich fehlende Randpapillen der Hüllblätter). Grossheim (1934, 1949), der Voronovs Art übernahm, führt als weiteres Merkmal die durch lange ungefiederte Endabschnitte beinahe geschwänzten Blätter an. In der Tat lassen sich die Boržom-Pflanzen in dieser Hinsicht einwandfrei von jenen der Krim unterscheiden; doch bei den übrigen Kaukasus-Populationen schwankt dieses Merkmal, und die Zuordnung zum einen oder anderen Typ wäre nicht ohne Willkür möglich. So pflichte ich der durch gründliche Untersuchungen untermauerten Ansicht Tamamšjans (1954), welche *Cirsium wachtangia,* wie schon Haradze (1952) in der neuesten Flora Georgiens, als glattes Synonym von *P. echinocephalus* betrachtet, durchaus bei. Da die in TGM deponierten Syntypen von *Cirsium wachtangia* offenbar als unzugänglich gelten müssen, war ich gezwungen, eines der Kozlovskij-Duplikate (Z) als Lectotypus zu bezeichnen.

Die jüngst entdeckten Vorkommen in der Türkei scheinen ihrerseits etwas vom Normaltyp von *P. echinocephalus* abzuweichen: Insbesondere ist die Zahl der Randblüten mit ungefiedertem Pappus stark vermehrt, auch liegen die Blütenmasse (Pappus, Kronsaumlänge) deutlich unter dem Durchschnitt. Falls sich diese Unterschiede als konstant erweisen sollten, würden sie wohl die Abtrennung der Population Paphlagoniens als selbständige Sippe (Varietät oder Unterart) rechtfertigen. Das spärliche bisher vorliegende Material gestattet es jedoch nicht, diese Frage abschliessend zu beurteilen.

Ptilostemon hispanicus

Zu den verhältnismässig variablen Merkmalen dieser an sich recht monomorphen Art gehören die Länge der Blüten und des Pappus, insbesondere die Ausbildung der Spitzen der Pappusborsten, in geringerem Mass auch die Dicke und der Krüm-

mungsgrad der Hüllblattanhängsel. Es handelt sich in allen Fällen um individuelle Schwankungen, die nicht an einzelne Arealteile oder Populationen gebunden sind. Nomenklatur und Typifizierung bieten keine Schwierigkeiten.

Ptilostemon abylensis

Diese Art ist mit *P. rhiphaeus* zweifellos nahe verwandt, unterscheidet sich aber durch eine Reihe teils auffälliger, teils auch subtilerer Merkmale. Zu den ersteren kann man den robusten Wuchs, die starren, kurzen und relativ breiten Blätter, die kurzdornigen, regelmässig dachziegelig angeordneten Hüllblätter und die schwarzpurpurne Blütenfarbe rechnen. Zur zweiten Kategorie gehört die Hüllblattbehaarung und -bewimperung sowie die geringere Kronsaum- und Pappus- und die grössere Fruchtlänge. Zweifellos liegt eine wohlcharakterisierte, extrem stenendemische Art vor, welche wohl auch, soweit die fragmentarischen diesbezüglichen Angaben eine Aussage gestatten, ökologisch von *P. rhiphaeus,* einer Waldpflanze höherer Lagen, abweicht. Das Vorkommen von Grenzpopulationen des *P. rhiphaeus* (var. *tetauensis*), welche einzelne Merkmale des *P. abylensis* aufweisen und möglicherweise auf frühere Genintrogressionen hindeuten, vermag, soweit man aus dem vorliegenden Material ersehen kann, den Artrang des *P. abylensis* nicht zu gefährden.

Die Erstellung der korrekten Synonymie dieser und der folgenden Art (einschliesslich deren Varietät) war deshalb nicht ganz einfach, weil in knapper Folge verschiedene Kombinationen in unterschiedlichen Rangstufen veröffentlicht wurden: einerseits von Font Quer auf den gedruckten Etiketten seiner spanischen Exsikkate und in den Samenkatalogen des botanischen Gartens von Barcelona, anderseits von Maire (1929, 1931). Mit Hilfe der in der Zeitschrift Cavanillesia eingestreuten Angaben über die genauen Publikationsdaten der Exsikkate, vor allem auch dank dem durch O. de Bolós liebenswürdigerweise zur Verfügung gestellten Satz der einschlägigen Samenkataloge gelang es, für jedes einzelne Zitat Validität und zeitliche Abfolge der Veröffentlichung zu überprüfen. Die Verzögerung in der Verteilung der 1930er Ausbeute Font Quers hatte im Falle von *P. abylensis* zur Folge, dass Maire (1931) die Priorität zukommt, was natürlich für die Typuswahl von Bedeutung war.

Ptilostemon rhiphaeus

Die algerischen Pflanzen, die Maire (1931) mit echtem *"Cirsium Casabonae"* gleichsetzt, haben zwar mit dieser Art nichts zu tun, unterscheiden sich aber nicht wesentlich vom typischen *P. rhiphaeus* Marokkos. Wohl sind die Köpfchen im Osten durchschnittlich etwas kleiner, das heisst armblütiger (endständiges Köpfchen in Marokko häufig mit 50-60 Blüten, in Algerien meist mit 30-40 Blüten), die Blüten oft blasser, rosa oder gar weiss (so bei den meisten Belegen Reverchons, der hierauf eine Varietät begründen wollte; der betreffende Name wurde aber offenbar nirgends effektiv veröffentlicht). Doch sind dies rein statistische Unterschiede, die im Einzelfalle starken Schwankungen unterworfen und kaum zur Abgrenzung von Sippen verwendbar sind.

Die Population der Berge von Tetuan, die im Gesamtareal des *P. rhiphaeus* den nordwestlichen Vorposten bildet, weicht durch leicht spinnwebig-flockiges Hüllen-

indument und etwas dunklere Blütenfarbe auffällig, wenn auch nicht schwerwiegend von den übrigen Populationen der Art ab. Da diese beiden Merkmale auf *P. abylensis* hinweisen, dessen Heimat nur um ein weniges weiter nördlich liegt, ist der Verdacht eines früheren Kontakts beider Arten, welcher stellenweise zu Genintrogressionen geführt hätte, nicht von der Hand zu weisen: *P. rhiphaeus* var. *tetauensis* wäre dann als "fossile" Hybridpopulation im Sinne Ehrendorfers (1958) aufzufassen. Morphologisch steht diese Sippe *P. rhiphaeus,* welchem sie hier als Varietät angegliedert wird, zweifellos viel näher als *P. abylensis.*

Ptilostemon dyricola

Die Sippe der innermarokkanischen Gebirgszüge, zuerst von Maire (1931) als Unterart von *"Cirsium Casabonae"* (worunter er im wesentlichen *P. rhiphaeus* versteht!) unterschieden, ist habituell recht auffällig und morphologisch gut charakterisiert. Neben Merkmalen wie dem hohen, robusten Wuchs, der verlängerten, reichköpfigen Synfloreszenz und den nur schwach gelappten Blättern kommen in erster Linie die Beschaffenheit der Hülle (regelmässig dachziegelig, mit nicht verlängerten, verhältnismässig zarten Dornspitzen) und die geringeren Ausmasse der Früchte zur Abgrenzung gegen den benachbarten, nächstverwandten *P. rhiphaeus* in Betracht. Übergänge sind mir nicht bekannt, weshalb ich die Sippe als selbständige Art auffasse. Freilich habe ich von einigen geographisch intermediären Fundorten, die dem Areal von *P. dyricola* im Nordosten vorgelagert sind, kein Material gesehen. Die betreffenden Pflanzen aus der Gaada de Debdou und von Rhar Rouban (gegenüber Oujda im algerischen Grenzgebiet) stellen Jahandiez & Maire (1934) zu ihrem *"Cirsium Casabonae* subsp. *trispinosum":* Sie dürften also zu *P. rhiphaeus* gehören.

Die Variabilität von *P. dyricola* ist gering. Ein gewisser Ansatz zu einer geographischen Differenzierung, der aber zur Unterscheidung von Sippen nicht ausreicht, zeigt sich lediglich in der Länge der Dornanhängsel der Hüllblätter: Sie beträgt 1-5 mm bei den Pflanzen des Mittleren Atlas, 4-9 mm bei jenen des Hohen Atlas und des Antiatlas.

Ptilostemon Casabonae

Diese monomorphe, sehr charakteristische Art bewohnt ein beinahe lehrbuchhaftes tyrrhenisches Areal. Sie erreicht das Festland nirgends, wenn man von der einen Stelle in Portugal absieht, wo sie offensichtlich eingebürgert ist und sich erstaunlicherweise seit weit über 100 Jahren gehalten hat, ohne sich jedoch weiter auszubreiten. Alle Angaben eines Vorkommens in Nordafrika sind irrtümlich und beruhen auf Verwechslungen mit Arten der verwandten Sektion *Fontqueria.* Dass *"Chamaepeuce macrostachya"* ein glattes Synonym von *P. Casabonae* ist und das Typusexemplar bestimmt nicht, wie auf der Etikette angegeben, aus Transkaukasien (Azerbajdžan) stammt, hat Tamamšjan (1954) überzeugend dargelegt.

Ptilostemon stellatus

In seinem gesamten, recht zerstückelten Areal scheint *P. stellatus* völlig konstant und unvariabel zu sein, wenn man von der beträchtlichen, offenbar umweltbedingten

vegetativen Plastizität absieht. In erster Linie dürfte die wahrscheinlich obligate Selbstbestäubung an diesem Umstand schuld sein. Die Reduktion des Ausbreitungsvermögens, die durch das verhältnismässig grosse Gewicht der Früchte und das sehr leichte und frühzeitige Abfallen des Pappus zustandekommt, spielt ebenfalls eine Rolle: Sie führt zum massenhaften Auftreten der Art in begrenzten Revieren, erklärt aber auch ihr Fehlen auf weite Strecken trotz günstiger standörtlicher Bedingungen. Wo die Pflanze erst einmal hingekommen ist, behauptet und vermehrt sie sich meist erfolgreich: Die abgesprengten Inselvorkommen auf Vis in Dalmatien und in Kreta betrachte ich deshalb, wie schon erwähnt, als junge Kolonien, die sich denn auch durchwegs sekundären, anthropogenen Gebüschformationen und Grasfluren, nicht den reliktreichen ursprünglichen Pflanzengesellschaften eingliedern. Das heutige Areal halte ich für relativ jung. Es dürfte sich schrittweise weiter ausdehnen.

Die zwei von Terracciano beschriebenen "Varietäten" sind bedeutungslos: *Cnicus stellatus* var. *tenuifolius* ist nichts weiter als die kümmerliche, schmalblättrige und wenigköpfige Modifikation trockener, steiniger Standorte. Die Typusaufsammlung von *Cnicus stellatus* var. *foliosus* fällt durch den dichtlaubigen Habitus auf, wobei die gedrängt stehenden Blätter verhältnismässig kurz und schmal sind; Köpfchen sind an den Seitenästen keine, am Hauptstengel nur wenige ausgebildet. Es dürfte ein pathogener Zustand (Virose?) vorliegen, vielleicht auch eine lokale, mehr oder weniger monströse Mutante.

Der Herbarbeleg von *P. stellatus* im Linnaeus-Herbar kommt als Typus nicht in Frage, da er vermutlich erst nach 1753 eingelegt wurde. Als Typus hat die beschreibende Phrase zu gelten, mit welcher Linnaeus seinen *Carduus stellatus* validierte und die er van Royen (1740) entnahm. Ein zugehöriger Herbarbeleg van Royens ("Typotypus" im Sinne von Stearn 1957) wird im Herbar zu Leiden (L) aufbewahrt.

Ptilostemon x *Grandei*

Dies ist der einzige *Ptilostemon*-Bastard, von dem wirklich gutes, vollständiges Material vorliegt, mit Einschluss der unterirdischen Teile und der Grundblätter. Es ist interessant, zu beobachten, wie der Einfluss jeder Elternart je nach Merkmal dominiert oder unterliegt. Das Austreiben der Grundblätter zum Beispiel erfolgt etwas später als bei *P. niveus,* aber deutlich früher als bei *P. strictus.* In Blattgestalt und -nervatur gleicht der Bastard der ersten, in der Färbung der zweiten Art. Zu den völlig intermediären Merkmalen gehören die Länge des Pappus und der Blütenkrone und das Verhältnis der Kronsaum- zur Kronröhrenlänge.

Bis jetzt ist erst ein Fundort bekannt geworden, den Lacaita im Jahr 1912 entdeckte und wo ich 58 Jahre später den selben Bastard in einem einzigen Exemplar wiederfand. Wie dies schon Petrak (1914) bemerkte, ist er völlig pollensteril. Dass die spärlichen, aber äusserlich wohlausgebildeten reifen Früchte, die man am Holotypus beobachtet, jemals keimfähig waren, mag man füglich bezweifeln. Die beiden Elternarten sind ökologisch deutlich verschieden und wachsen wohl nur ausnahmsweise auf engerem Raum beisammen, was wohl der Hauptgrund für die ausserordentliche Seltenheit des Bastards ist. Dieser könnte aber auch an einigen wenigen anderen Stellen, etwa am Colle del Dragone (Pollino-Gruppe) und bei Morano, aufgefunden werden.

Ptilostemon x *tauricola*

Die zwei einzigen, von Haussknecht gesammelten Belege dieser Pflanze stimmen in allen Einzelheiten, einschliesslich des Blühstadiums, völlig überein, sodass man trotz der verschiedenen Angaben auf den zugehörigen Etiketten den Verdacht nicht völlig los wird, beide möchten von einer selben Pflanze stammen (auch die notorische Seltenheit von *Ptilostemon*-Bastarden würde dafür sprechen). Wie dem auch sei: An der Bastardnatur von *P.* x *tauricola* kann man nicht zweifeln. Nicht nur nimmt er, wie schon Petrak (1914) zutreffend bemerkt, "in seinen charakteristischen Merkmalen eine schöne Mittelstellung" zwischen den mutmasslichen Eltern ein, er kommt auch mit ihnen zusammen vor. Haussknecht hat nämlich an beiden angegebenen Fundorten auch *P. afer* subsp. *eburneus*, an einem davon (Achyr dağ, 4000') auch *P. diacantha* subsp. *turcicus* gesammelt. Überdies ist auch hier der Pollen völlig abortiert.

Über die Wuchsform des Bastards, die angesichts der diesbezüglichen Verschiedenheiten der Eltern besonders interessant wäre, lässt sich leider vorderhand nichts aussagen, da die grundständigen Teile unbekannt sind.

Ptilostemon x *parisiensis*

Im Webb-Herbarium (FI) liegt ein Exemplar dieses Bastards auf dem selben Bogen wie ein *P.-Chamaepeuce*-Beleg und eine einzige Etikette "Billardière, Syrie". Dies hat Pampanini (1921) dazu verleitet, es als *Cirsium Chamaepeuce* var. *syriacum* zu beschreiben. Schon die kurze Diagnose dieser "Sippe" legt den Verdacht ihrer Bastardnatur nahe, wobei in Syrien nur die Kombination *P. Chamaepeuce* x *P. diacantha* in Frage käme (Greuter 1969). Ein Vergleich mit dem letzteren, neuerdings in Syrien gesammelten Bastard (siehe unten) schien diesen Verdacht vorerst zu bestätigen, da die syrische Pflanze wenigstens im vegetativen Bereich weitgehend mit der unseren übereinstimmt. Auch sind beide hundertprozentig pollensteril.

Zweifel entstanden, als zwei weitere Belege auftauchten, die völlig jenem von *"Cirsium Chamaepeuce* var. *syriacum"* entsprechen, aber aus botanischen Gärten stammen: Denn *P. diacantha* stand offenbar überhaupt nie in Kultur, wohl aber der vegetativ nicht unähnliche *P. afer*, der noch heute eine verbreitete Zierpflanze ist. Diese letztere Art kommt aber in Syrien nicht vor. Die Vermutung lag somit nahe, die Billardière-Etikette im Webb-Herbarium beziehe sich nur auf den *P.-Chamaepeuce*-Beleg, während das Typus-Exemplar von *"Cirsium Chamaepeuce* var. *syriacum"* einen unbeschrifteten Beleg kultivierter Herkunft darstellen würde.

Die morphologische Analyse bestätigte diese These vollauf. Als wichtigstes Indiz muss die Beschaffenheit des Pappus der äusseren Blüten gelten: Beim Bastard *P. diacantha* x *P. Chamaepeuce* aus Syrien sind seine Borsten ungefiedert, an der Spitze durch kurze, kegelförmige Haare rauh, was den Einfluss von *P. diacantha* erkennen lässt; bei unserem kulturbürtigen Bastard dagegen sind sie sämtlich gefiedert, an der Spitze allseits kurz und locker bebärtet, ähnlich wie bei *P. afer*. Da keine der übrigen früher kultivierten *Ptilostemon*-Arten *(P. Casabonae, P. stellatus, P. strictus)* als Elter in Frage kommen kann, betrachte ich die Deutung unserer Pflanze als *P. afer* x *P. Chamaepeuce* als gesichert. Beim zweitgenannten Elternteil könnte es sich um die früher kultivierte Amanus-Sippe, var. *camptolepis*, handeln, was die Auswärtskrümmung und verhältnismässig starke Behaarung der Hüllblätter des Bastards erklären würde.

Da nomenklatorisch keinerlei Verpflichtung bestand, Pampaninis irreführende Varietätsbezeichnung zu übernehmen, habe ich es vorgezogen, den Bastard neu zu beschreiben, zu benennen und zu typifizieren.

Ptilostemon x *Pabotii*

Es handelt sich zweifellos, wie dies schon der Sammler Henri Pabot aufgrund der Anwesenheit beider Elternarten vermutete, um den Bastard zwischen *P. diacantha* und *P. Chamaepeuce,* genauer zwischen *P. diacantha* subsp. *turcicus,* den Pabot gleichzeitig an derselben Stelle gesammelt hat, und *P. Chamaepeuce* var. *camptolepis,* wofür der Fundort und die Hüllenbehaarung des Bastards sprechen.

Mouterde (1956) hat diese Pflanze erstmals unter Angabe der Hybridformel erwähnt, doch ermangelte sie bisher einer binären Benennung. Ich lasse mir das Vergnügen, sie dem Entdecker und um die Erforschung der Orientflora sehr verdienten Sammler zu widmen, nicht entgehen.

Historisch-pflanzengeographische Betrachtungen

Das mutmassliche Entstehungszentrum der *Carduinae* ist am ehesten in den alten Trockenräumen des Orients und Mittelasiens zu suchen, wo sich auch heute noch der grösste Reichtum an reliktischen Sippen findet. Die Mehrzahl der Arten dieser Gruppe, und ausnahmslos alle als ursprünglich betrachteten, zeigen Anpassungen, welche sich durch eine solche These gut erklären lassen: Xeromorphosen, starke Bedornung und sommerliche Blüte- und Fruchtzeit. Wir schliessen also auf ein kontinentales Trockenklima mit kalten Wintern, ariden Sommern und starker Beweidung. Alle diese Bedingungen dürften am ehesten in meerfernen Hochländern zusammentreffen.

Im Mittelmeerraum sind diese Distelarten, insbesondere auch die ganze Gattung *Ptilostemon,* dem xero-mesogäischen Element (Greuter 1970) zuzurechnen. Sie haben ihre gegenwärtige Heimat also vermutlich im Verlauf mehrerer Trockenperioden des Tortons und vielleicht schon des Helvets besiedelt (Greuter 1971). Schon sehr früh fügten sie sich aber auch Pflanzengesellschaften ein, welche anderen historischen Florenelementen zugehören: dem eu-mesogäischen (*P.* sect. *Fontqueria* in mediterranen Hartlaubwäldern) und sogar dem para-mesogäischen (*P. strictus* in submediterranen laubwerfenden Wäldern).

Die Mehrzahl der *Ptilostemon*-Sektionen zeigt eine ausgesprochen kontinentale Verbreitung: Ausser auf dem eigentlichen Festland finden sich diese Sippen nur auf wenigen küstennahen Inseln wie Sizilien und Euböa. Im Gegensatz dazu kommt die Sektion *Polyacantha* ausschliesslich auf Inseln vor, und die Sektion *Ptilostemon* besitzt ihren Verbreitungsschwerpunkt im Archipel der Ägäis.

Die heutige Verbreitung von *P. Casabonae* ist vielleicht so zu erklären, dass ehemalige festländische Vorkommen dieser Art (wie überhaupt des Grossteils der mediterranen Pflanzengesellschaften am Nordrand des Mittelmeers) im Verlauf des Pleistozäns durch die sich ausbreitenden borealen Vegetationstypen erdrückt wurden,

während die Populationen auf den Inseln, wohin die nördlichen Arten nicht oder nur zum kleinen Teil gelangen konnten, überlebten. Die Funktion der mediterranen Inseln als Erhaltungszentren reliktischer Arten, welche sie vor der Eliminierung durch besser an veränderte Umweltbedingungen angepasste und somit konkurrenziell überlegene Formen abschirmen, ist vielfach belegt (vgl. z.B. Greuter 1971). Eine andere Frage ist jene nach den früheren Festlandverbindungen des heutigen Inselbereichs, also nach dem mutmasslichen Zeitpunkt der Besiedlung: Sie ist leider im Falle der tyrrhenischen Inseln noch nicht eindeutig zu beantworten (man vergleiche die diesbezügliche Diskussion bei Contandriopoulos 1962).

In diesem Zusammenhang sind die Verhältnisse auf Kreta von besonderem Interesse, da bekannt ist, dass diese Insel seit dem mittleren Torton (letzte fossile Fauna "kontinentalen" Typs aus dem Vallésien; vgl. Strid 1971) von den Festländern isoliert blieb. Dort ist, wenn man vom vermutlich erst durch den Menschen eingeschleppten *P. stellatus* absieht, allein die Sektion *Ptilostemon* vertreten. Natürlich könnten andere früher vorhandene Arten inzwischen ausgestorben sein, doch ist dies angesichts der Bedeutung Kretas als Zentrum für die Erhaltung reliktischer Arten nicht besonders wahrscheinlich. Näher liegt die Vermutung, die übrigen Sektionen hätten sich erst später, nach der Abtrennung Kretas von den Festländern, im Mittelmeerraum ausgebreitet. Das soll freilich nicht heissen, dass sie sich erst später differenziert hätten; denn die Sektion *Ptilostemon* ist in mancher Beziehung die höchstentwickelte der Gattung, und ihre Entstehung setzt einen komplexen "Unterbau" heute nurmehr fragmentarisch erhaltener Sippen und mannigfacher Evolutionsvorgänge voraus. Doch dürfte diese ursprüngliche Diversifikation in einem Entstehungszentrum, das ausserhalb des heutigen Gattungsareals liegt und über welches sich beim gegenwärtigen Stand der Kenntnisse kaum mehr als müssige Vermutungen anstellen lassen, zustandegekommen sein.

Die Arten der Sektion *Ptilostemon* bewohnen, wie schon erwähnt, fast ausschliesslich Ritzen senkrechter Kalkfelswände. An diesen Spezialstandort sind sie nicht nur infolge der natürlichen Konkurrenzverhältnisse, sondern in erster Linie wegen ihrer Empfindlichkeit gegen die Beweidung gebunden. Dagegen glaube ich nicht, dass es sich, wie Davis (1951) annimmt, um eigentliche Spezialisten, welche infolge ihrer ökologischen Ansprüche streng auf das Felsritzenbiotop beschränkt sind, handelt. Ihr ursprüngliches Habitat dürfte ein ganz anderes gewesen sein. Später haben veränderte Konkurrenzbedingungen und insbesondere das Weidevieh sie in die Reliktstandorte der Felswände zurückgedrängt, für welche sie präadaptiert waren. Noch heute liegt ihr Entwicklungsoptimum jedoch anderswo, und unter günstigen Verhältnissen, speziell bei Ausschaltung von Tierfrass, vermögen sie sich in normalen mediterranen Strauchgesellschaften zu behaupten. Ich möchte also vermuten, dass sich die Sektion *Ptilostemon* als Bestandteil einer Trockenbuschvegetation ausbreitete, welche infolge dichten Schlusses und beträchtlicher Höhe keinen günstigen Biotop für herdenbildende Herbivoren darstellte. Die Besiedlung des heutigen Areals dürfte auf eine mässig ausgeprägte Trockenperiode des Helvets oder unteren Tortons zurückgehen. Die einzelnen Sippen haben ein hohes Alter, bewohnen ein ausgesprochen disjunktes Areal und haben sich seit dem Einsetzen der Isolation vor mehr als 10 Millionen Jahren kaum mehr verändert. So ist der *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus* Westkretas mit jenem des Peloponnes völlig identisch, und die Pflanze der Cyrenaika (subsp. *gnaphaloides*) von jener Kalabriens ununterscheidbar. Es bestätigt sich hier aufs schönste der schon im Zusammenhang mit *P. Chamaepeuce* var. *elegans* (S. 189) erwähnte, in einer

früheren Arbeit (Greuter 1972a) postulierte Evolutionsstillstand der Sippen unter den Bedingungen der Isolation.

Ähnlichen Alters wie jene der Sektion *Ptilostemon* ist auch die Ausbreitung der Gattung *Lamyropsis* im Mittelmeergebiet. Dafür spricht jedenfalls die Anwesenheit von *Lamyropsis cynaroides* auf Kreta, wo offene, steinige Föhrenwälder ihre natürlichen Standorte bilden. *Lamyropsis microcephala,* ein auf Sardinien endemischer Bewohner niedriger, baumloser Spinelle-Vegetation im Gebirge (Greuter 1972b), mag dagegen der gleich zu besprechenden "Distelwelle" entsprechen.

Dieser zweiten Ausbreitungswelle dürfte die Mehrzahl der dornigen *Ptilostemon*-Sektionen angehören. Möglicherweise spielte sie sich zum Teil in Gebirgslagen über der Baumgrenze ab, was das Fehlen dieser Sippen auf Kreta, dessen Bergstöcke schon sehr frühzeitig von den Ketten des Balkans und Anatoliens abgetrennt wurden, mit erklären könnte. Eine weitere Ausbreitung auch in den Tiefländern dürfte das oberste Miozän mit sich gebracht haben, als das Mittelmeer in der Salinitätskrise des Messiniano (dem "Sahel" vieler Autoren) schrumpfte und die Herden der Pikermi-Steppenfauna die Kontinente überzogen; Kreta scheint damals, entgegen früheren Annahmen, eine Insel geblieben zu sein. Wie dem auch sei: Mit dem Ende des Miozäns dürften die meisten Arten ihre heutigen Areale erobert haben. Damals mag *Ptilostemon* eine sehr polymorphe, artenreiche Gattung gewesen sein, dem heutigen *Cirsium* etwa vergleichbar, und die Sektionsareale waren bestimmt wesentlich ausgedehnter als heute, auch die Zahl der Sektionen vermutlich grösser. Als repräsentativ für diese Hauptausbreitungsphase der Gattung mag die Sektion *Platyrhaphium* gelten: Ihr relativ weites Areal umfasst Sizilien und Kalabrien, wo sie sich vermutlich am Ende des Miozäns, als die Verbindungen dieser Gebiete mit den Festländern zustande kamen, angesiedelt hat.

Als jüngstes Areal betrachte ich jenes von *P. strictus.* Diese Art, welche sich am nördlichen Rand des Gattungsareals abgegliedert hat, besiedelte ihre heutige Heimat wohl erst im Verlaufe des Pleistozäns, als die kälteresistenteren laubwerfenden Wälder dort zur Herrschaft kamen. Sie dürfte von Norden her die Balkan- und Apenninenhalbinsel besiedelt haben, und der Zusammenhang ihres Areals im Norden der Adria ging wohl erst im Laufe der letzten Jahrmillion verloren. Das bedeutet nun freilich nicht, dass die Art als solche jung sei. Viele alte Typen, welche für die eiszeitliche Klimaverschlechterung präadaptiert waren, haben erst in geologisch junger Vergangenheit ihre heutige Verbreitung erlangt. Die zahlreichen ursprünglichen Züge von *P. strictus,* die mich veranlassten, ihn in dieser Revision an die Spitze der Gattung zu stellen, gestatten keinen Zweifel an seinem hohen Alter: Er entspricht vermutlich einem der frühesten Seitenzweige, die sich aus dem *Ptilostemon*-Grundstock differenzierten. Nur liegt seine ursprüngliche Heimat wohl wesentlich weiter nördlich, als seine heutige Verbreitung annehmen liesse.