

**Monographie der Gattung *Odontites* (Scrophulariaceae)  
sowie der verwandten Gattungen *Macrosyringion*,  
*Odontitella*, *Bornmuellerantha* und *Bartsiella***

Author: Bolliger, Markus

Source: *Willdenowia*, 26(1/2) : 37-168

Published By: Botanic Garden and Botanical Museum Berlin (BGBM)

URL: <https://doi.org/10.3372/wi.26.2603>

---

BioOne Complete ([complete.BioOne.org](https://complete.BioOne.org)) is a full-text database of 200 subscribed and open-access titles in the biological, ecological, and environmental sciences published by nonprofit societies, associations, museums, institutions, and presses.

Your use of this PDF, the BioOne Complete website, and all posted and associated content indicates your acceptance of BioOne's Terms of Use, available at [www.bioone.org/terms-of-use](https://www.bioone.org/terms-of-use).

Usage of BioOne Complete content is strictly limited to personal, educational, and non - commercial use. Commercial inquiries or rights and permissions requests should be directed to the individual publisher as copyright holder.

---

BioOne sees sustainable scholarly publishing as an inherently collaborative enterprise connecting authors, nonprofit publishers, academic institutions, research libraries, and research funders in the common goal of maximizing access to critical research.

MARKUS BOLLIGER

## Monographie der Gattung *Odontites* (*Scrophulariaceae*) sowie der verwandten Gattungen *Macrosyringion*, *Odontitella*, *Bornmuellerantha* und *Bartsiella*

### Abstract

Bolliger, M.: Monographie der Gattung *Odontites* (*Scrophulariaceae*) sowie der verwandten Gattungen *Macrosyringion*, *Odontitella*, *Bornmuellerantha* und *Bartsiella* [Monograph of the genus *Odontites* (*Scrophulariaceae*) and the related genera *Macrosyringion*, *Odontitella*, *Bornmuellerantha* and *Bartsiella*]. – Willdenowia 26: 37–168. 1996. – ISSN 0511–9618.

Segregated from the genus *Odontites* (*Scrophulariaceae*, *Rhinanthoideae*) in its traditional, large sense, the four small genera *Macrosyringion* (with two species from Spain and S Balkans/Asia minor respectively), *Odontitella* (with one species from the Iberian Peninsula), *Bornmuellerantha* (with one species from Asia minor) and *Bartsiella* (with one species from Morocco) are recognized; of these, *Bartsiella* is described as genus new to science, based on *Odontites rameauanus*. *Odontites* s. str. is a natural but morphologically manifold taxon, which is characterized by its unique microreticulate pollen surface, representing an autapomorphy within the *Rhinanthae*. The genus is of W Mediterranean origin and comprises, in its revised circumscription, 26 species with 21 subspecies, which are mostly stenochoric endemics restricted to single islands or mountain massifs; only three species are widespread, their areas extending over several floristic regions: *O. viscosus* (from Morocco northeastwards to the Swiss Valais), *O. luteus* (Submediterranean-Central European-Pontic) and the Red Bartsia *O. vernus* (Eurasian). A taxonomic revision of the five genera is presented, including a general treatise of morphological and biological features, keys, synonymies, descriptions, distribution maps, notes on infraspecific variation, and illustrations of the species. *Odontites citrinus* from Tunisia is described as a species, *O. viscosus* subsp. *lusitanicus* as a subspecies new to science, and 10 names, i. e. *Bartsiella rameauana*, *Odontites hispidulus*, *O. vulgaris* subsp. *mesatlanticus*, *O. vulgaris* subsp. *siculus*, *O. vulgaris* subsp. *himalayicus*, *O. linkii* subsp. *cyprius*, *O. maroccanus*, *O. discolor* subsp. *ciliatus*, *O. squarrosus*, and *O. squarrosus* subsp. *foliosus*, are formed as combinations new to science.

### Inhalt

#### I. ALLGEMEINER TEIL

1. Einleitung . . . . .	39
2. Systematische Stellung und Gliederung von <i>Odontites</i> s. l. . . . .	40
2.1. Historischer Überblick . . . . .	40
2.2. Gliederung von <i>Odontites</i> s. l. . . . .	42
3. Lebenszyklus und Hemiparasitismus . . . . .	43
4. Morphologie und Karyologie (Merkmale) . . . . .	46

4.1. Wuchsform und Holzanatomie . . . . .	46
4.2. Indument (Behaarung) der Sprosse und Blätter . . . . .	46
4.3. Stengelblätter . . . . .	48
4.4. Blütenstand und Brakteen . . . . .	48
4.5. Blüten . . . . .	49
4.6. Pollenkörner . . . . .	50
4.7. Früchte und Samen . . . . .	51
4.8. Zahl und Struktur der Chromosomen . . . . .	53
5. Blüten- und Verbreitungsbiologie . . . . .	57
5.1. Blütenbiologie . . . . .	57
5.2. Verbreitungsbiologie . . . . .	58
6. Verbreitung und Standort: das ökochorologische Verhalten . . . . .	58
<b>II. SPEZIELLER TEIL – TAXONOMIE, VERBREITUNG UND STANDORT</b>	
7. Schlüssel zu den Gattungen . . . . .	60
8. <i>Bornmuellerantha</i> . . . . .	61
8.1. <i>B. aucheri</i> . . . . .	61
9. <i>Macrosyringion</i> . . . . .	64
9.1. <i>M. longiflorum</i> . . . . .	64
9.2. <i>M. glutinosum</i> . . . . .	69
10. <i>Odontitella</i> . . . . .	72
10.1. <i>O. virgata</i> . . . . .	72
11. <i>Bartsiella</i> . . . . .	76
11.1. <i>B. rameauana</i> . . . . .	76
12. <i>Odontites</i> . . . . .	79
12.1. <i>O. hollianus</i> . . . . .	81
12.2. <i>O. rigidifolius</i> . . . . .	83
12.3. <i>O. corsicus</i> . . . . .	86
12.4. <i>O. viscosus</i> . . . . .	89
12.5. <i>O. luteus</i> -Gruppe . . . . .	99
12.6. <i>O. luteus</i> . . . . .	100
12.7. <i>O. lanceolatus</i> . . . . .	101
12.8. <i>O. hispidulus</i> . . . . .	104
12.9. <i>O. vernus</i> -Gruppe . . . . .	105
12.10. <i>O. vernus</i> . . . . .	107
12.11. <i>O. litoralis</i> . . . . .	107
12.12. <i>O. vulgaris</i> . . . . .	109
12.13. <i>O. jaubertianus</i> . . . . .	115
12.14. <i>O. kaliformis</i> . . . . .	117
12.15. <i>O. pyrenaicus</i> -Gruppe . . . . .	121
12.16. <i>O. cebennensis</i> . . . . .	121
12.17. <i>O. pyrenaicus</i> . . . . .	124
12.18. <i>O. bocconii</i> -Gruppe . . . . .	129
12.19. <i>O. bocconii</i> . . . . .	132
12.20. <i>O. linkii</i> . . . . .	133
12.21. <i>O. maroccanus</i> . . . . .	135
12.22. <i>O. powellii</i> . . . . .	138
12.23. <i>O. vulcanicus</i> . . . . .	140
12.24. <i>O. lapiei</i> . . . . .	142
12.25. <i>O. purpureus</i> -Gruppe . . . . .	144
12.26. <i>O. discolor</i> . . . . .	144
12.27. <i>O. squarrosus</i> . . . . .	148
12.28. <i>O. purpureus</i> . . . . .	151
12.29. <i>O. tributii</i> -Gruppe . . . . .	154

12.30. <i>O. tributii</i> . . . . .	154
12.31. <i>O. citrinus</i> . . . . .	157
12.32. <i>O. violaceus</i> . . . . .	160
Danksagungen . . . . .	162
Index der Taxa . . . . .	162
Zitierte Literatur . . . . .	166

## ALLGEMEINER TEIL

### 1. Einleitung

Die vorwiegend in der mediterranen Region entwickelte Gattung *Odontites* Ludw. (Zahntröst) galt lange Zeit als taxonomischer Problemfall innerhalb der halbparasitischen Unterfamilie *Rhinanthoideae* der *Scrophulariaceae*. Zweifelsohne gehören die Zahntröste in die Subtribus *Euphrasinae* der Tribus *Rhinantheae* und hier in die "Euphrasia-Gruppe" (Hartl 1956), befinden sich also in der näheren Verwandtschaft der großen Gattungen *Euphrasia* und *Bartsia*. Mit dieser Feststellung erschöpfen sich aber bereits die übereinstimmenden Auffassungen in der bisherigen *Odontites*-Taxonomie. Seit Linné (1753) die ihm bekannten Zahntröste zu *Euphrasia* stellte, gingen bis in die jüngste Zeit die Meinungen weit auseinander, ob *Odontites* überhaupt eine eigenständige, von *Euphrasia* oder *Bartsia* verschiedene Gattung sei, und wenn ja, welche Arten sie enthalte. Diese Unsicherheiten sind zum Teil auf das traditionelle Gattungskonzept zurückzuführen, das sich zunächst nur auf jene zwei Arten stützte, die auch in Mittel- und Nordeuropa vorkommen: den gelbblühenden *Odontites luteus* und den rotblühenden *O. vernus*. Die viel zahlreicheren mediterranen Arten hingegen blieben lange unbeachtet und wurden erst nach und nach bekannt, was ständig neue Korrekturen am Gattungskonzept nötig machte. Ein weiterer Grund für die taxonomischen Schwierigkeiten ist im großen Formenreichtum jener Sippen zu suchen, die bisher zu *Odontites* gestellt wurden. In allen Organen zeigen sie eine verwirrende Vielfalt, die es bisher unmöglich machte, in ihnen eine einheitliche Gruppe zu sehen. Ein besonders eindrückliches Beispiel dafür sind die Staubblätter mit zehn verschiedenen artspezifischen Behaarungsmustern. Als weitere Schwierigkeit erwiesen sich außerdem verschiedene morphologisch eigenständige Endemiten, deren Gattungszugehörigkeit stets umstritten war.

Die vorliegenden systematische Monographie befaßt sich mit allen Sippen, die bisher zu *Odontites* Ludw. gestellt worden sind; ihr Ziel ist es, diesen Verwandtschaftskreis zu charakterisieren und taxonomisch-nomenklatorisch zu revidieren.

Die systematischen Untersuchungen basieren im wesentlichen auf der morphologisch-geographischen Methode, haben also die morphologische Variation der Sippen in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet zum Gegenstand. Um die Variation der Merkmale an einem möglichst repräsentativen Material studieren zu können, wurden zwischen 1983 und 1988 auf fünf Reisen über 3000 Herbarbelege der südwesteuropäischen Arten aufgesammelt (1983: Westalpen, Südfrankreich; 1984 und 1985: Spanien, Pyrenäen; 1986: Frankreich, Italien; 1988: Marokko). Außerdem wurden etwa ebensoviel Belege von den Herbarien AV, B, BAS, BCC, BCF, BERN, BM, BORD, BR, C, FI, G, GE, GOET, ISTE, JACA, JE, K, L, LISE, LISU, LY, M, MA, MAF, MPU, NAP, NICE, P, RAB, RO, SEV, STR, TL, VER, VF, W, WU und Z (Akronyme nach Holmgren & al. 1990) ausgeliehen. Soweit keimfähige Samen verfügbar waren, wurden die Zahntröste auch kultiviert. An den lebenden Pflanzen konnte die Ontogenie der Arten sowie all jene Merkmale studiert werden, die am herbarisierten Material nicht oder nur schlecht zu sehen sind (Keimblätter, untere Stengelblätter, Blütenfarbe usw.). Lebendes, teilungsaktives Gewebe wurde auch für die Herstellung von Chromosomenpräparaten benötigt.

Von allen Arten wurde eine repräsentative Auswahl von insgesamt über 1200 Einzelpflanzen nach dem Stichprobenprinzip analysiert. Untersucht wurden an über 3000 Einzelpräparaten die äußere Morphologie, vor allem die Blütenmorphologie (mit dem Stereomikroskop, Ver-

Tab. 1. Taxonomische Zuordnung und Gliederung der bisher zu *Odontites* s. l. gestellten Arten.

Autor	Jahr	Arten von <i>Odontites</i> s. l. bei:
Linné	1753	<i>Euphrasia</i>
Don	1838	<i>Odontites</i>
Bentham	1846	<i>Odontites</i> (sect. <i>Lasiopera</i> , <i>Orthantha</i> , <i>Euodontites</i> )
Bentham	1876	<i>Bartsia</i> (sect. <i>Odontites</i> , <i>Orthantha</i> )
Kerner	1888	<i>Odontites</i> , <i>Orthantha</i>
Wettstein	1891	<i>Odontites</i> , <i>Orthantha</i>
Beauverd	1911	<i>Odontites</i> (subg. <i>Orthantha</i> ); <i>Dispermothecca</i>
Rothmaler	1943	<i>Odontites</i> (sect. <i>Euodontites</i> , <i>Orthantha</i> , <i>Dispermothecca</i> ), <i>Macrosyringion</i> , <i>Odontitella</i> , <i>Bornmuellerantha</i>

größerungen bis 250× sowie mit dem LM bis 480×), die Struktur der äußeren Pollenwand (Exine) (REM, 2000–20 000×, Bolliger & Wick 1990), sowie bei etwa der Hälfte der Arten die Zahl und die Struktur der Chromosomen (mit dem LM bis 2000×). Außerdem wurden an ausgewählten Arten die phenolischen Inhaltsstoffe chromatographisch aufgetrennt (DC- und HPLC-Analysen, Bolliger & al. 1990, 1992) und bei den mehrjährigen Arten auch die Anatomie des Holzes untersucht. Diese vergleichende Merkmalsanalyse bildete die Grundlage für alle weiteren systematischen Untersuchungen.

Maßgebend für die Zusammenfassung von Sippen in einem Taxon war der Grad ihrer Übereinstimmung in systematisch wesentlichen phänetischen Merkmalen (phänetische Methode). Als Hilfsmittel bei der Abgrenzung dieser phänetischen Gruppen wurden univariate statistische Tests (Mittelwertvergleiche, Sippendifferenzen) und multivariate statistische Verfahren (Hauptkomponenten-Analyse, Bolliger 1993) herangezogen. Die stammesgeschichtlichen Beziehungen von *Odontites* zu den verwandten Gattungen wurden mit speziellen kladistischen Methoden analysiert (Bolliger & Molau 1992). Dem Studium der geographischen Verbreitung der Arten und Unterarten diente die Kartierung aller verfügbaren Belegexemplare (insgesamt über 6000 Belege) sowie die Auswertung der Lokalfloren der verschiedenen Länder.

*Odontites* im taxonomisch bisher weitesten Sinn wird in fünf Gattungen aufgeteilt, von denen drei monotypisch sind: *Odontites* Ludw. (26 Arten), *Macrosyringion* Rothm. (2), *Odontitella* Rothm. (1), *Bornmuellerantha* Rothm. (1) sowie die hier neu beschriebene marokkanische *Bartsiella* Bolliger (1). 18 der 26 Arten von *Odontites* s. str. sind auf sehr kleine Insel- und Gebirgsareale der mediterranen und submediterranen Florenregion beschränkt. Die größte Artendichte erreicht die Gattung im Westen des Mittelmeergebietes, und hier in Nordafrika (12 Arten) sowie in N-Spanien (5 Arten). Nur drei Arten besiedeln relativ große Gebiete, die sich über mehrere Florenregionen erstrecken (*O. viscosus*, *O. luteus*, *O. vernus*), und davon hat sich mit dem rotblühenden *O. vernus* nur eine Art in den temperaten Gebieten Eurasiens weit ausgebreitet. Mit diesem relativ kleinen und im wesentlichen mediterranen Areal unterscheidet sich *Odontites* von den verwandten großen Gattungen *Euphrasia* (Augentrost) und *Bartsia* (Alpenhelm), die in anderen Erdteilen entstanden sind und mehrere Kontinente besiedelt haben.

## 2. Systematische Stellung und Gliederung von *Odontites* s. l.

### 2.1. Historischer Überblick

Es ist sicher kein Zufall, daß *Odontites* in den "Species plantarum" von Linné (1753) noch nicht vorkommt, im Gegensatz etwa zu *Bartsia*, *Rhinanthus*, *Melampyrum* und *Pedicularis*, die vergleichsweise homogen sind und deshalb auch vom Laien sicher angesprochen werden können. Ebenso bezeichnend ist, daß sich die Linnésche Auffassung in einigen Florenwerken bis in die jüngste Zeit gehalten hat, d. h. die *Odontites*-Arten werden noch immer zu *Euphrasia* gestellt

# Scrophulariaceae-Rhinanthoideae

## Rhinantheae

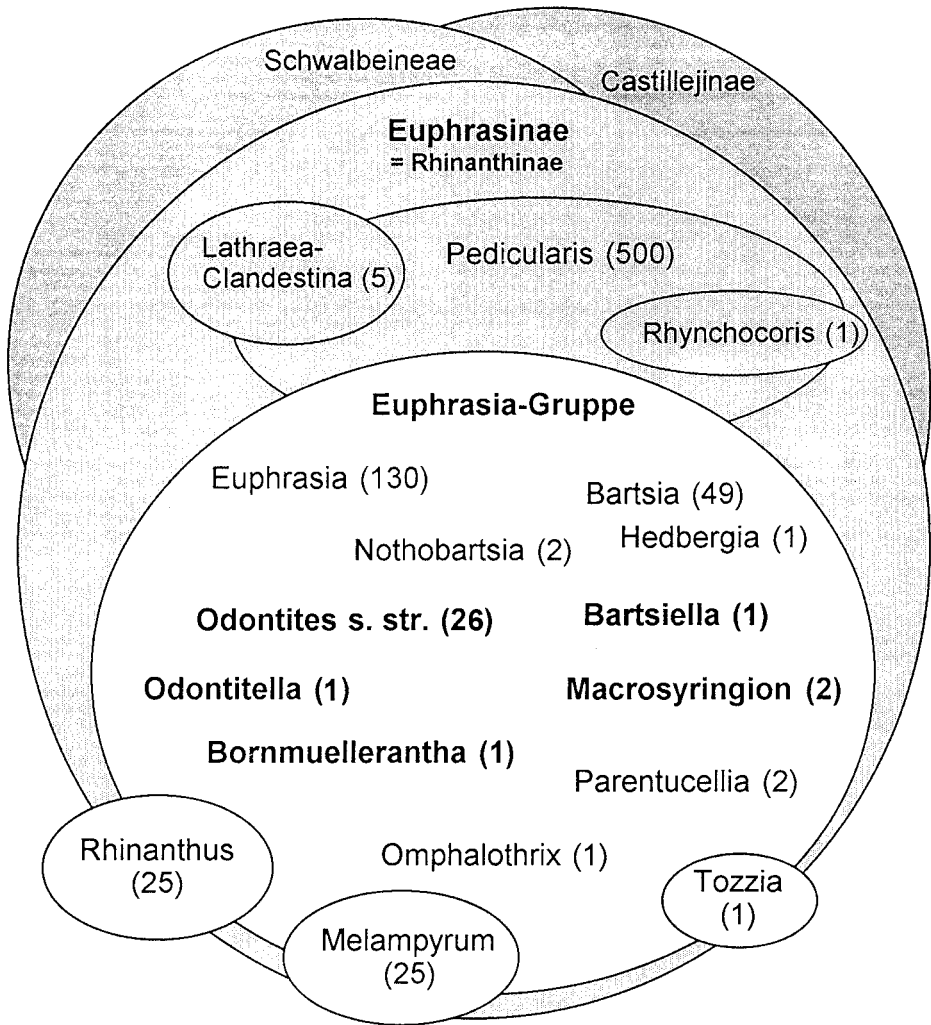


Abb. 1. Systematische Stellung von *Odontites* innerhalb der *Rhinantheae-Euphrasinae*. Die von vielen Autoren bisher zu *Odontites* s. str. gestellten verwandten Gattungen sind durch Fettdruck hervorgehoben (in Klammern die Artenzahlen).

(z. B. Schinz & Keller 1923, Binz & Becherer 1976). Die Hauptschwierigkeit der *Odontites*-Systematik liegt vor allem darin, daß viele Zahntrost-Arten morphologisch sehr eigenständig sind und eine Mittelstellung zwischen den großen Gattungen *Euphrasia* und *Bartsia* einnehmen. Dies gilt auch für die in Mitteleuropa vertretenen drei Formenkreise *Odontites vernus*, *O. luteus*

und *O. viscosus*. Folgt man einem engen Gattungskonzept, so lassen sie sich leicht als eigenständige Gattungen begründen, wie das ja teilweise auch geschehen ist (*O. luteus*-Gruppe = *Orthantha* (Benth.) A. Kern. (1888), *O. viscosus*-Gruppe = *Dispermothea* Beauverd (1911)). Wie Rothmaler (1943) richtig feststellte, schob man nach und nach all jene Arten auf *Odontites* ab, die nicht in die besser umgrenzten Linnéschen Gattungen *Euphrasia*, *Rhinanthus* und *Bartsia* passten. Dadurch vergrößerte sich die Heterogenität von *Odontites* noch, was wiederum Bestrebungen förderte, die Gattung in natürliche Einheiten aufzuspalten. Den umfassendsten Versuch in diese Richtung unternahm Rothmaler (1943) selbst, der von *Odontites* s. l. drei mediterran-westasiatische Gattungen abspaltete und die Restgattung *Odontites* s. str. in drei Sektionen unterteilte. Rothmaler diskutiert auch die bisherigen Auffassungen in der *Odontites*-Systematik, und auch bei Mayer (1972) findet sich hierzu ein kurzer Abriss. In Tab. 1 sind die bisher wichtigsten Gliederungsversuche von *Odontites* s. l. zusammengefaßt. Keiner von ihnen ist bisher allgemein anerkannt worden, wie die Bearbeitungen in den großen europäischen Florenwerken zeigen, z. B. in der "Flora europaea" (Webb & Camarasa 1972), wo die Gattung weit gefaßt wird.

Innerhalb der *Scrophulariaceae-Rhinanthoideae* gehört *Odontites* zweifellos in die Tribus *Rhinantheae* Benth. (Abb. 1). Diese Gruppe umfaßt Halbparasiten mit aufsteigender Knospelage und Kronen, deren zwei obere Abschnitte eine helmförmige Oberlippe bilden, welche die vier Staubblätter einschließt (Melchior 1964, Hartl 1956). Auch innerhalb der Tribus ist die Zugehörigkeit von *Odontites* und Verwandten klar: sie gehören in die formenreiche Subtribus *Euphrasinae* G. Don, die von den anderen beiden Subtriben (*Schwalbeinae* und *Castillejinae*) deutlich getrennt ist. Charakteristische Merkmale sind die gleichgestalteten und gleich hoch am Filament inserierten Theken, das Fehlen von Vorblättern an den Blütenstielen, der Besitz von Schilddrüsen sowie die längsgerippten oder geflügelten Samen. In dieser Subtribus lassen sich verschiedene Gruppen abgrenzen, deren taxonomische Stellung noch unsicher ist. Dies trifft vor allem für die Gattungen *Rhinanthus*, *Melampyrum* und *Tozzia* zu, die sich insbesondere im Samenbau von den übrigen Sippen unterscheiden und deren phylogenetische Beziehungen zu den *Euphrasinae* noch untersucht werden müssen (Bolliger & Molau 1992). Von den restlichen Gattungen nimmt vor allem die riesige Gattung *Pedicularis* eine isolierte Stellung ein, die in verschiedenen Merkmalen zum Ausdruck kommt, z. B. in einem anderen Drüsenbau sowie in den fiederteiligen und meist wechselständigen Blättern. Scharf abgesetzt von *Pedicularis* (und den wohl davon abgeleiteten Gattungen *Lathraea* und *Rhynchoscoris*) steht die formenreiche *Euphrasia*-Gruppe (Hartl 1956) mit den artenreichen und fast weltweit verbreiteten Gattungen *Euphrasia* und *Bartsia*. In unmittelbarer Nachbarschaft davon steht *Odontites* s. l. mit teilweise sehr eigenständigen Arten, deren Gattungszugehörigkeit lange umstritten war.

## 2.2. Gliederung von *Odontites* s. l.

Die Synthese aller neuen systematischen Untersuchungen (siehe Bolliger 1993) legt eine Gliederung von *Odontites* s. l. in fünf Gattungen nahe (Abb. 1, Tab. 2). Diese Gliederung bestätigt weitgehend die Rothmalersche Auffassung (Rothmaler 1943), anerkennt also die Gattungen *Odontitella*, *Macrosyringion* und *Bornmuellerantha*. Die pollenmorphologischen Befunde (Bolliger & Wick 1990) zwingen außerdem zur Abtrennung von *Odontites rameauanus* Emb. als eigene Gattung *Bartsiella*, die hier neu beschrieben wird. Im Gegensatz zu Rothmaler verzichte ich andererseits auf eine Sektionsgliederung innerhalb von *Odontites* s. str. Diese ließe sich zwar dank der morphologisch scharf geschiedenen Arten und Artengruppen leicht begründen, würde aber gerade deshalb in letzter Konsequenz zur Anerkennung ebenso vieler Sektionen führen, wie es Artengruppen gibt.

Was die Natürlichkeit der hier relativ eng gefaßten Gattung *Odontites* s. str. betrifft, liefern vor allem die pollenmorphologischen Befunde wichtige Anhaltspunkte. Offenbar ist der für die Gattung charakteristische Pollentyp – unregelmäßig-mikroretikulata Skulpturierung der Oberfläche, verdünnte Exine zwischen den Colpen, fast dreieckiger Äquatorialquerschnitt (Abb.

Tab. 2. Gliederung von *Odontites* s.l. in fünf Gattungen.

Merkmale	<i>Odontites</i> s.str.	<i>Odontitella</i>	<i>Macrosyringion</i>	<i>Bartsiella</i>	<i>Bornmuellerantha</i>
Artenzahl	25	1	2	1	1
Verbreitung	w-eurasiatisch	Iberische Halbinsel (W, N und Zentrum)	Iberische Halbinsel und Balkan/Kleinasien	Marokko	Kleinasien
Chromosomenzahl	24, 20, 26, 28, 40	26	24	?	24
Epikotyl	gestreckt	<b>gestaucht</b>	gestreckt	gestreckt	gestreckt
Köpfchen-Typ der Stieldrüsen	3 Typen (lanc., pyr. od. visc.) od. nur Kurzdrüsen	nur Kurzdrüsen	<b>longiflorus-Typ</b>	<b>rameauanus-Typ</b>	pyrenaicus-Typ
Blütenfarbe	gelb, purpur, rosa, violett	gelb-braun	gelb	purpur	gelb
L Tubus : L Krone [%]	40-70	50	<b>70-90</b>	60	70
L Mittelzipfel : L Unterlippe [%]	30-80	<b>13</b>	47	45	<b>93</b>
Exine-Struktur	<b>mikro-retikulat</b>	fein retipilat	grob retipilat	grob retipilat	<b>retirugulat</b>
Samenanlagen	4,8 od. 10–40	20-30	17–40	10–12	10–12
Kronsaum	Helm + Unterlippe	Helm + Unterlippe	Helm + Unterlippe	Helm + Unterlippe	<b>5 fast gleich große Zipfel</b>
Staubblätter	± behaart	± behaart	± behaart	± behaart	<b>kahl</b>

4a-d) – einmalig innerhalb der Tribus *Rhinantheae*, stellt also eine Apomorphie der *Odontites* s. str.-Linie dar. Zweifel an der Zugehörigkeit zu dieser pollenmorphologisch gut gekennzeichneten Abstammungsgemeinschaft sind lediglich beim madeirischen Insel-Endemiten *Odontites hollianus* angebracht, dessen Retikulum durch die “mehrsträngigen” Muri auffallend vom *Odontites*-Grundtyp abweicht (Bolliger & Wick 1990).

### 3. Lebenszyklus und Hemiparasitismus

Mit zwei Ausnahmen (*Odontites squarrosus* und *O. bocconii*-Gruppe) sind alle Zahntroste im weiteren Sinne sommerannuelle Pflanzen. Nach der obligatorischen Winterruhe (Kälteinduktion!) keimen epigäisch im Frühling die Samen. Die Keimblätter sind sehr klein (bis 1,5 mm lang), elliptisch und ganzrandig. Die Keimlinge wachsen zunächst recht langsam; schießen sie plötzlich in die Höhe, ist dies ein sicheres Zeichen dafür, daß ihnen das Anzapfen einer Wirtspflanze gelungen ist (Wilkins 1963, Snogerup 1982a). Die halbparasitische Lebensweise erklärt, weshalb sich die überwiegend mediterranen Zahntroste überhaupt in der trockensten Jahreszeit aus Samen entwickeln können. Die Samen keimen zwar auch ohne Wirtspflanzen, die weitere Entwicklung aber ist stark vom Parasitismus abhängig. Mit einfach gebauten Kontaktorganen, den sog. Sekundärhaustorien (Weber 1980, 1993), greifen die Keimlinge die Wurzeln (selten andere Organe) der Wirte an und stellen eine Xylem-Xylem-Verbindung her. Über die



Tracheiden der Haustorien entzieht *Odontites* den Wirten Wasser und darin gelöste organische Verbindungen und anorganische Nährionen; nachgewiesen sind Aminosäuren, Amide, Nitrate,  $PO_4$ , K und Ca (Govier & al. 1967, 1968). Voraussetzung für die parasitische Ernährung ist allerdings, daß die Saugkraft des Halbparasiten größer ist als jene des Wirtes (Weber 1993). Diese Notwendigkeit erklärt die hohen Transpirationsraten von *Odontites* und allen anderen halbparasitischen Gattungen der Unterfamilie *Rhinanthoideae* (Govier & al. 1968). Verständlich wird in diesem Zusammenhang auch der Drüsenreichtum der Zahntroste (Bolliger 1985). Die Drüsen verlieren nach Govier & al. (1968) sowohl durch Guttation als tagsüber auch durch Transpiration viel Wasser und erzeugen damit auch unter ungünstigen Bedingungen den notwendigen Sog. Auffallend ist, daß einige *Odontites*-Arten stark besonnener Standorte, wie z. B. *O. luteus* (auf Steppen und Trockenrasen), ärmer an Drüsenhaaren sind als Arten, die vorwiegend im Halbschatten lichter Wälder wachsen, wie die drüsenklebrige *O. viscosus* der Kiefernwälder. Möglicherweise stellt das reichdrüsige Indument von *O. viscosus* eine Anpassung an die verminderte Transpiration im Waldesinnern dar, während im Gegensatz dazu an den stark besonnenen und entsprechend oft austrocknenden *O. luteus*-Standorten eher eine gegenläufige Selektion in Richtung Drüsenreduktion stattgefunden haben dürfte.

Weil die Zahntroste wie alle verwandten Gattungen der *Rhinanthoideae* (*Rhinanthus*, *Euphrasia* usw.) nicht wirtsspezifisch sind, befallen sie fast jede Pflanze, die in ihrer Nähe wächst, häufig auch sich gegenseitig (Autoparasitismus). Nach Heinricher (1902) eignen sich als Wirtspflanzen besonders die Gräser dank ihrer vielen Faserwurzeln. Weber (1976) fand bei drei *Odontites*-Arten (*O. luteus*, *O. vernus* und *O. litoralis*) Verbindungen zu insgesamt 22 verschiedene Arten von Wirtspflanzen aus acht Familien, darunter sieben Gräser. Der Einfluß des Wirtes auf das Wachstum von *Odontites* ist in aufwendigen Kulturexperimenten von Snogerup (1982a) an schwedischen Populationen von vier Sippen der rotblühenden *O. vernus*-Gruppe untersucht worden. Die Zahntroste wurden sowohl rein autotroph, als auch mit 12 verschiedenen Wirtsarten zusammen kultiviert. Bei autotropher Ernährung entwickelten sich bei allen vier untersuchten Zahntrosten nur sehr wenige *Odontites*-Keimlinge zu fortpflanzungsfähigen Adultpflanzen (Überlebensrate nur 0–8%, selten bis 24%). In Mischkulturen mit potentiellen Wirtspflanzen dagegen ergaben sich extreme wirtsspezifische, aber auch Parasiten-spezifische Unterschiede in der Entwicklung. Zwei potentielle Wirtspflanzen (*Plantago lanceolata* und *Triglochin maritima*) erwiesen sich als absolut resistent gegenüber den parasitischen Angriffen, kein einziges *Odontites*-Pflänzchen vermochte hier seinen Entwicklungszyklus abzuschließen (Überlebensrate von *Odontites* = 0%). Völlig entgegengesetzt reagierten dagegen einige Gräser und interessanterweise *Plantago maritima*, die sich als sehr anfällig und deshalb als gute *Odontites*-Wirtse erwiesen (Überlebensraten von *Odontites* 73–100%). Auf anderen Wirten erreichten die vier untersuchten *Odontites*-Sippen z. T. sehr verschiedene Überlebenswerte, die z. B. auf *Spergula arvensis* zwischen 28% (*Odontites vulgaris*) und 100% (*O. vernus*) schwankten.

Die Versuche von Snogerup (1982a) belegen deutlich, daß Vitalität, Verzweigungsgrad und Fertilität von *Odontites* stark wirtsabhängig sind. Wie vorteilhaft der Parasitismus für *Odontites* sein kann, geht auch aus Untersuchungen von Govier (1966) hervor, wonach *O. vernus* bei parasitischer Ernährung fünfmal soviel Trockenmasse produziert wie bei rein autotropher Ernährung. Diese Abhängigkeit kann auch in der Natur beobachtet werden. Riesige Unterschiede zeigten z. B. zwei Individuen von *O. lanceolatus* subsp. *provincialis* in den Westalpen (Bolliger 1989: Abb. 9): während eine Pflanze auf einer Ginsterwurzel schmarotzte und sich üppig entwickelte (70 cm hoch, 42 Seitenäste mit über 5000 Blüten), brachte es ein rein autotroph lebendes Pflänzchen bloß auf 20 cm, 8 Seitenäste und 21 Blüten. Die potentielle Fortpflanzungsleistung der großen Pflanze war damit 245× so groß wie die der kleinen (potentiell 65 000 Samen gegenüber 265 Samen). Die biologische Bedeutung des Parasitismus zeigt sich vor allem auch in Trockenperioden, wenn die Zahntroste auf ihren verwelkten Wirten noch unvermindert weiterblühen (Snogerup 1982a).

Obwohl somit nachgewiesen ist, daß die *Odontites*-Arten verschieden auf die verschiedenen Wirtsarten reagieren, besteht offenbar kein Zusammenhang zwischen den unterschiedlichen Ab-

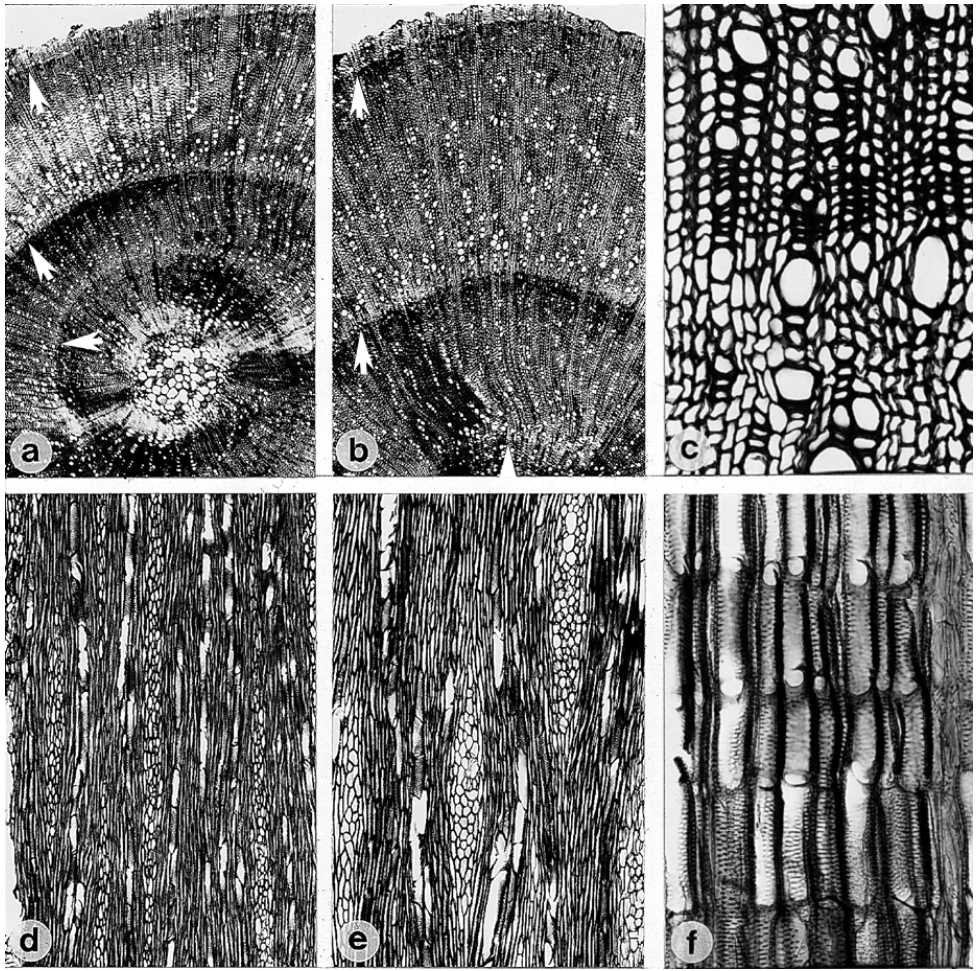


Abb. 2. Holzanatomie von drei *Odontites*-Arten (LM) – Querschnitte: a: *O. lanceolatus*; b: *O. bocconii* beide im 4. Jahr, mit 3 Jahringgrenzen (diese mit Pfeilen markiert), c: *O. bocconii*: Jahringgrenze, porenarmes Band aus dichtwandigen Spätholzzellen. – Tangentialschnitte: d: *O. squarrosus*: lange schlanke Holzstrahlen und Holzstrahlzellen, e: *O. bocconii*: spindelförmige Holzstrahlen und rundliche Holzstrahlzellen. Radialschnitt: f: *O. bocconii*: Gefäße mit einfachen Durchbrechungen (a, b: 16 $\times$ ; c, f: 160 $\times$ ; d, e: 40 $\times$ ). – Aufnahmen Prof. F. Schweingruber.

hängigkeit einerseits und dem ökochorologischen Verhalten der Zahntrostarten andererseits. Gerade die Sippen der *Odontites vernus*-Gruppe, deren Entwicklung offenbar besonders wirtsabhängig ist, besiedeln ja das mit Abstand größte Areal.

In der weiteren Entwicklung werden in den Achseln der dekussierten Blattpaare Seitenäste (Bereicherungstriebe) angelegt, die sich noch einmal verzweigen können und von oben nach unten entwickeln. Sie bringen wie der Hauptsproß traubige, polytele Infloreszenzen hervor. Wie bei allen *Rhinantheae* beginnt auch bei den meisten *Odontites*-Arten die Hauptfloreszenz mit einer basalen Hemmzone mit sog. 'Interkalarblättern', bei denen es sich um frondose Deckblätter stark gehemmter Blüten handelt (Hartl 1967). Noch vor oder spätestens während der Blütezeit im August oder September werfen die meisten Arten ihre Laubblätter und später auch ihre Brakteen ab, so daß die ausgereiften Früchte oft an völlig entlaubten Sprossen stehen. Damit

entledigen sich die Zahntraste jener Organe, die in der trockensten Jahreszeit am meisten transpirieren und die Wasserbilanz unnötig belasten. Ebenfalls als Anpassung an das knappe Wasserangebot können die verholzenden Stengel interpretiert werden, die auch bei stark sinkendem Turgor für die notwendige Stabilität sorgen.

## 4. Morphologie und Karyologie

### 4.1. Wuchsform und Holzanatomie

Die meisten Arten sind aufrecht wachsende Sommerannuelle mit reich verzweigten polytelen Synfloreszenzen. Artspezifische Unterschiede, die den Habitus der Pflanze stark prägen, betreffen die Wuchshöhe, den Umfang des Unterbaus (Zahl der Stengelknoten, Zahl der Bereicherungstriebe: Parakladien) sowie den Abstehwinkel und die Länge der Bereicherungstriebe. Einige Arten (*Odontites corsicus*, *O. maroccanus*, *O. violaceus*) breiten ihre Triebe flach über dem Boden aus, und nur ihre Infloreszenzen wachsen aufrecht (orthotrop).

Zwei Artengruppen sind ausdauernd: der südlberisch-nordwestafrikanische *Odontites squarrosus* und die zentral-ostmediterrane *O. bocconii*-Gruppe. Beide bilden alljährlich basale, teilweise sterile Seitentriebe, wodurch eine strauchige Wuchsform entsteht. Beide Arten sind kurzlebig und werden höchstens vier Jahre alt. Die Struktur ihres Holzes zeigt keine faßbaren artspezifischen Unterschiede. Aufgrund des Aufbaus der Holzstrahlen scheinen beide Arten in einem Jugendstadium zu verharren ('juvenile wood'). Charakteristisch für das *Odontites*-Holz sind folgende Merkmale (Abb. 2): Im Querschnitt zerstreut- bis leicht halbringporig, die Poren sind in lockeren, radialen Reihen angeordnet. Die Jahrringe zeichnen sich durch mehrreihige Lagen dickwandiger Spätholzzellen aus, zwischen denen nur wenige sehr kleine Poren liegen. Die Holzstrahlen bestehen aus radial kurzen Zellen und heben sich nur wenig vom Grundgewebe ab. Der Tangentialschnitt zeigt, daß die Holzstrahlen normalerweise 3–5-reihig und von Scheidenzellen umgeben sind. Im Radialschnitt sind einfache Durchbrechungen zu sehen. Die Holzstrahlen bestehen aus vielen Reihen stehender, und wenigen Reihen quadratischer Zellen. Nach Auskunft von F. Schweingruber (Birmensdorf, schriftl. Mittl. vom 30.3.92) kommen diesem *Odontites*-Holz innerhalb der *Scrophulariaceae* zwei Arten am nächsten, nämlich *Antirrhinum australe* und *Isoplexis sceptrum*. Nichts Vergleichbares existiert dagegen in den benachbarten Familien der *Lamiaceae* und der *Boraginaceae*, während ähnliche Holzstrukturen bei verschiedenen Compositen anzutreffen sind. Für die Systematik von *Odontites* bedeutet dies, daß die Holzanatomie keine taxonomisch wesentlichen Merkmale enthält.

Diese Folgerung wird noch bestärkt durch die überraschende Entdeckung, daß auch in der vermeintlich rein einjährigen Verwandtschaftsgruppe des *Odontites luteus* Individuen mit mehrjährigem Holz auftreten. So konnte bei mehrere Individuen einer Population von *O. lanceolatus* subsp. *provincialis* aus den Südwestalpen (F, Dép. Alpes-Maritimes) vierjähriges Holz nachgewiesen werden, das gegenüber jenem von *O. squarrosus* und *O. bocconii* keine anatomischen Unterschiede aufweist. Im Gegensatz zu diesen beiden Arten zeigt aber *O. lanceolatus* keine basale Verzweigung, und es konnte noch nicht sicher festgestellt werden, ob die Art wirklich mehrere Jahre blüht. Die kurzlebig-ausdauernde Lebensform ist in diesem Falle wohl als Anpassung an ein wintermildes Klima zu deuten. Diese Verhältnisse lassen den Schluß zu, daß die holzig-halbsrauchige Lebensform in der Gattung *Odontites* einen von der annuellen Lebensweise abgeleiteten und nicht einen primitiven Zustand darstellt wie bei *Euphrasia* (Barker 1982) und bei *Bartsia* (Molau 1990).

### 4.2. Indument (Behaarung) der Sprosse und Blätter

Die Zahntraste sind reich an verschiedenen Haartypen und Behaarungsmustern. Artspezifische Unterschiede betreffen die Häufigkeit (Dichte) und Anordnung der Trichomtypen auf den verschiedenen Pflanzenteilen (Stengel, Seitentriebe, Blätter, Brakteen und Kelche).

Alle Arten besitzen einfache Haare, die durch Inkrustierungen ( $\text{CaCO}_3$ ,  $\text{SiO}_2$ ?) mehr oder weniger starrborstig sind. Artspezifische Unterschiede bestehen in der Länge, Anordnung und

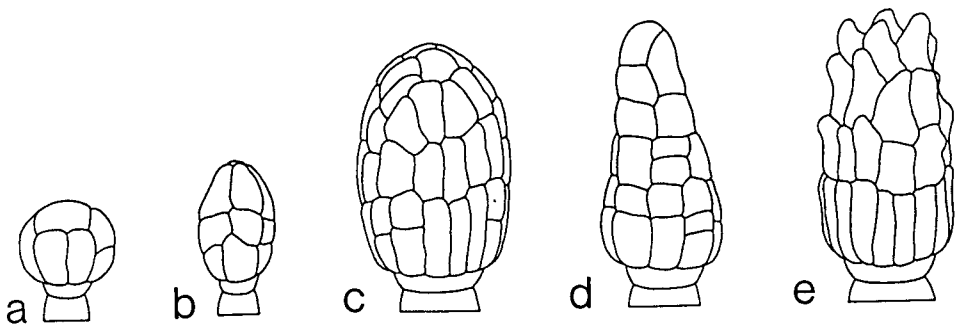


Abb. 3. Drüsenkopf-Typen von *Odontites* s.l. a: *lanceolatus*-Typ, b: *rameauanus*-Typ, c: *pyrenaicus*-Typ, d: *viscosus*-Typ, e: *longiflorus*-Typ (weitere Erklärungen im Text).

Häufigkeit dieser einzelligen Trichome. So sind bei einigen wenigen Arten (*Odontites bocconii*, *O. linkii*, *O. powellii*) die Stengel und Seitentriebe nur an jeweils zwei gegenüberliegenden Seitenflächen zerstreut behaart bis fast kahl, während bei den anderen Arten alle Triebe allseitig bis zu den Blütenständen ein dichtes weißes Haarkleid tragen; dieses besteht meist aus bis 0,7 mm langen, kräftigen Borsten (*O. vernus*, *O. viscosus*, *O. cebennensis*, *O. hollianus* usw.), seltener ist es ausgebildet als feiner, kurzhaariger (bis 0,2 mm) Flaum (*Macrosyringion longiflorum*, *Odontites kalifornis*). Die Blätter und Brakteen sind entweder nur am Rande und unterseits auf der Hauptader behaart oder aber beidseitig dichthaarig.

Mannigfaltig sind die Drüsenhaare, bei denen sich drei Haupttypen mit unterschiedlicher taxonomischer Bedeutung unterscheiden lassen (ausführliche Darstellung in Bolliger 1985):

- (a) **SCHILDDRÜSEN**: Flach gebaut, bestehen aus einer ins Epidermisgewebe eingesenkten Stielzelle und einem runden, flach gewölbten 'Schild' aus schmalen, parallel angeordneten Zellen. Die Schilddrüsen sind innerhalb der Tribus *Rhinantheae* ein charakteristisches Merkmal der Subtribus *Euphrasinae*, wo sie in zwei Formen auftreten: bei *Pedicularis* ist der Schild zweizellig, bei allen anderen Gattungen (der sog. *Euphrasia*-Gruppe) vierzellig. Innerhalb der *Euphrasia*-Gruppe ohne taxonomische Bedeutung.
- (b) **KURZDRÜSEN** (Kurzgestielte Köpfchendrüsen): 20–90 µm lang, Köpfchen meist 1–4-zellig. Bei allen Arten vor allem auf den Blattadern häufig und deshalb taxonomisch unwesentlich. (Es existieren zwar kleine sippenspezifische Unterschiede in der Häufigkeit und in der Verteilung der Kurzdrüsen auf Blättern, Brakteen und Kelchen; diese Unterschiede sind aber nur mit zeitaufwendigen statistischen Vergleichsanalysen zu erfassen und deshalb bisher in der *Odontites*-Taxonomie nicht beachtet worden.)
- (c) **STIELDRÜSEN** (Langgestielte Köpfchendrüsen): (50)150–700 µm lang, Köpfchen meist > 4 bis 200-zellig. Nur bei einem Teil der Arten in fünf Haupttypen mit vielen Varianten vorkommend. Taxonomisch sehr wichtig für die Unterscheidung der Gattungen und Arten (Bolliger 1985). Nach der Form und der Zellenzahl der Köpfchen lassen sich folgende Haupttypen unterscheiden (Abb. 3):
- *lanceolatus*-Typ: Köpfchen wenigzellig (2–8, selten bis 16-zellig), breit ellipsoidisch (breiter als lang), vorwiegend oder ausschließlich vertikal geteilt.
  - *rameauanus*-Typ: Köpfchen wenigzellig (4–8, selten bis 16-zellig), ellipsoidisch (länger als breit).
  - *pyrenaicus*-Typ: Köpfchen vielzellig (über 30-zellig), kugelig-ellipsoidisch (vertikale Teilungen überall ± gleich häufig oder in der Mitte etwas häufiger, Köpfchen deshalb etwa in der Mitte am breitesten).
  - *viscosus*-Typ: Köpfchen vielzellig (über 30-zellig), kegelförmig (vertikale Teilungen an der Basis am häufigsten, Köpfchen deshalb im untersten Viertel am breitesten).

- longiflorus-Typ: Köpfchen vielzellig (über 30-zellig),  $\pm$  kegelförmig, obere Zellen distal papillenförmig ausgewachsen.

### 4.3. Stengelblätter

Die sitzenden Blätter sind wie bei allen Gattungen der *Euphrasia*-Gruppe im Gegensatz zu *Pedicularis* ungeteilt. In der Knospe sind die Spreitenhälften eingerollt. Viele Arten entrollen ihre Blattflächen nur teilweise, so daß zumindest der Blattrand dauernd nach unten gebogen ist und an die revolute Knospenlage erinnert. Sippen-spezifische Unterschiede auf Art- und Unterart-Ebene bestehen, neben der Behaarung, in der Größe und in der Form der Blätter sowie in der Zähnung des Blattrandes. Etwa zwei Drittel der untersuchten Arten besitzen schmal-lanzettliche bis linealische, infolge des umgerollten Blattrandes fast ericoide Stengelblätter. Deutlich breiter, sowohl relativ ( $L : B < 7$ ) als auch absolut (bis 10 mm), sind die lanzettlichen bis oval-lanzettlichen Blätter der übrigen Arten; bei diesen Blättern ist deutlich erkennbar, daß die Seitenadern wie bei *Bartsia* und *Euphrasia* zwischen den Blattzähnen in den Randbuchten enden (*Odontites cebennensis*, *O. hollianus*, *O. vulgaris*, *O. powellii*). Im Gegensatz zu *Euphrasia* sind bei *Odontites* s. l. ganzrandige oder nur schwach gezähnte Blätter die Regel (0 oder 1–3 kleine Zähnen), seltener ist der Rand stark und deutlich gezähnt (4–8 deutliche Zähne: *Odontites vernus*-Gruppe, *O. cebennensis*, *O. lanceolatus*).

### 4.4. Blütenstand und Brakteen

Je nach der Entwicklung des Unterbaus ist der Gesamtblütenstand eine mehr oder weniger reiche polytele Synfloreszenz, die im Extremfall aus bis zu 50 Parakladien besteht (Bereicherungstrieb an bis zu 25 Knoten: *Odontites kaliformis*, *O. luteus*, *O. lanceolatus*). Charakteristisch für die Floreszenz der Hauptachse ist die basale Hemmzone, die bis zu 22 Knoten umfassen kann. Ihre Ausdehnung ist zwar artspezifisch verschieden, doch entsprechend den weiten genetisch fixierten Grenzen sehr variabel; die Zahl der Hemmzonen-Knoten ist deshalb kein zuverlässiges taxonomisches Merkmal. Die Brakteen werden akropetal zunehmend kleiner und einfacher, sind also stets kürzer als die Laubblätter des Stengels. Der Übergang von der Laubblatt- zur Deckblattzone ist allerdings artspezifisch verschieden deutlich ausgeprägt. Selten sind die Infloreszenzen noch fast laubig beblättert ( $\pm$  frondos, z. B. *Odontites cebennensis*); bei den meisten Arten heben sich die kleineren Brakteen mehr oder weniger deutlich von der Laubblattzone des Unterbaus ab (frondo-brakteos bis fast brakteos, z. B. *Odontites luteus*).

In den traubigen, im Knospenstadium noch etwas eingerollten Infloreszenzen entspringen die Blüten meist paarweise den Knoten. Auffallend und auf Artebene taxonomisch bedeutend ist ihre Aufblühfolge. Bei den meisten Arten öffnen sich die Blüten normal von unten nach oben (akropetale Entwicklung). Bei insgesamt sechs Arten konnte hingegen eine umgekehrte Aufblühfolge von oben nach unten festgestellt werden (basipetale Entwicklung). Nach Hartl (1967, 1972) wird hier eine absteigende Aufblühfolge nur vorgetäuscht, indem sich nach dem Verblühen der eigentlichen Blühzone noch einige Knospen der basalen Hemmzone entfalten. Eigene Beobachtungen an aufblühenden Pflanzen von *Odontites viscosus* und *O. squarrosus* bestätigen dagegen, daß auch innerhalb der Blühzone sich die obersten Blüten zuerst öffnen, und die Entwicklung von oben nach unten fortschreitet. Es handelt sich also um eine tatsächliche Umkehrung der Aufblühfolge, die sich offenbar unabhängig in nicht näher verwandten Arten herausgebildet hat.

Weitere artspezifische Unterschiede betreffen die Länge der Infloreszenzen und die Zahl ihrer Blüten. Die Blühzonen der Infloreszenzen sind entweder kurz, kompakt und dichtblütig (z. B. bei *Odontitella*), oder sie sind lockerblütig und schon zur Blütezeit gestreckt (*Odontites vernus*, *O. hollianus*). Während der Fruchtreife verlängern sich die Infloreszenzen zum Teil erheblich, sodaß die reifen Früchte locker an langgestreckten starren, etwas verholzten Achsen stehen.

#### 4.5. Blüten

Die Blüten von *Odontites* s. l. sind auffallend formenreich, es gibt kein Organ, das nicht vielfältig abgewandelt worden ist. Die meisten Merkmale sind taxonomisch von Bedeutung und treten in den unterschiedlichsten artspezifischen Kombinationen auf. Viele Zahntrost-Arten können deshalb an einer einzigen Blüte identifiziert werden. Schon allein die Größe der Blüten gibt oft einen ersten wichtigen Hinweis auf die Artzugehörigkeit einer Pflanze. Die Variationsbreite umfaßt in diesem Merkmal bei *Odontites* s. str. ein Verhältnis von 1:2 (6–12 mm), und zwischen allen untersuchten Sippen sogar 1:4 (6 mm bei *Odontites kaliformis* und bis 25 mm bei *Macrosyringion longiflorum*). Im folgenden sind die wichtigen qualitativen Merkmale kurz besprochen.

##### Kelch

Der verwachsenblättrige, zweilippige (dorsiventrale) Kelch besitzt vier ganzrandige Zipfel, die sich oft in der Form unterscheiden (breit- bis schmaldreieckig). Auch das Verhältnis des Einschnittes zur verwachsenen Kelchröhre ist von Art zu Art leicht verschieden. Nach der Blüte wächst der Kelch noch etwas weiter und mit ihm die oft vorhandenen Stieldrüsen. Die Kombination der verschiedenen Drüsentypen mit verschiedenen langen einfachen Haaren ergibt zahlreiche arttypische Behaarungsmuster, die taxonomisch noch wichtiger sind als jene der Blätter (Abschnitt 3.2. sowie Bolliger 1985).

##### Krone

Am auffallendsten unterscheiden sich die Arten in der Blütenfarbe. Die untersuchten Sippen lassen sich zwei scharf geschiedenen Gruppen zuordnen: einer gelbblühenden (zwei Drittel der Arten) und einer rötlich-purpur blühenden. Bisher wurden nur einzelne Arten vergleichend chromatographisch untersucht (Bolliger & al. 1990, 1992). Die Ergebnisse zeigen, daß die gelbe Farbe von Flavonolen und Carotinoiden erzeugt wird, während die rotbraunen Farben auf Anthocyane zurückgehen, welche die ebenfalls vorhandenen gelben Flavonole überlagern. Auch innerhalb der beiden Farbgruppen gibt es artspezifische Unterschiede. So unterscheiden sich bei den gelbblühenden Sippen die teilweise sympatrischen *Odontites luteus* und *O. viscosus* deutlich im Farbton und in der Helligkeit (*O. luteus*: sattes Ginstergelb; *O. viscosus*: helles Schwefelgelb). Entsprechende Unterschiede in der rotblühenden Gruppe sind: hellpurpur (*Odontites vulgaris*), blaßrosa (*O. kaliformis*), purpurrot (*O. squarrosus*) und braunpurpur (lokale Sippen der *O. viscosus*-Gruppe).

Die dorsiventrale Krone gliedert sich in eine  $\pm$  gebogene Röhre sowie in einen zweilippigen Saum. Mit Ausnahme von *Bornmuellerantha* ist bei allen Sippen die aus zwei Kronblattzipfeln verwachsene Oberlippe zu einem flachen Helm geformt. Die Unterlippe ist bei allen Arten vorne dreizipflig. Gattungs- und artspezifische Unterschiede ergeben sich aus den sehr verschiedenen Proportionen der Kronteile zueinander (Oberlippe : Röhre, Oberlippe : Unterlippe, Unterlippen-Zipfel : Unterlippe, L : B der Zipfel, usw.). Deutliche Unterschiede bestehen z. B. in der Teilung der Unterlippe; so besitzt *Odontitella* eine fast ungeteilte Unterlippe, die nur an der Spitze kurz dreizipflig ist (Mittelzipfel nur 13,5% der Unterlippen-Länge), während im Gegensatz dazu bei *Bornmuellerantha* die Unterlippe fast bis zum Grund in drei große Zipfel geteilt ist (Mittelzipfel über 92% der Unterlippen-Länge); alle anderen untersuchten Sippen weisen ein intermediäres Verhältnis auf, das bei *Odontites* s. str. sehr variabel ist und Werte zwischen 30–78% umfaßt.

Taxonomisch interessant sind auch die verschiedenen Behaarungsmuster der Kronen. Diese können wie bei *Odontites luteus* außen dicht behaart oder aber fast kahl sein (*O. viscosus*). Sippenpezifisch verschieden ist auch das Vorkommen oder Fehlen von kleinen Köpfchendrüsen vor allem auf der Innenseite der Unterlippe. Nur bei *Macrosyringion* sind die Saumzipfel auch außen überall drüsig behaart.

##### Staubblätter

Die didynamischen Staubblätter (die beiden vorderen sind länger als die hinteren) sind entweder im Helm verborgen oder ragen mehr oder weniger weit aus der Krone heraus. Mit Ausnahme

Tab. 3. Wichtige Pollen-Merkmale von *Odontites* s. l.

Taxa	Colpi	Exine-Oberfläche	Äquator-Ø	Mesocolpi verdünnt	Colpi-Ränder gerippt
<i>Odontites</i>	3	mikroretikulat	fast 3-eckig	+	-
<i>O. corsicus</i>	3	"	fast rund	+	-
<i>O. rigidifolius</i>	3	"	fast 3-eckig	+	+
<i>O. hollianus</i>	3	mikroretikulat, Muri mehrsträngig	fast rund	-	-
<i>Bornmuellerantha</i>	3-4	retirugulat	fast rund	-	-
<i>Odontitella</i>	3	fein retipilat	rund	-	+
<i>Macrosyringion, Bartsella</i>	3	grob retipilat	rund	-	-

von *Bornmuellerantha*, der *Odontites luteus*-Gruppe sowie *O. corsicus* neigen sie zusammen, wobei ihre Antheren an den oberen stumpfen Enden durch schraubig gedrehte Haare ('Spiralhaare') miteinander verfilzt sind (diese Haare fehlen den oben erwähnten Arten). Die größten Abweichungen in der Morphologie der Staubblätter weist *Bornmuellerantha* auf (Staubblätter völlig kahl, Theken unten stumpf, nicht stachelspitzig). Innerhalb von *Odontites* nimmt die *O. luteus*-Gruppe in der Ausgestaltung der Staubblätter eine isolierte Stellung ein (Winkel Anthere-Filament  $\pm 180^\circ$  statt  $\pm 90^\circ$ , Theken reißen nur halb statt ganz auf, Filamente unten mit kurzen Härchen statt papillös oder kahl). Bei den übrigen Arten sind die Unterschiede in der Behaarung taxonomisch von Bedeutung. An den Antheren kommen drei verschiedene Haartypen vor (warzige Barthaare, Keulenhaare sowie die oben erwähnten Spiralhaare), die einzeln oder zusammen mit entweder papillösen oder seltener kahlen Filamenten kombiniert sind. Insgesamt kommen bei *Odontites* s. str. 8 artspezifische Kombinationen von Antheren- und Filament-Haartypen vor.

#### 4.6. Pollenkörner

Wie in Bolliger & Wick (1990) ausführlich dargestellt, weisen die Pollenkörner wichtige Merkmale auf, welche für die Gattungsgliederung des ganzen Formenkreises von *Odontites* s. l. bedeutsam sind. Nach dem Grundmuster der Exine-Oberfläche lassen sich drei Grundtypen unterscheiden: (mikro-)retikulat, retipilat und retirugulat. Von diesen Grundtypen existieren viele Varianten, die sich in acht Haupttypen unterteilen lassen, deren wichtigste Merkmale hier kurz zusammengefaßt sind (Tab. 3, Abb. 4). *Odontites* s. str. ist gut charakterisiert durch Pollenkörner mit fast dreieckförmigem Äquatorialumriß (Abb. 4a) und einer Exine, deren Oberfläche unregelmäßig mikroretikulat skulpturiert ist (Abb. 4c-d); ein weiteres wesentliches, auch im LM erkennbares Merkmal ist die auffallende Verdünnung der Exine zwischen den Colpen (Mesocolpi, Abb. 4b). Die verschiedenen *Odontites*-Arten unterscheiden sich nur wenig in der Größe der Pollenkörner und im Durchmesser der Reticulum-Zellen. Wesentliche Abweichungen von diesem *Odontites*-Typ zeigen nur die drei Insel-Endemiten *Odontites rigidifolius* (Sizilien), *O. corsicus* (Korsika und Sardinien) sowie vor allem *O. hollianus* (Madeira). Vom *Odontites*-Typ weicht diese einzige makaronesische Art so stark ab, daß auch eine unabhängige Entstehung ihres Pollentyps denkbar ist. Dieser wäre dann keine Variante und damit Autapomorphie des *Odontites*-Typs, sondern hätte sich parallel zur *Odontites*-s. str. aus verwandten Sippen mit retipilater Skulpturierung entwickelt. Dieser kreisförmige retipilate Oberflächentyp darf innerhalb der Tribus als ursprünglich gelten und findet sich neben den hier besprochenen Gattungen *Odontitella*, *Macrosyringion* und *Bartsella* auch bei *Bartsia* und *Euphrasia* (Bolliger & Wick 1990). Einen innerhalb der *Rhinanthoideae* (und möglicherweise innerhalb der ganzen Familie) einzigartigen (autapomorphen) Pollentyp besitzt *Bornmuellerantha aucheri*.

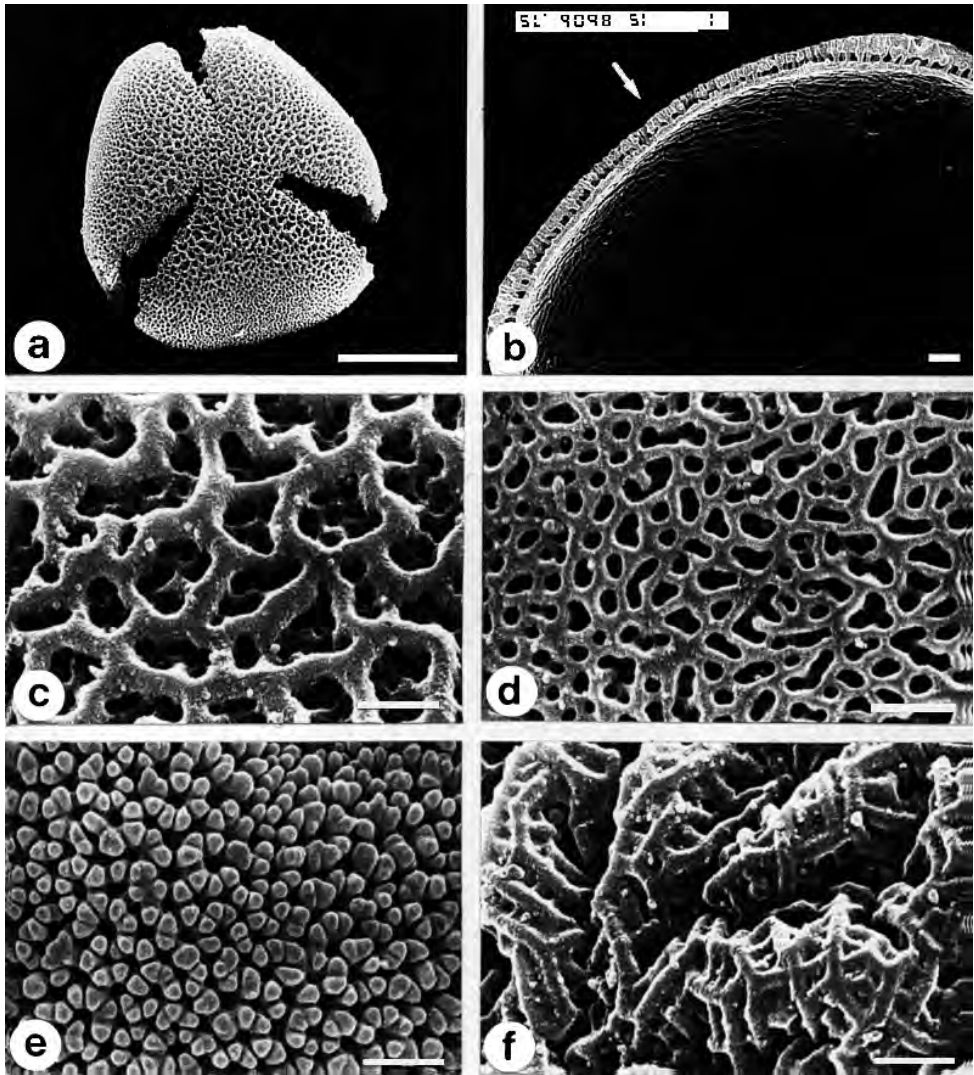


Abb. 4. Pollen-Typen (REM) – a-d: *Odonites*-Typ mit mikro-retikulater Oberfläche, fast dreieckigem Äquatorialquerschnitt und verdünnten Mesocolpi (a: *O. viscosus* subsp. *granatensis*; b: *O. cebennensis*; c und d: *O. violaceus* (c: grobes Retikulum am Pol, d: feines Retikulum zwischen den Colpen) und e: retipilater Typ von *Odontitella virgata*, ähnlich bei *Macrosyringion* und bei *Bartsiella* (Exine nicht verdünnt, Querschnitt rund); f: retirugulater Typ von *Bornmuellerantha aucheri* (Exine bis 3  $\mu\text{m}$  dick). – Maßstriche: a = 10  $\mu\text{m}$ , b-f = 1  $\mu\text{m}$ .

#### 4.7. Früchte und Samen

Der zweiblättrige Fruchtknoten ist wie bei *Euphrasia* bilateral, ellipsoidisch und seitlich abgeplattet. In jedem Fruchtfach werden je nach Art 2–20 anatrophe, z.T. taube Samenanlagen gebildet, die von den Plazenten schräg herabhängen (Abb. 5a-c). Die Kapsel Früchte der verschiedenen Arten unterscheiden sich in der Größe und in der Form (Länge-Breite-Verhältnis, Ausrandung tief und fast herzförmig, gering oder fehlend). Bei allen Arten sind die Kapseln in der oberen Hälfte oder zumindest im oberen Drittel steif behaart.



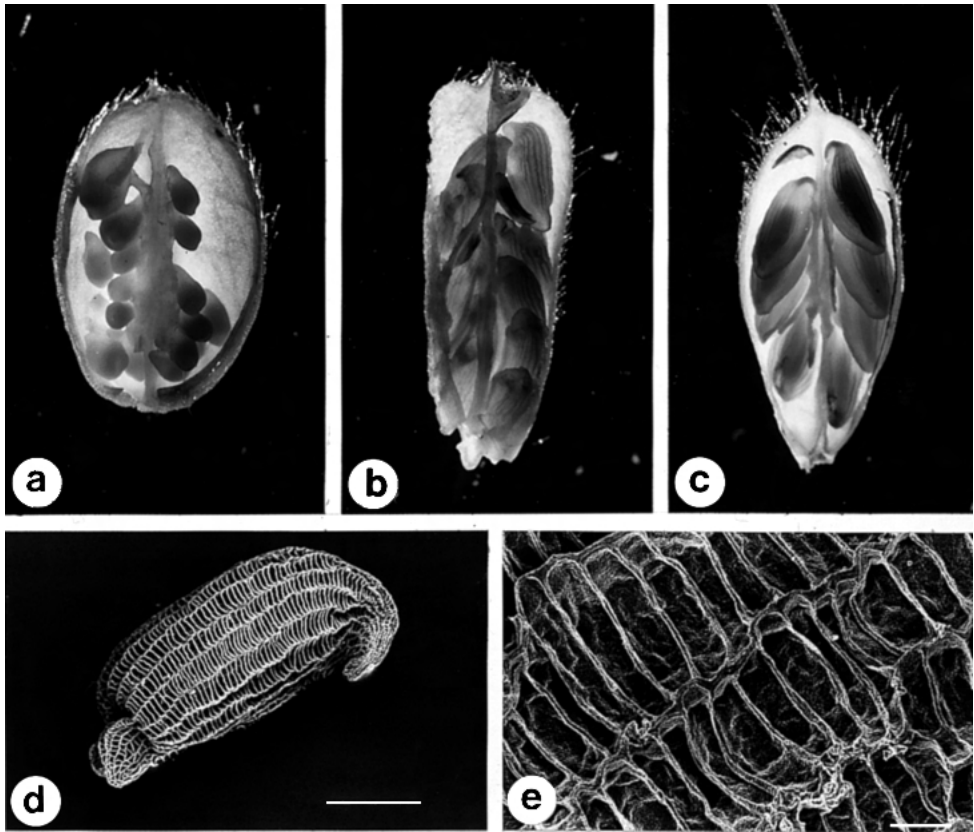


Abb. 5. Früchte und Samen (LM und REM) – Längsschnitte durch junge Kapseln von *Odontitella virgata* (a), *Macrosyringion glutinosum* (b) und *Odontites vernus* (c), d: Samen von *O. lanceolatus* (*O. luteus*-Gruppe) mit Ausschnitt aus der Oberfläche (e). – Maßstrich d = 0,5 mm, e = 50 µm. – Erklärungen im Text.

Die Fruchtkapsel öffnet sich loculicid, indem von der Spitze an abwärts die Fruchtblätter entlang der Mittelrippe (Dorsalmediane) aufreißen; dadurch spalten sich die Griffelsockel, so daß schließlich jede Fruchtklappe ein Spitzchen trägt. Jetzt werden vor allem bei starkem Wind die kleinen, 1,2–2,8 mm langen spindelförmigen Samen ausgestreut.

Die Epidermis der *Odontites*-Samen ist gleich aufgebaut wie die der Samen z. B. von *Euphrasia* und *Bartsia*, d. h. die Epidermiszellen sind in Reihen angeordnet, die nach dem Kollabieren der Außen- und Seitenwände durchgehende Rinnen bilden (Abb. 5d-e). Nur die kurzen Längswände bleiben als rippige Rinnenränder stehen, die auch mit bloßem Auge zu sehen sind. Diese Rippen sind bei *Odontites* und den verwandten Gattungen sehr schmal und nicht flügel förmig verbreitert wie bei *Bartsia* oder gar bei *Rhinanthus*.

Taxonomische Unterschiede bestehen in der Größe der Samen. Auch die epidermale Oberfläche der Samen ist von Art zu Art verschieden (Zahl der Längsreihen, Länge und Breite der Epidermiszellen, Breite der Rippen usw.). Am meisten fällt aber die unterschiedliche Zahl der Samenanlagen pro Kapsel auf, die zwischen 4 und 38 schwankt und für die einzelnen Arten charakteristisch ist. In Abb. 6 sind die Werte für Samenzahl, Fruchtgröße und Samenlänge von 20 Arten dargestellt, von denen vollständige Angaben vorliegen. Die Graphik zeigt deutlich, daß keine Beziehung zwischen der Samenzahl einerseits und Samenlänge andererseits besteht. Die Samengröße beträgt unabhängig von der Samenzahl recht einheitlich 1–2,6 mm. Anderer-

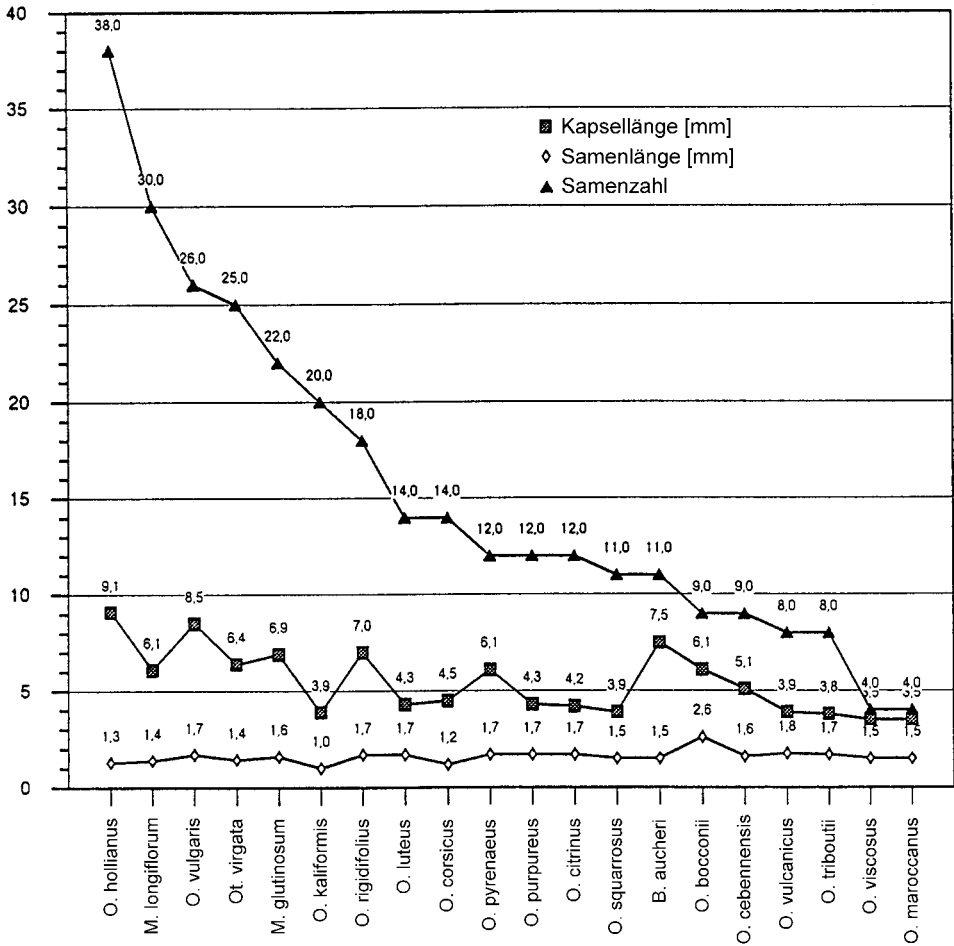


Abb. 6. Kapsellänge, Samenlänge und -zahl bei *Odontites*, *Odontitella*, *Macrosyringion* und *Bornmuellerantha*.

seits scheint bei einzelnen Arten eine schwache Beziehung zwischen Samenzahl und Kapsellänge zu bestehen. Die größten Kapseln kommen tatsächlich bei den Arten mit den höchsten Samenzahlen vor (z. B. *Odontites hollianus*: 38 Samen, Früchte 9,1 mm), während die Arten mit nur 4 Samen die kleinsten Kapseln besitzen (3,5 mm sowohl bei *O. viscosus* als auch bei *O. maroccanus*). Der Zickzack-Verlauf der Kapsellängen-Kurve macht aber deutlich, daß es hier viele Ausnahmen gibt (*Odontites kalifornis*, *B. aucheri*) und somit keine feste Beziehung, sondern lediglich eine allgemeine Tendenz im Verhältnis zwischen diesen beiden Größen existiert.

#### 4.8. Zahl und Struktur der Chromosomen

Die karyologischen Kenntnisse von *Odontites* s. l. sind nach wie vor lückenhaft. Erst von etwas mehr als der Hälfte der Arten sind die Chromosomenzahlen bekannt (davon 10 neue, hier erstmals publizierte Zahlen, Tab. 4), und nur von vier Arten sind bisher Karyotypen veröffentlicht worden (*O. lanceolatus*: Bolliger 1989; *O. luteus*, *O. vulgaris*, *O. jaubertianus*: Bolliger & al. 1990). Diese Kenntnislücken sind kein Zufall, die karyologische Untersuchung der Zahntrostee ist tatsächlich aus mehreren Gründen schwierig. Um lebende Pflanzen zu erhalten, müssen



Abb. 7. Metaphase-Chromosomen; a: *Bornmuellerantha aucheri*, b: *Odontites linkii*, c: *Macrosyringion glutinosum*, d: *Odontites hollianus*, e: *O. luteus*, f: *O. cebennensis*.

Tab. 4. Chromosomen-Zahlen von *Odontites* s. l. (neue eigene Zählungen = MB).

Art	n	2n	Autor
<i>Bornmuellerantha aucheri</i>		24	MB
<i>Macrosyringion longiflorum</i>		24 (26)	MB
<i>M. glutinosum</i>		24	MB
<i>Odontitella virgata</i>		26	MB
<i>Odontites hollianus</i>		24	MB
<i>O. jaubertianus</i>		40	Bolliger & al. 1990
<i>O. kaliformis</i>		24	MB
<i>O. linkii</i>	12		De Montmollin 1984
<i>O. lanceolatus</i>		20	Bolliger 1989
<i>O. luteus</i>	10		Witsch 1932, Schneider 1964, Greilhuber 1971, Murin & Feráková 1981, Bolliger 1989
<i>O. cebennensis</i>		24	MB
<i>O. pyrenaicus</i>		24	MB
<i>O. squarrosus</i>		24	MB
<i>O. rigidifolius</i>		24	MB
<i>O. vernus</i>	20		Witsch 1932, Rottgardt 1956, Snogerup 1977
		40	Witsch 1932, Schneider 1964, Snogerup 1977
<i>O. vulgaris</i> subsp. <i>vulgaris</i>	10		Witsch 1932, Rottgardt 1956
		20	Witsch 1932, Rottgardt 1956, Sorsa 1962, Schneider 1964
	9	18	Greilhuber 1971, Snogerup 1977
<i>O. litoralis</i> subsp. <i>litoralis</i>	10		Rottgardt 1956
		20	Sorsa 1963, Schneider 1964, Snogerup 1977
	9	18	Snogerup 1977

die einjährigen Zahntröste zuerst aus Samen gezogen werden; diese behalten aber ihre Keimfähigkeit selbst bei günstigen Lagerbedingungen nur etwa 2–3 Jahre. Bei Zimmertemperatur verlieren sie ihre Keimfähigkeit noch rascher, schon ein Jahr nach der Ernte haben 80–100% ihre Keimfähigkeit verloren. Für die Kulturen eignen sich somit am besten Samen, die noch im selben Jahr geerntet worden sind. Die Beschaffung der Samen ist deshalb das größte Hindernis für die karyologische Untersuchung der Gattung *Odontites*, deren Arten meist nur sehr kleine lokale Areale besiedeln. Eine weitere Schwierigkeit ist die Kleinheit der Chromosomen, und ihre oft schlechte Färbbarkeit. Je nach der Dauer der Vorbehandlung mit Spindelgiften, wie dem verwendeten Paradichlorbenzol (Bolliger 1989), sind die kleinsten Chromosomen in der Metaphase der Mitosen nur 1–2 µm lang, während die größten immerhin 4–6,5 µm erreichen.

Die Karyotypen aller untersuchten 15 Arten (Abb. 7) sind recht ähnlich und ziemlich symmetrisch, d. h. es gibt nur metazentrische und submetazentrische Chromosomen mit Arm-Indizes bis etwa 0,7 (= Quotient langer Schenkel : ganzes Chromosom). Kommen Satelliten vor, so hängen sie immer an den kurzen Schenkeln mittellanger oder langer submetazentrischer (SAT-) Chromosomen. In der Größe bilden die Chromosomen eine gleitende Übergangsreihe, wobei die größten Chromosomen höchstens 3,6 mal so lang sind wie die kleinsten. Auffallend verhielten sich in der Mitose die Chromosomen von *Odontitella*. Selbst bei langen Vorbehandlungszeiten mit verschiedenen Spindelgiften verkürzten sich die Schenkel-Enden hier während der Prophase nicht in der gewohnten Weise, sondern blieben diffus-entspiralisiert. Die Chromosomen formten sich deshalb auch nie zu kompakten Stäbchen und waren entsprechend schwer zu analysieren.

Die bisher bekannten Chromosomenzahlen von *Odontites* s. l. sind in Tab. 4 zusammengefaßt. Auffallend häufig ist  $2n = 24$ , diese Zahl kommt innerhalb *Odontites* s. str. in systematisch

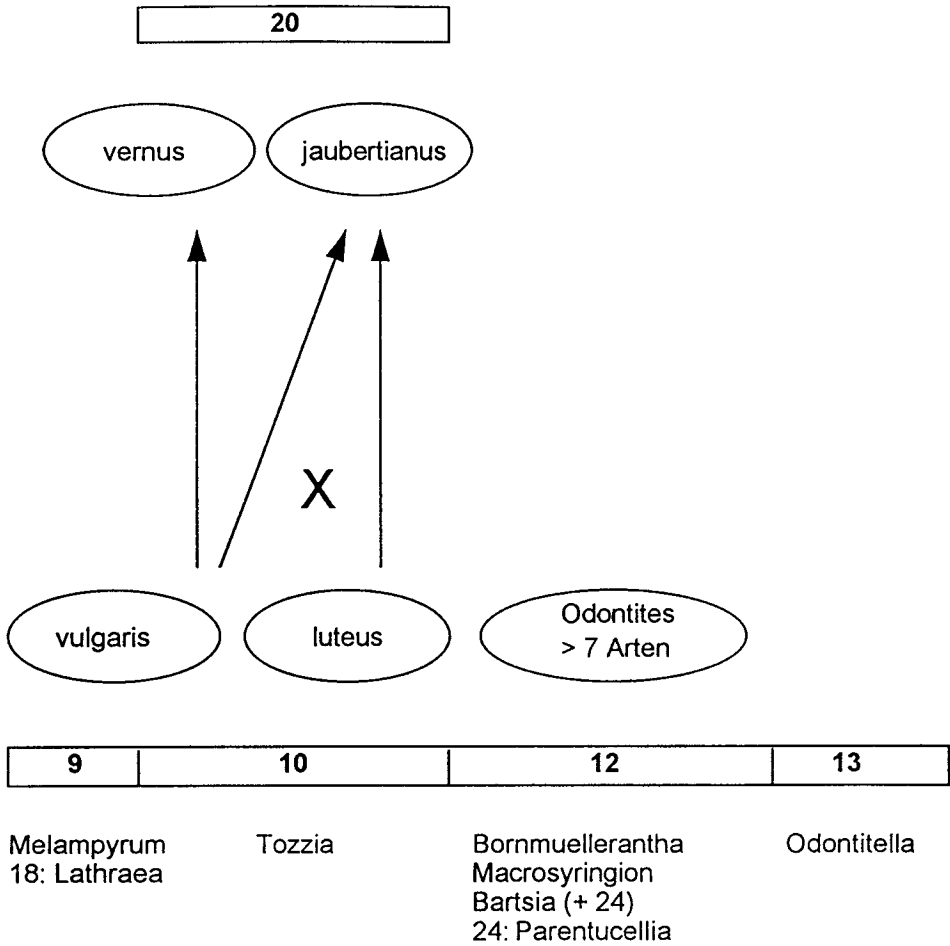


Abb. 8. Chromosomenzahlen-Evolution von *Odontites* und verwandten Gattungen. – Erklärungen im Text.

sehr verschiedenen Artengruppen vor und findet sich auch bei *Bornmuellerantha* und *Macrosyringion*. Ziemlich sicher ist deshalb  $x = 12$  die Grundzahl von *Odontites* und der verwandten Gattungen. Es spricht auch vieles dafür, daß 12 die Grundzahl der ganzen Tribus *Rhinantheae* ist. Auch *Bartsia* und die *Castillejinae*-Gattung *Castilleja* bauen auf dieser Zahl auf ( $2n = 24$  und 48), während andererseits die anderen Grundzahlen der *Rhinantheae* jeweils nur bei ein bis zwei Gattungen vorkommen ( $x = 11$  bei *Euphrasia* und *Rhinanthus*, 10 bei *Tozzia*, 9 bei *Melampyrum* und 8 bei *Pedicularis*; Goldblatt 1981–1988).

Die wichtigsten karyologischen Differenzierungsmuster innerhalb von *Odontites* s. l. sind in Abb. 8 dargestellt. Ausgehend von der Grundzahl 12 hat sich eine kurze absteigende dysploide Zahlenreihe gebildet, wobei die Zwischenstufe 11 fehlt:  $12 \rightarrow 10 \rightarrow 9$ ;  $x = 10$  ist die Grundzahl der *Odontites luteus*-Gruppe, die auch morphologisch stark von den anderen Sippen abweicht (und deshalb mitunter als eigene Gattung, *Orthantha* (Benth.) A. Kern., angesehen wurde). In der *Odontites vernus*-Gruppe ist nicht ganz klar, welches die häufigste diploide Zahl ist; nach den frühen Zählungen von Witsch (1932) und anderen (Tab. 4) ist auch hier  $2n = 20$  weit verbreitet, doch Greilhuber (1971) bezweifelt diese Angaben und gibt für *Odontites vulgaris*  $2n$

= 18 an. Diese Zahl ist von Snogerup (1977) durch Zählungen vieler schwedischer und finnischer Populationen von *O. vulgaris* subsp. *vulgaris* und *O. litoralis* bestätigt worden; nur vereinzelt kam bei diesen Sippen, offenbar als aneuploide Abweichungen,  $2n = 20$  vor. Die Existenz einer tetraploiden ästival-segetalen Sippe mit  $2n = 40$  (*O. vernus*) beweist jedoch, daß auch die *O. vernus*-Gruppe auf der Grundzahl 10 aufgebaut ist, daß aber offenbar in jüngerer Zeit eine weitere dysploide Reduktion auf 9 erfolgt ist. Neben *O. vernus* ist bisher bei *Odontites* nur noch eine weitere polyploide Art gefunden worden, nämlich die allotetraploide *O. jaubertianus*. Diese westfranzösische Art ist sehr wahrscheinlich aus Sippen mit  $2n = 20$  von *O. vulgaris* und *O. luteus* hervorgegangen (Bolliger & al. 1990) und bestätigt damit indirekt auch die Grundzahl  $x = 10$  für die *O. vulgaris*-Gruppe. Zusammenfassend läßt sich also feststellen, daß bei *Odontites* die meisten artbildenden Prozesse auf der Diploidstufe mit  $2n = 24$  abgelaufen sind. Durch absteigende Dysploidie sind, unabhängig voneinander, die *O. vernus*- und *O. luteus*-Gruppe entstanden und diese haben sekundär durch Verdoppelung ihrer dysploiden Zahl 10 zwei polyploide Sippen hervorgebracht. Aufs Ganze gesehen haben somit bei der Sippenbildung von *Odontites* dysploide und polyploide Zahlenveränderungen nur eine unbedeutende Rolle gespielt.

Analoge Vorgänge sind offenbar auch bei der Primärdifferenzierung der *Rhinantheae* in verschiedene Gattungen abgelaufen. Die häufigste Zahl ist hier  $x = 12$ , die bei fünf Gattungen vorkommt. Die Grundzahlen der anderen Gattungen bilden eine lückenlose absteigende dysploide Reihe von  $x = 12$  bis zu  $x = 8$ , wobei jede Zahl jeweils höchstens bei zwei Gattungen vorkommt. Aufbauend auf diesen abgeleiteten Zahlen finden sich dann tetraploide Verdoppelungen. Diese haben einerseits bei der Artbildung innerhalb einzelner Gattungen eine Rolle gespielt (*Euphrasia*:  $n = 10 \rightarrow 20$ ; *Pedicularis*:  $n = 8 \rightarrow 16$ ), andererseits aber auch, offenbar gefördert durch ihren Isolationseffekt, die Entstehung neuer primär polyploider Gattungen bewirkt (*Parmentocellia*:  $n = 24$ ; *Lathraea*:  $n = 18$ ). Nur einmal ist bei den *Rhinantheae* offenbar die Grundzahl durch aufsteigende Dysploidie vermehrt worden (*Odontitella*:  $x = 13$ ). (Zahlen aus Goldblatt 1981–1988 und Molau 1990).

## 5. Blüten- und Verbreitungsbiologie

### 5.1. Blütenbiologie

Mit Ausnahme von *Bornmuellerantha aucheri* besitzen alle Arten ausgeprägte Lippenblumen mit mehr oder weniger enger Kronröhre, die bei den meisten Arten 6 mm Länge nicht übersteigt, im Extremfall aber bis zu 23 mm lang ist (*Macrosyringion longiflorum*). Es lassen sich zwei Haupttypen von Blüten nach ihrer Bestäubungsart unterscheiden:

(a) Homogame, obligat autogame Blüten: Die Theken reißen schon in der Knospe auf. Der Griffel ist jetzt noch zurückgekrümmt, so daß die reife Narbe genau zwischen die Antheren zu liegen kommt und mit Pollen belegt wird. Der Griffel ragt also nicht aus der Knospe und meist auch nicht aus der geöffneten Blüte heraus; meistens bleibt er im Helm verborgen. (Beispiele: *Macrosyringion*, *Odontitella*, *Odontites powellii*, *O. corsicus*, *O. vulcanicus*).

(b) Protogyne, vorwiegend allogame Blüten: Der Griffel mit der empfängnisfähigen, reifen Narbe ragt aus der Knospe hinaus, die Theken der Staubblätter sind noch geschlossen. Frühestens zwei Tage später reißen die Theken in der jetzt geöffneten Blüte auf. Die Fremdbestäubung (Geitonogamie oder Xenogamie) wird damit gefördert. (Beispiele: *Odontites luteus*, *O. lanceolatus*, *O. cebennensis*, *O. pyrenaicus*, *O. rigidifolius*, *O. hollianus*, *O. kaliformis*, *O. bocconii*, *O. squarrosus*). Von diesem allogamen Typ existieren viele Varianten, von denen einige die nachträgliche Selbstbestäubung noch ermöglichen (z. B. in der *Odontites luteus*-Gruppe, Bolliger 1989), oder diese ganz verhindern (z. B. *Odontites vernus* subsp. *vulgaris*, Snogerup 1977). Eine besonders große Vielfalt von insgesamt fünf Blütentypen findet sich in der *O. vernus*-Gruppe (Hartl 1972).

Es darf nicht übersehen werden, daß der protogyne Blütentyp zwar die Autogamie oft verhindert, bei Arten mit normaler akropetaler Aufblühfolge aber nicht die in ihren genetischen Auswirkungen gleiche Nachbarbestäubung (Geitonogamie). Die Bestäuber fliegen nämlich zuerst die untersten, meist stäubenden Blüten einer Infloreszenz an und klettern dann pollenbela-

den aufwärts in die Region der Blütenknospen. Dort streifen sie an den herausragenden Narben sowohl Pollenkörner der zuletzt aufgesuchten Blüten derselben Pflanze ab (Geitonogamie!), als auch Körner von Blüten anderer Pflanzen, die sie zuvor aufgesucht haben (Xenogamie!). Anders ist es bei Arten mit protogynen Blüten und basipetaler Blütenfolge (z. B. bei *Odontites viscosus*). Weil sich die Blüten hier von oben nach unten öffnen, streifen die unten in der Floreszenz angeflogenen Tiere ihren Fremdpollen zuerst an den Narben der basalen Blütenknospen ab; erst danach, im oberen Teil der Floreszenz angekommen, werden sie mit Pollen der hier schon geöffneten und stäubenden Blüten eingestäubt (männliches Stadium). Die basipetale Aufblühfolge fördert somit die Xenogamie und damit die genetische Variabilität der Art.

Die protogynen Blüten werden häufig von Bienen und Hummeln besucht (Melittophilie). Dabei hängt es von der Größe der Blüte ab, aus welcher dieser beiden Hymenopterengruppen die Bestäuber vorwiegend kommen. Blüten bis etwa 7 mm (*Odontites luteus*, *O. viscosus*), werden hauptsächlich von Honigbienen besucht, Blüten über 9 mm (*O. cebennensis*, *O. pyrenaicus* usw.) dagegen fast ausschließlich von Hummeln. Stundenlange Beobachtungen in katalonischen Mischpopulationen der kleinblütigen *O. luteus* mit der großblütigen *O. pyrenaicus* oder *O. cebennensis* haben gezeigt, daß die Bienen stets nur die kleinblütigen *O. luteus*-Pflanzen anfliegen, während andererseits sich die Hummeln mit wenigen Ausnahmen (Hummelmännchen) an die großblütige Art halten. Aber auch dort, wo zwei kleinblütige *Odontites*-Arten zusammen vorkommen, ist eine zuverlässige Blütenkonstanz der Honigbienen festzustellen. So besuchten in verschiedenen südfranzösischen Populationen von *O. luteus* und *O. viscosus* die Bienen zwar beide Zahntrost-Arten häufig, doch flog jede Biene jeweils nur Blüten derselben Art an. Dies ist deshalb bemerkenswert, weil sich die Blüten der beiden Zahntroste in der Farbe und in der Größe sehr ähnlich sind. Eine Ausnahme bildete auch hier eine unbekannt kleine Hummelart, die nacheinander beide Arten aufsuchte. Die dominierende Blütenkonstanz der Bestäuber erweist sich somit als wirkungsvoller Isolationsmechanismus (reproduktiv-ethologische Isolation).

## 5.2. Verbreitungsbiologie

Die Samen von *Odontites* besitzen keine besonderen verbreitungsbiologischen Anpassungen, und entsprechend kurz ist ihr Verbreitungsradius. Trotz ihrer relativen Kleinheit von 1,2–2,8 mm sind sie immer noch viel schwerer als z. B. die flugfähigen Staubsaamen der Orchideen, können also nicht wie diese vom Wind über weite Strecken verfrachtet werden. Überhaupt wird die Bedeutung des Windes als Verbreitungsmittel kleiner Scrophulariaceen-Samen häufig überschätzt: bei *Rhinanthus* fallen etwa 90% der Flügelsamen im Umkreis von 25 cm von der Mutterpflanze zu Boden und werden erst durch die Heuernte einige Meter weit ausgebreitet (Borg 1985); selbst die breitgeflügelten Samen von *Bartsia alpina* werden auch an windgepeitschten Standorten höchstens 30 cm weit verfrachtet (Molau 1990). Im Gegensatz zu den Bartsien bleiben die flügellosen Zahntrost-Samen auch nicht durch 'simple adhesion' (Molau 1990) an glatten, feuchten Oberflächen, etwa an den Hufen von Tieren, kleben. Ein Ferntransport von *Odontites*-Samen durch Tiere (Epizoochorie) kann deshalb ausgeschlossen werden. Für die Fernverbreitung der *Odontites*-Samen kommt nur der Transport mit dem Heu in Frage, wie er bei *Euphrasia* als erwiesen gilt (Hulten 1976). Es versteht sich von selbst, daß diese Verbreitung nur für wenige Arten mit entsprechender Ökologie möglich ist, vor allem wahrscheinlich für die Sippen der *Odontites vernus*-Gruppe. Die anderen Arten verfrachten ihre Samen in der Regel nur wenige Zentimeter von der Mutterpflanze weg, wie dies auch bei den meisten *Euphrasia*-Arten der Fall ist (Barker 1982).

## 6. Verbreitung und Standort: das ökochorologische Verhalten

Die Verbreitung und die Ökologie von *Odontites* und Verwandten sind bereits an anderer Stelle ausführlich dargestellt worden (Bolliger 1993). Im folgenden soll deshalb nur kurz auf die wichtigsten Tatsachen eingegangen werden.

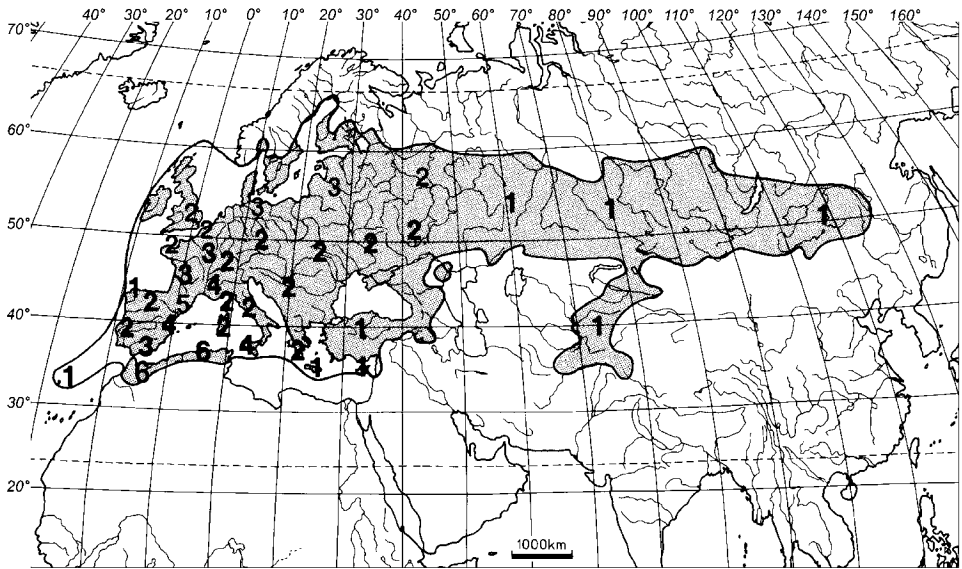


Abb. 9. Gattungsareal von *Odontites* s.str. mit Artenzahlen (verändert nach Bolliger 1993: Abb. 2).

*Odontites* s. str. ist eine westmediterrane Gattung mit insgesamt 26 Arten und 21 Unterarten. Die größte Artendichte erreicht sie in Nordwestafrika, wo sich zwei Häufigkeitsgebiete mit je sechs Arten abgrenzen lassen: ein marokkanisches im Mittleren Atlas und ein ostalgerisch-tunesisches. Ebenfalls gut vertreten ist *Odontites* in NO-Spanien, wo insgesamt fünf Arten vorkommen, vier davon endemisch. In den übrigen Gebieten des Mittelmeergebietes ist die Gattung dagegen nur schwach vertreten: mit einer Art in der makaronesischen Region (*O. hollianus* auf Madeira) und zwei Arten im östlichen Mittelmeergebiet (*O. linkii* s. l. in der W-Ägäis und *O. hispidulus* im Libanon).

Kennzeichnend für *Odontites* ist ein ausgeprägter Lokalendemismus, die meisten mediterranen Sippen sind auf sehr kleine Gebirgs- oder Inselareale beschränkt. Fast ein Drittel von ihnen kommt nur noch in wenigen Restpopulationen vor, die vom Aussterben bedroht sind, z. B. *Odontites maroccanus* und *O. vulcanicus* in Marokko. Nur drei Arten besiedeln vergleichsweise ausgedehnte Areale, die sich über mehrere Florenprovinzen erstrecken. Davon ist der westmediterrane *O. viscosus* am stärksten an das wintermilde Etesienklima gebunden, seine Nordgrenze erreicht er in den West- und Zentralalpen, wo er im Wallis das mitteleuropäische Florengebiet gerade noch berührt. Wesentlich weiter vorgedrungen ist der submediterranean-pontische Gelbe Zahntrrost (*O. luteus*), der in Mitteleuropa die sommertrockensten Gebiete besiedelt. Als einzige Art erstreckt sich das Areal des rotblühenden Formenkreises von *O. vernus* sowohl bis nach Nordeuropa (S-Scandinavien) als auch über weite Teile des temperat-eurasatischen Gebietes bis Ostasien. Die Sippen dieser sehr variablen Art unterscheiden sich auch ökologisch stark von den übrigen Arten, indem sie vorwiegend in frischen bis nassen und nährstoffreichen Rasengesellschaften vorkommen, z. B. in frischen Fettweiden (subsp. *vulgaris*) und sogar in Salzwiesen der Ost- und Nordseeküsten (subsp. *litoralis*). Alle anderen Arten sind an trockene, oft felsig-steinige Trespen- und Steppenrasen (Festuco-Brometea) oder an lichte Trockenwälder gebunden (Steineichen-, Flaumeichen- und Kiefernwälder). Gemeinsam ist allen Arten ein hoher Lichtbedarf, doch gibt es auch hier kleine Unterschiede, indem verschiedene Arten auch halbschattige Standorte besiedeln, z. B. *O. viscosus*, *O. cebennensis* und *O. powellii*. Die weitverbreiteten *O. vernus* und *O. luteus* dagegen sind ausgesprochene Lichtpflanzen.



Das Gattungsareal (Abb. 9) ist stark an das mediterrane Klima gebunden, und diese Bindung zeigt sich deutlich noch im ökologischen Verhalten jener drei Arten, die bis in die temperate Zone vorgestossen sind (Bolliger 1993). Ökologisch kann seine Nordgrenze mit der abnehmenden Sommerwärme und vielleicht auch mit den Winterfrösten erklärt werden, sie stimmt etwa mit der Nordgrenze des thermophilen submediterranen Flaumeichenwald-Gürtels überein. Die Südgrenze des *Odontites*-Arealis dagegen ist eine ausgesprochene Trockengrenze und liegt in Nordafrika dort, wo das sommeraride Klima des mediterranen Hartlaubgürtels in das vollaride Klima der Trockensteppen und Halbwüsten übergeht mit Niederschlägen unter 500 mm.

## II. SPEZIELLER TEIL – TAXONOMIE, VERBREITUNG UND STANDORT

### Vorbemerkungen

Beleglisten: Bei den häufigeren Arten wurde eine repräsentative Auswahl getroffen (ausgewählte Belege); bei selteneren Arten sind dagegen alle gesehenen Belege zitiert (gesehene Belege). Die Länder und Provinzen bzw. Départements sind alphabetisch angeordnet. Für die sehr weit verbreiteten Arten *Odontites luteus* und *O. vernus* werden keine Beleglisten gegeben, da diese tausende von Einträgen umfassen müßten; entsprechend wurden von diesen beiden Arten auch keine Punkt-Verbreitungskarten, sondern generalisierte Umrißkarten gezeichnet. Dieses Vorgehen ist insofern gerechtfertigt, als die Gesamtverbreitung dieser beiden Arten durch frühere Arbeiten gut bekannt ist. In weiten Gebieten sind *O. luteus* und *O. vernus* s. l. die einzigen Vertreter der Gattung, und dort, wo sie sympatrisch vorkommen, sind sie durch ihre Blütenfarbe zuverlässig unterscheidbar, weshalb die Angaben in der Literatur sehr verlässlich sind.

Diagnosen und Beschreibungen: Gattungen, Artengruppen und Unterarten sind durch kurze Diagnosen charakterisiert, welche die wesentlichen Differentialmerkmale enthalten, während die Arten ausführlich beschrieben sind.

Bildtafeln: Die Blüten sind in der Seitenansicht dargestellt. Es ist jeweils ein kurzes hinteres Staubblatt abgebildet. Der Kelch wurde ventral aufgeschnitten und flach ausgebreitet. Den Habitusbildern sind meistens typische Stengelblätter und Brakteen beigelegt. Alle Maßangaben in mm.

### 7. Schlüssel zu den Gattungen

1. Kronzipfel fast gleich groß, zurückgeschlagen, Oberlippe nicht helmförmig; Staubblätter kahl; Theken oben und unten stumpf; (Anatolien, N-Iran) . . . . . *Bornmuellerantha*
- Kronzipfel verschieden groß, nicht zurückgeschlagen, Oberlippe helmförmig; Staubblätter ± behaart; Theken unten grannig zugespitzt . . . . . 2
2. Kronröhre auffallend lang, 0,7–0,9× so lang wie die Krone; Kronzipfel außen drüsig behaart . . . . . *Macrosyringion*
- Kronröhre höchstens 0,7× so lang wie die Krone, Kronzipfel außen ohne Drüsenhaare . . . 3
3. Unterlippe der Krone nur an der Spitze in drei sehr kurze Zipfel gespalten (Mittelzipfel höchstens 0,15× so lang wie die Unterlippe); Blätter und Kelche sehr dicht mit langen Borstenhaaren besetzt, Pflanze deshalb weißgrau; (Spanien, Portugal) . . . . . *Odontitella*
- Unterlippe meist bis auf etwa die Hälfte in drei Zipfel gespalten (Mittelzipfel mindestens 0,35× so lang wie die Unterlippe); Pflanze locker kurzborstig behaart, grün (nicht weißlich) . . . . . 4
4. Kelchzipfel schmal-dreieckig, die unteren 2,5–2,8× so lang wie breit; Krone purpurn; Brakteen-Ränder und Kelche sehr dicht besetzt mit bis 0,5 mm langen Stieldrüsen; Drüsenköpfchen ellipsoidisch, 1,3–1,7× so lang wie breit, aus 4–8 (–16) Zellen bestehend; Pollenkorn-Oberfläche retipilat; (Hoher Atlas von Marokko) . . . . . *Bartsielli*
- Kelchzipfel breit-dreieckig, die unteren höchstens 2,57 so lang wie breit; (oder Kelchzipfel

schmal, bis 3,8× so lang wie breit, dann aber ohne Stieldrüsen und Krone gelb: *Odontites hollianus*, Madeira); Köpfcchen der Stieldrüsen entweder wenigzellig (bis 16-zellig) und breit-ellipsoidisch (breiter als lang), oder vielzellig (über 30-zellig) und ellipsoidisch, kugelig oder kegelförmig; Pollenkorn-Oberfläche mikro-retikulat . . . . . *Odontites*

**8. *Bornmuellerantha*** Rothm. in Mitth. Thüring. Bot. Vereins, ser. 2, 50: 226. 1943.

Typus und einzige Art: *Bornmuellerantha aucheri* (Boiss.) Rothm.

*Annuell.* *Stengel* starrborstig behaart, ohne Stieldrüsen; *Blätter* lineal, ganzrandig, anliegend borstig behaart; *Aufblühfolge* akropetal; *Blüten* autogam; *Kelch* mit Stieldrüsen, Drüsenköpfcchen ellipsoidisch, bis 60-zellig; *Krone* gelb, mit fast gleich großen, zurückgeschlagenen Zipfeln; *Oberlippe* nicht helmförmig, tief ausgerandet; *Unterlippe* bis fast zur Basis in drei Zipfel geteilt (Mittelzipfel: Unterlippe = 92–95%), ohne Wülste (Gibbae); *Staubblätter* völlig kahl; *Theken* an beiden Enden stumpf; *Fruchtknoten* mit 10–12 Samenanlagen; Narbe kopfig, mit stumpfkegeligen Papillen; *Pollenkörner* 47 × 52 µm, mit fast kreisförmigem Äquatorialumriß; Exine überall gleich dick, mit retrigulater Skulpturierung.

**8.1. *Bornmuellerantha aucheri*** (Boiss.) Rothm. in Mitth. Thüring. Bot. Vereins, ser. 2, 50: 226. 1943 – Abb. 10.

≡ *Odontites aucheri* Boiss., Diag. Pl. Orient. 4: 74. 1844. – Lectotypus (hier ausgewählt): “In Olympe Armeniae”, *Aucher-Eloy 1693* (G!; Isolectotypus: W!).

*Annuelles*, 8–35(45) cm hohes, aufrecht wachsendes, unverzweigtes oder wenig verzweigtes, rauhborstig behaartes Kraut. *Stengel* unten bis 2,3 mm dick, anliegend-borstig behaart (Borsten 0,1–0,3 mm); *Unterbau* mit 8–16 Knoten, davon die oberen 2–10 mit schräg abstehenden, bis 15 cm langen Seitentrieben (Abstehwinkel 35–60°). *Stengelblätter* 12–27 × 1–2,6 mm, lineal oder lineal-lanzettlich, 9–25× so lang wie breit, ganzrandig, beidseitig dicht rauhborstig behaart (Borsten schräg abstehend, bis ± 0,3 mm lang). *Blütenstände* frondo-brakteos, locker- und armlütig, mit 8–14 Blüten, 2–4 cm lang (Fruchtstände an den Seitentrieben bis 7 cm, am Hauptspross bis 15 cm lang). *Hemmzone* mit 2–8 Knoten. *Brakteen* schmal ei-lanzettlich, ganzrandig, beidseitig dicht borstig behaart, meist etwas kürzer bis gleich lang wie der gestielte *Kelch* (selten länger), die unteren 5,5–10 × 1,2–1,5 mm (L:B = 4,5–5,3). *Aufblühfolge* akropetal. *Blüten* 7,5–10,5 mm lang, autogam; *Kelch* zu Beginn der Anthese 6,2–7,3 mm (Fruchtkelche bis 8,5 mm), bis auf etwa die Hälfte der Länge oder darüber geteilt (Kelchröhre = 43–53% der Kelchlänge), dichtborstig behaart (Borsten bis 0,4 mm lang), sowie oft spärlich bis reichlich mit bis 0,35 mm langen Stieldrüsen (Köpfchen ellipsoidisch 1,3–1,7× so lang wie breit, aus max. 60 Zellen bestehend); *Kelchzipfel* schmal-dreieckig (L:B der oberen Zipfel 1,6–2,4; L:B der unteren Zipfel 2,3–3,5). *Krone* gelb, mit kahlem Tubus, Helm und Unterlippe außen ± 1 mm lang behaart, keine Drüsenhaare; *Tubus* 5,5–7 mm lang, über zwei Drittel mal so lang wie die ganze Krone, kürzer als der Kelch; *Oberlippe* 2–3,2 mm, etwa gleich lang wie die Unterlippe, tief ausgerandet; *Unterlippe* 2,5–3,3 mm, bis fast auf den Grund dreizipflig (Mittelzipfel = 92–95% der Unterlippen-Länge), ohne Köpfcchendrüsen; Mittelzipfel spatelförmig, etwa gleich lang wie breit, deutlich herzförmig ausgerandet, nach unten keilförmig verschmälert, wenig länger als die rundlichen Seitenzipfel, diese etwas breiter als lang (L:B = ± 0,9) und nur wenig ausgerandet. *Staubblätter* nicht oder nur wenig aus der Krone herausragend, die oberen 2,2–2,5 mm, die unteren 2,7–3,2 mm lang, völlig kahl; *Antheren* gelb oder hellbraun, 1,2–1,5 mm lang, um etwa 130° gedreht; *Theken* auf der ganzen Länge aufreißend, an beiden Enden stumpf (ohne Stachelspitze). *Pollenkörner* 47,6 × 52 µm. *Fruchtknoten* mit 10–12 Samenanlagen (Fächer 5–6-samig); *Griffel* bis 6 mm lang; *Kapsel* schmal verkehrt-eiförmig (obovoid), nicht oder wenig ausgerandet, 6–9 × 2,5–4,2 mm (L:B = 1,8–2,5); *Samen* 1,4–1,6 × 0,7–0,9 mm (L:B = 1,7–2,1); *Chromosomenzahl*: 2n = 24.

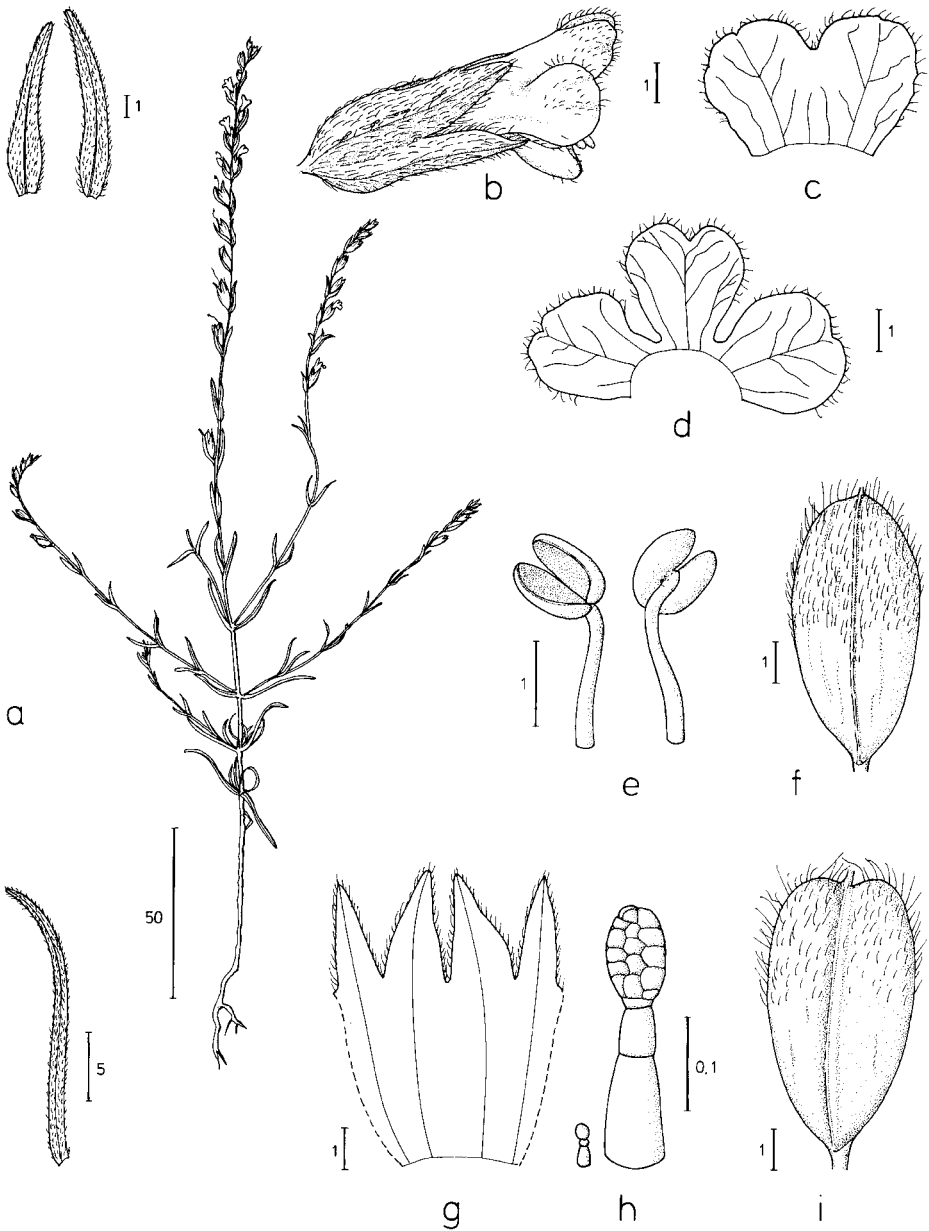


Abb. 10. *Bornmuellerantha aucheri* – a: Habitus mit Stengelblatt und Brakteen, b: geöffnete Blüte, c: Oberlippe, d: Unterlippe, e: Staubblätter, f-i: Kapseln, g: Kelch mit Kurz- und Stieldrüse (h).

Variation: (1) Drüsenbehaarung des Kelches (Stieldrüsen fehlend oder ziemlich häufig): keine geographische Differenzierung erkennbar. (2) Größe der Pollenkörner und Dicke der Exine: Armenische Populationen besitzen im Vergleich zu den anatolischen offenbar kleinere Pollenkörner mit dünnerer Exine (Bolliger & Wick 1990).

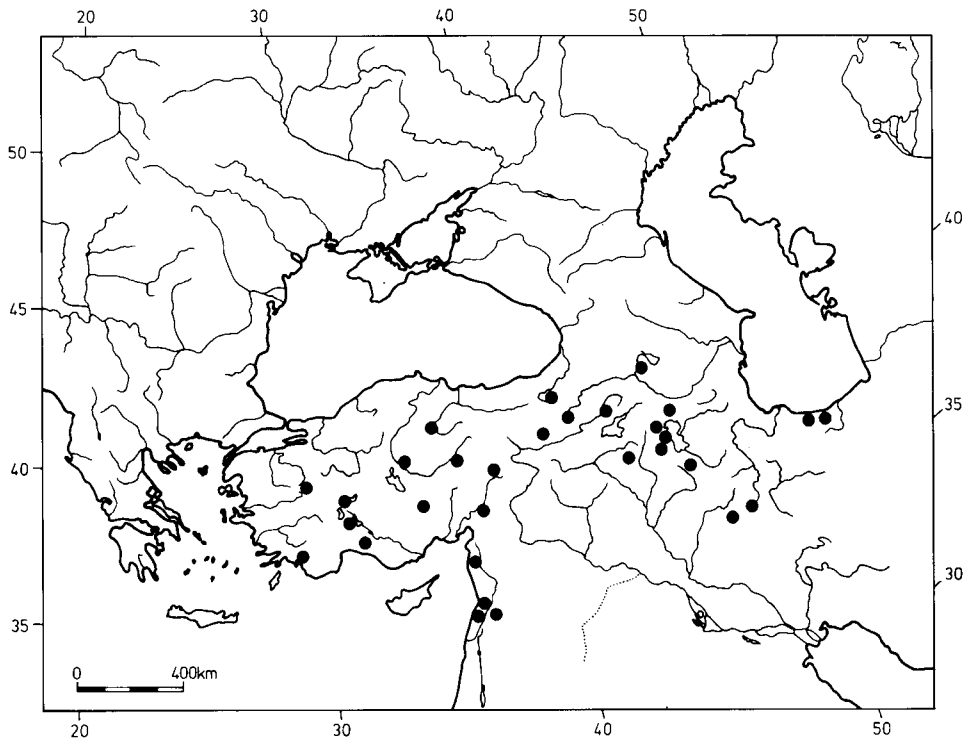


Abb. 11. *Bornmuellerantha aucheri* – Verbreitung nach Herbarbelegen.

Verbreitung (Abb. 11): Große Gebiete der Türkei mit Ausnahme der nördlichen und westlichen Teile (Hochland von Anatolien, Taurus-Gebirge), Armenien, N-Iran (ostwärts bis Elburs-Gebirge), Kurdistan, NW-Syrien, Libanon.

Standort: Montan-subalpin, 850–3250 m. Felsige Hänge auf Kalk und Schiefer, flachgründige, steinige Weiden und Steppenrasen im Gebirge, sonnige Gebüsche.

#### Ausgewählte Belege

ARMENIEN: Beryt-dagh, 7-8000', 9.8.1865, *Haussknecht* (W); Urc, 1600 m, 16.7.1985, *Gabrielian* (BERN).

IRAN: AZERBAIJAN: Prope Burudsihird, 8.1898, *Bornmüller* (Z); in monte Ghogeh Dagh W Bazorgan ad confines Turciae, 2100–2250 m, 1.8.1971, *Rechinger* (B, M); *ibid.*, 2200–2250 m, 1.8.1971, *Rechinger* (Z); in jugo 30 km NW Khvoy, 1700–1800 m, 2.8.1965, *Rechinger* (B, M); in monte Mishab Dagh prope Yam, 1800–2400 m, 29.7.1971, *Termé* (B, M); in declivibus borealibus jugi Qushchi inter Shahpur et Rezaïyeh, 1700 m, 21.7.1974, *Rechinger* (B, M). — ELBURZ-GEBIRGE: In saxosis summi montis Kuh Dashteh. ca. 30 km à Teheran occidentem versus, 2400–2500 m, 28.6.1977, *Rechinger* (B, M); in alpinis Totschal, 2500 m, 6.7.1902, *J. & A. Bornmüller* (G, JE, Z); in m. Totschal pr. Teheran, 23.7.1843, *Kotschy* (G). — HAMADAN: In monte Elwend (Media), 1882, *Pichler* (Z); am Fuss der Berge bei Hamadan, 7.1882, *Pichler* (G). — KURDISTAN: Regio transcaspica, Aschabad, Suluklü (Saratowka), ad fines Persiae, in pratis montium Messinew, 2.8.1900, *Bornmüller* (G, JE, Z); Montes Avroman et Schahu, in gramin. m. Kaliser et prope Awiheng, 8.1867, *Haussknecht* (G, JE); Burudjird, in montibus, 28.7.1895, *Strauss* (G).

LIBANON: À Aïn et Karn, 9.1855, *coll. ignot.* (G); oberste Teile des Kadiska-Tales bei Becharri, 1600–1700 m, 4.7.1931, *Zerny* (W); Beyrut, 1839, *Paul* (M); Montagnes du Daunié à Ain-es-Sukkar, 10.8.1855, *coll. ignot.* (G); Anti-Libanon, Hursh Imarra between Talaat Musa & Bir Jebab, 2286 m, 12.8.1945, *Davis* (B).

SYRIEN: Akher Dagh, 6–7000 m, 9.1907, *Haradjian* (W); Syria boréal, 1865, *Haussknecht* (G).

TÜRKEI: AFYON: 2.8.1857, *Balansa* (BR, G, JE, W). — AMASYA: Monte Evkeré-dagh (zw. Amasya und Zilé), 1300 m, 4.8.1889, *Bornmüller* (G, JE, W). — ANKARA: Ad Angora Galatiae, 1892, *Bornmüller* (BR, G, JE, W, Z). — BITLIS: Taurus Armenius, in monte Meleto (Meretug) Dagh districtus Bitlis, inter vicum Hasoka et pedem cacuminis, 1800–2200 m, 10.8.1910, *Handel-Mazzetti* (W). — ERZINCAN: Kesis dag above Cimin, 1900–2100 m, 26.7.1957, *Davis & Hedge* (M). — IÇEL: Alpes “Bulgar Dagh”, vallem Gusguta fontes Almalolug, 5300', 22.7.1853, *Kotschy* (BR, M, W); Rizil Deps, Gerölle, 2700 m, 8.1895, *Siehe* (G). — ISPARTA: Diopyraz (Dedegöl) Daği, E of the summit, 2100 m, rocky places (slopes at and above timberline (*Pinus nigra*), 30.7.1984, *Görk, Hartvig & Strid* (B). — KASTAMONU: Wilajet Kastambuli, Küre-Nahas, 28.8.1892, *Sintenis* (Z). — KAYSERI: Ali-Dagh, à 7 km au SE de Césarée, vers 1300 m, 25.7.1856, *Balansa* (G, JE, W); région alpine du Masmenen-Dagh, à 25 km au SSO de Césarée, 9.8.1855, *Balansa* (G); au-dessus du village de Talasse, 1325 m, 7.–8.1856, *Balansa* (G). — MUGLA: Distr. Köycegis, Sandrasdag, 17.7.1938, *Schwarz* (JE). — MUS: Bimgöll montis ad Gümgüm (= Varto, “prov. Musch”), 4600', 19.8.1859, *Kotschy* (G, JE, W). — SEYHAN: Région alpine inférieure du Taurus oriental, près de Gulet-Maden, 16.8.1855, *Balansa* (G, M, Z). — SIVAS: Mte. Charnaval-dagh, 13–1400 m, 5.1893, *Bornmüller* (JE, W, Z); Egin (= Kemaliye), Kota, 1.7.1890, *Haussknecht* (BR, G, JE, Z); bei Hyouk nördlich von Halyo, 1600 m, 7.1911, *Siehe* (W, Z).

**9. *Macrosyringion*** Rothm. in Mitth. Thüring. Bot. Vereins, ser. 2, 50: 227. 1943.

Typus: *Macrosyringion glutinosum* (Bieb.) Rothm.

*Annuell.* Stengel flaumig-kurzhaarig und drüsig behaart; *Blätter* lineal, ganzrandig, beidseitig kurzhaarig und stark drüsig; *Aufblühfolge* akropetal; *Blüten* autogam, auffallend lang (10–25 mm); *Kelch* mit Stieldrüsen, *Drüsenköpfchen* 40–50-zellig, obere Zellen papillenförmig ausgezogen; *Krone* gelb, mit außen kurzdrüsig behaarten Zipfeln; Tubus viel länger wie der Kronsaum (Tubus: Krone = 70–90%), Saum deutlich in Helm und Unterlippe differenziert; Helm deutlich ausgerandet; *Mittelzipfel* der Unterlippe fast halb so lang (45–49%) wie die Unterlippe. *Staubblätter* behaart, *Filamente* papillös, *Theken* bärtig behaart, am oberen stumpfen Ende mit Spiralhaaren, am unteren Ende deutlich begrannt; *Narbe* deutlich zweilappig, mit keulenförmigen Lappen und walzenförmigen Papillen; *Fruchtknoten* mit 17–40 Samenanlagen; Pollenkörner 36–40 × 38 µm, mit kreisförmigem Äquatorialumriß; Exine überall gleich dick, mit retipilater Skulpturierung.

### Schlüssel zu den Arten der Gattung *Macrosyringion*

1. Krone 16–25 mm, Tubus 2,5–4,5× so lang wie der Kelch; (Spanien). . . . . *M. longiflorum*
- Krone 9–16 mm, Tubus 1,5–2,5× so lang wie der Kelch; (Südbalkan, Anatolien, Armenien)  
 . . . . . *M. glutinosum*

**9.1. *Macrosyringion longiflorum*** (Vahl) Rothm. in Mitth. Thüring. Bot. Vereins, ser. 2, 50: 228. 1943 – Abb. 12a, 13a, c, e, h, i.

≡ *Euphrasia longiflora* Vahl, *Symb. Bot.* 3: 78. 1794 ≡ *Odontites longiflorus* (Vahl) Webb, *Iter Hispan.*: 24. 1838. – Typus (n. v.): [Spanien], “Arragonia 3. milliaria a Caesar August. in itinere versus Huescam”, *Vahl*.

= *Odontites longiflorus* var. *roseus* Segura in *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 32: 766. 1976. –

Holotypus: [Spanien], Soria, Renieblas-Torretartajo, 1060 m, in collibus siccis calcareis, *A. Segura Zubizarreta 10421* (M!, Isotypi: G!, M!).  
 = *Odontites longiflorus* var. *lateritius* Charpin & Fern. Casas in *Candollea* 30: 57. 1975. –  
 Holotypus: [Spanien], Murcia, Sierra de Moratalla, Revolcadores, 1950 m, WH 6414, 16.7.1974,  
*Charpin & Fernández Casas 10530* (G!).

*Annuelles*, 15–40(50) cm hohes, aufrecht wachsendes, meist verzweigtes Kraut. *Stengel* unten bis 2 mm dick, flaumig-kurzhaarig sowie drüsig behaart (Härchen weiß, ca. 0,1 mm lang, Stieldrüsen ca. 0,2 mm lang). *Unterbau* mit 10–25 Knoten, davon 3–14 mit schräg aufwärts gerichteten, bis 20 cm langen Seitentrieben (Abstehwinkel 30–60°). *Stengelblätter* 20–42 × 1,3–3 mm, lineal, 14–20× so lang wie breit, ganzrandig, gekielt, beidseitig kurzhaarig sowie stark drüsig (einfache Haare bis 0,2 mm, Stieldrüsen bis 0,3 mm lang), frühzeitig abfallend. *Blütenstände* frondo-brakteos, oft armblütig, mit 2–10 Blüten (Hauptfloreszenz mit bis 20 Blüten), 2–5 cm lang (Fruchtstände bis 13 cm). *Hemmzone* meist gut ausgebildet und 10–22 Knoten umfassend, selten fehlend oder schwach ausgebildet (mit 0–9 Knoten). *Brakteen* lanzettlich, ganzrandig, gekielt, beidseitig kurz- und drüsenhaarig, 5–10 × 1,2–2 mm (L:B = 3–6), auch die unteren Brakteen meist etwas kürzer als der gestielte Kelch. *Aufblühfolge* akropetal. *Blüten* 15–25 mm lang, autogam. *Kelch* zu Beginn der Anthese 4–5,5 mm lang (Fruchtkelche bis 8 mm), bis auf etwa die Hälfte geteilt, dicht kurzhaarig (Haare bis ca. 0,1 mm lang), mit zahlreichen bis 0,33 mm langen Stieldrüsen (Köpfchen zylindrisch oder leicht kegelförmig, 1,2–1,6× so lang wie breit, aus maximal 50 Zellen bestehend, obere Zellen papillenförmig ausgestülpt); *Kelchzipfel* lineal-lanzettlich (L:B der oberen Zipfel: 2,1–2,5; L:B der unteren Zipfel: 2,7–4). *Krone* hellgelb, einfach und drüsig behaart; *Tube* 14–23 mm lang (= 80–90% der Kronen-Länge), 3–4,5× so lang wie der Kelch, dicht kurzhaarig und drüsenhaarig (einfache Härchen ca. 0,1 mm, Drüsenhärchen bis 0,15 mm lang); *Helm* 3–4 mm lang, deutlich kürzer als die Unterlippe (etwa drei Viertel der Unterlippen-Länge), auf dem Kiel stark drüsig behaart; *Unterlippe* 4–5 mm lang, bis auf fast die Hälfte in drei Zipfeln gespalten (Mittelzipfel = 45–49% der Unterlippen-Länge), außen regelmäßig drüsig behaart; *Mittelzipfel* spatelförmig, vorne halbkreisförmig abgerundet (nicht ausgerandet), 0,8–1,1× so lang wie breit, etwas länger als die fast halbkreisförmigen Seitenzipfel (diese 0,7–0,8× so lang wie breit). *Staubblätter* im Helm eingeschlossen, die oberen 2,2–2,5, die unteren 4,3–5 mm lang; *Filamente* in der unteren Hälfte papillös; *Antheren* gelb, 1–1,3 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; Theken auf der ganzen Länge aufreißend, unten in eine 0,15 mm lange Stachelspitze verschmälert, weißbärtig behaart (Haare bis ca. 0,5 mm lang, alle gleichartig: warzig). *Pollenkörner* ± 40 × 38,2 µm. *Fruchtknoten* mit 20–40 Samenanlagen (Fächer 8–20-samig); *Griffel* bis 16 mm lang; *Kapsel* schmal-ellipsoidisch, im Umriß fast rechteckig, nicht ausgerandet, 4,2–8 × 1,9–2,5 mm (L:B = 1,8–3,3); *Samen* 1,3–1,6 × 0,7–0,8 mm (L:B = 1,7–2,3). *Chromosomenzahl*: 2n = 24 (–26).

Variation: Bei den bisher beschriebenen Varietäten (var. *roseus* und var. *lateritius*) handelt es sich um Farbvarianten mit rötlichem Helm, die in weit entfernten Gebieten vorkommen (Soria und Murcia). Dies läßt den Schluß zu, daß sie unabhängig voneinander (polytop) durch die Mutation eines einzelnen Farb-Gens entstanden sind und sich lokal dank der autogamen Fortpflanzung haben ausbreiten können. Enstprechend gering ist ihr systematischer Wert einzustufen.

Verbreitung (Abb. 14): N- und W-Spanien. Die Art wurde auch schon im Mittleren Atlas von Marokko gefunden, doch konnte dieser Fundort in neuerer Zeit nicht mehr bestätigt werden.

Standort: (400)750–1300 m (in der Sierra Nevada bis 2300 m). Vor allem in den mittleren Lagen der Gebirge auf trockenen, felsig-steinigen, sonnigen Abhängen mit lockerer Vegetation; offene niedrige Zwergstrauch-Gariguen; lückige Ginster-Dornbusch-Heiden (mit *Calycotome spinosa*); in verschiedenen trockenen Ononido-Rosmarineta-Gesellschaften (Ononidion striatae, Aphyllanthion); auf steinigen Lichtungen im Steineichenwald (*Quercus ilex*); auf trockenen Kiesbänken am Ufer der Flüsse (mit *Hippophae rhamnoides*).

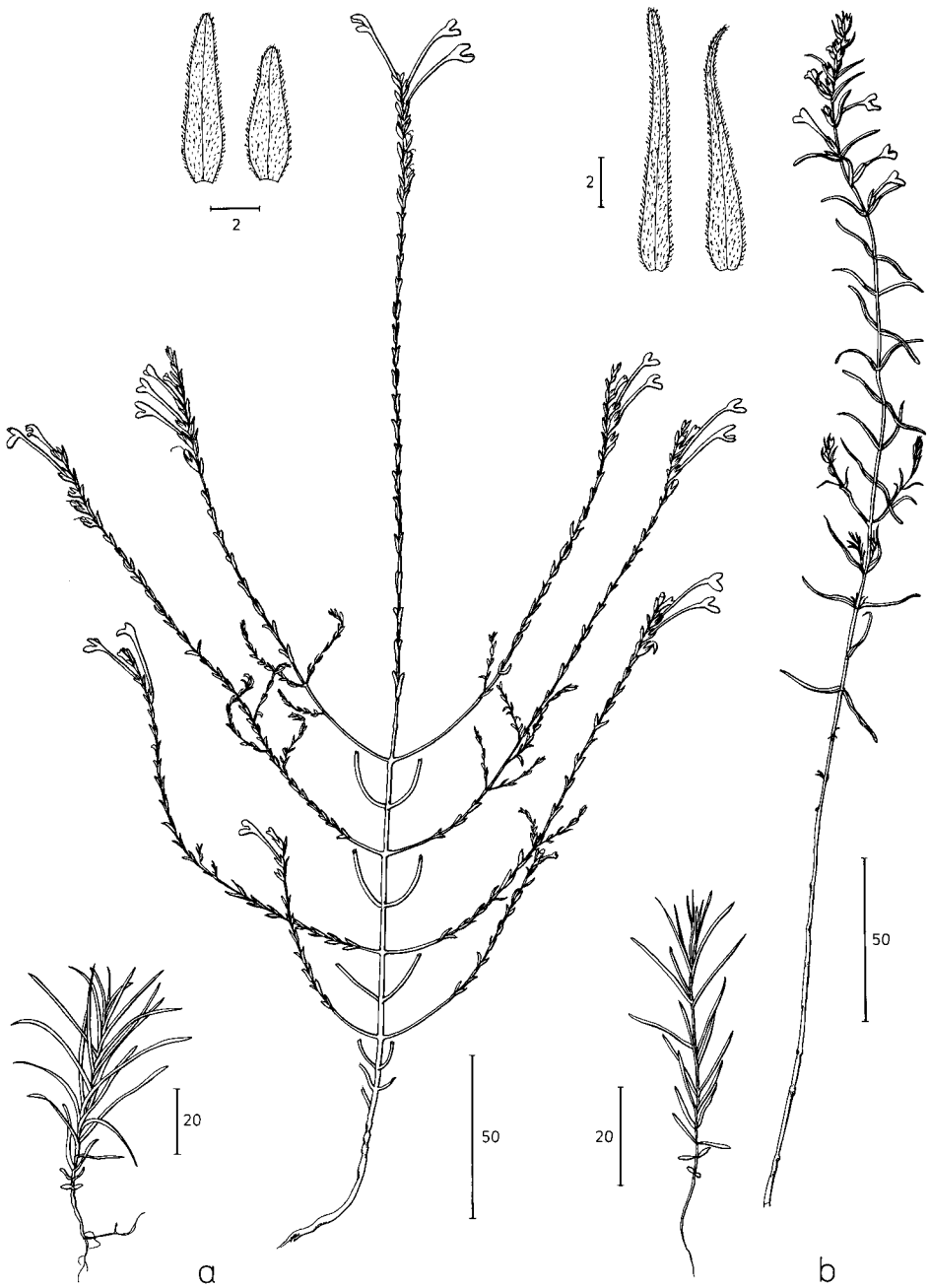


Abb. 12. *Macroxyringion longiflorum* (a) und *M. glutinosum* (b) – Habitus mit Jungpflanzen und Brakteen.

## Ausgewählte Belege

ANDORRA: Orduña, 7.1949, *Losa & Montserrat* (MA).

MAROKKO: Mittlerer Atlas; Anoceur, coteaux sablonneux, 1600 m, 10.1913, *Mouret* (G, MPU).

SPANIEN: ALAVA: Elciego, 470 m, 22.9.1984, *Montserrat & Uribe-Echebarria* (G, SEV); entre Oyón y Moreda, 450 m, 28.6.1988, *Amich, Diez & Rodriguez* (G). — ALBACETE: Estrecho de Tobarra, 22.9.1968, *Rivas Goday & Ladero Alvarez* (MAF, VF). — ALMERIA: Inter Puebla et Maria, 1000 m, 27.7.1895, *Porta & Rigo* (B, M); Sierra de Sharia, in valle del Barrancon, 1000–1500 m, 7.1890, *Porta & Rigo* (B, BR, G, JE, NICE). — BARCELONA: Environs de Barcelone, 1861, *Costa* (BR); *ibid.*, 7.1889, *Trémols* (GOET); Collbato (Montserrat), 250 m, 5.1896, *Vayreda* (MA); Lhesanés, 600 m, 7.1874 (MAF); prope Vich, 15.9.1872, *Marfernes* (MA); Vic, 600 m, 4.1874, *Trémolos* (Z). — BURGOS: Ameyugo, 8.9.1906, *Elias* (G, MPU, Z); *ibid.* 13.9.1907, *Elias* (Z); *ibid.* 9.1909, *Elias* (Z); Aranda de Duero, cerca Parador Nac. Turismo, 11.10.1966, *Montserrat* (JACA); Buggedo, 18.7.1905, *Elias* (G); La Parte de Bureba, 700 m, 12.9.1983, *Montserrat* (JACA); südlich Burgos, 8.1952, *Hamann* (B); Castille, 7./10.1905/06, *Sennen & Elias* (JE, MA, MPU); Encinillas, 18.10.1892, *Lange* (C); entre Incinillas y Soncillo, El Páramo, 870 m, 12.9.1983, *Montserrat* (JACA); Montagnes près Panacorbo, 4.11.1909, *Sennen* (MA); Panacorbo, 650 m, 9.8.1972, *Montserrat & Villar* (JACA); Soncillo, 930 m, 15.8.1970, *Charpin* (G); Santibáñez del Val, entre Barriosus y Tajada, 1100 m, 25.7.1979, *Pons-Sorolla & Susanna* (G). — CACERES: Gata, 6., *Batneros* (MAF). — CANTABRIA: Puerto de Carrales, an der Strasse nach Quintanilla, 22.8.1987, *Grau* (M). — CUENCA: Cerros de El Tobar, 8.1934, *Caballero* (MA); Cumbres de El Tobar, 16.9.1947, *Caballero* (MA); Huelamo de la Serranía de Cuenca, 1.10.1967, *Carbonell & Rivas Goday* (MAF); Las Torcas de los Palancares, 1200 m, 13.9.1976, *Guardia* (G, M, MA); Les Torres, 18.7.1974, *Lopez* (MAF); Solan de Cabras, 13.9.1947, *Caballero* (B, MA); Solan de Cabras, 3.9.1941, *Caballero* (MA); Villarejo, 8.1901, *Joaquin* (MAF). — GRANADA: Sierra de Baza, Los Blanquizaes, Ceno Cubana, 1600 m, 24.7.1978, *Charpin, Casas & Garmondia* (G); Gorafe, 820 m, 25.9.1971, *Fernández Casas* (BR, G, GOET, M, SEV); in montibus calcar. Regn. Granat., 3000–7000 m, 8.1837, *Boissier* (BR, G, GOET, Z); nahe der Strasse von Granada zum Pico de Veleta, wenig unterhalb des Barranco de las Viboras, 1600 m, 20.8.1980, *Lewejohann* (GOET); an der Strasse Granada-Solynieve, NW Cañadillas, 1800 m, 25.7.1988, *Vitek* (WU); Sierra de Guadix, 17.8.1946, *Jerónimo* (G); Sierra del Moro, colina de la Alhambra, 850 m, 26.3.1987, *Losa Quintana* (G); Sierra Nevada, Dornajo/Cerro Trevenque, 1900 m, 11.7.1979, *Ern* (B); *ibid.*, El Domajo, 1550 m, 6.6.1985, *Marin & Lopez* (M); *ibid.*, 1800 m, 20.7.1974, *Charpin & Casas* (G); *ibid.* 23.8.1974, *Merxmüller & Lippert* (M); *ibid.* 1900 m, 22.8.1969, *B. & W. Lippert* (M); *ibid.*, 13.9.1877, *Leresche* (BCF); *ibid.*, 10.7.1873, *Winkler* (BR, JE); *ibid.*, 1800 m, 1.7.1926, *Jahandicz* (MPU, Z); *ibid.*, 7.1853, *Alioth* (G); Tesoro, 17–2300 m, 19–30.7.1879, *Huter* (BR); *ibid.*, au-dessus de San-Geronimo, 15.7.1851, *Bourgeau* (JE); *ibid.*, Monachil, 2050 m, 30.9.1975, *Fernández Casas* (SEV); zw. El Darro y Forgu, Monte Sacro, *Clemente* (MA); Puerto de la Mora, 31.8.1977, *Silvestre* (SEV). — GUADALAJARA: Argecilla, 1000 m, 27.8.1977, *Segura Zubizarreta* (M); bei El Pedregal zw. Monreal del Campo und Molina de Aragon, 1400 m, 5.8.1962, *Merxmüller & Wiedmann* (M); Hita, 9.1969, *Ron* (MA); Renera, 28.9.1969, *Rivas Goday* (MAF); Torrebeña-Puebla de Beña, Pasado el río Sorbe, 800–900 m, 27.9.1986, *Montserrat & al.* (JACA); bei El Pedregal zwischen Monreal del Campo und Molina de Aragon, 1400 m, 5.8.1962, *Merxmüller & Wiedmann* (M). — HUESCA: Atarés (Jaca), 760 m, 17.9.1969, *Montserrat* (JACA, M); Barranco de Aras bei Biescas, 860 m, 9.8.1987, *Wagenitz* (GOET); *ibid.*, 850 m, 5.9.1969, *Montserrat* (JACA); Biescas, 860 m, 14.8.1968, *Montserrat* (BR, G, LISE, M, MAF); *ibid.*, 1.7.1953, *Lawalrée* (BR); Bernués, Bco Sobre casa Válpregona, ca. 1000 m, 19.9.1969, *Montserrat* (JACA); Jarlata, Jacetania, 890 m, 28.8.1977, *Montserrat* (JACA); Lasasosa, 860 m, 12.9.1974, *Montserrat* (JACA); entre Nocito et Gesera, 900 m, 27.7.1908, *Soulié* (MPU); Sta. Drosia, entre Yebrá y Sobas, 1200 m, 21.8.1977, *Montserrat* (JACA). — JAÉN: Cazorla, Ermita de la Virgen de la Cabeza, 11.9.1982, *Hernandez* (B). — LEÓN: Los Barrios de Luna, laderas del Pantano, 1100 m, 3.8.1968, *Galiano & al.* (SEV); Mirantes de Luna, 9.10.1970, *Sevillano & Andres* (MAF); Puente Origo südl. des Puerto



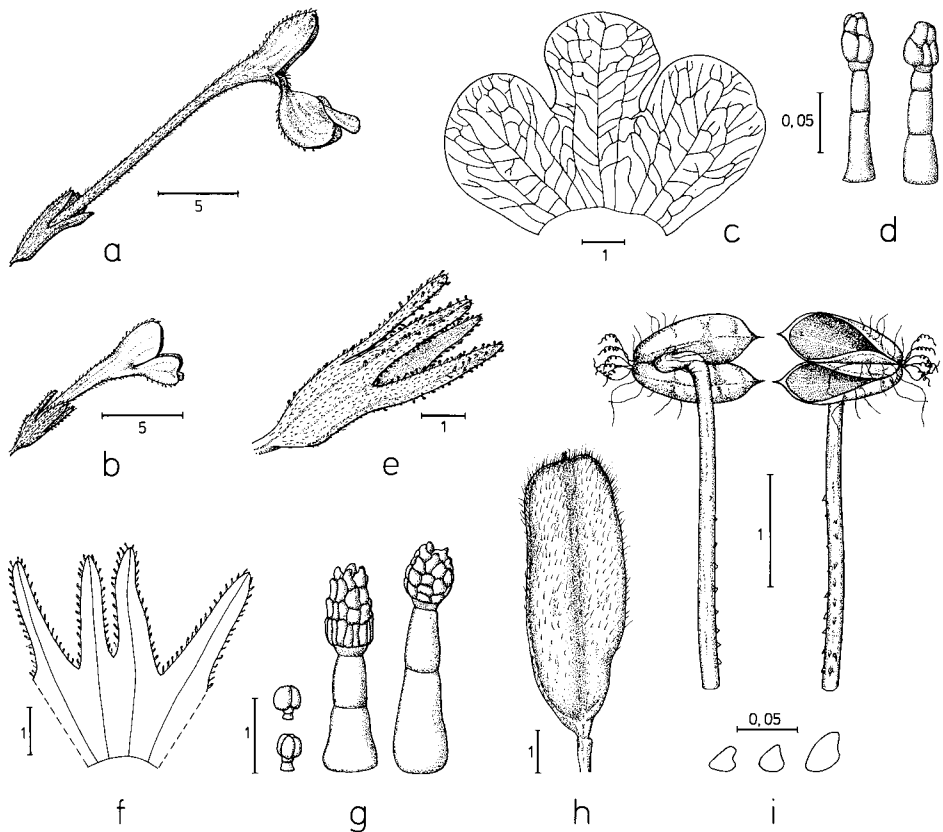


Abb. 13. *Macrosyringion* – a-b: Blüten von *M. longiflorum* (a) und *M. glutinosum* (b), c: Unterlippe mit Drüsenhärchen (d) von *M. longiflorum*, e: Kelch von *M. longiflorum*, f: Kelch von *M. glutinosum* mit Kurzdrüsen und Stieldrüsen (g); h: Kapsel und i: Staubblatt mit Papillen von *M. longiflorum*.

Ventana, 2.8.1966, *Merxmüller & Grau* (M); entre Pte. Orugo y Rabanal, à 5 km de S. Emilia-no, 1170–1220 m, 15.6.1975, *Montserrat* (JACA); Rabanal, 1150 m, 9.8.1935, *Rothmaler* (JE); Riano, 1010 m, 26.7.1952, *Lora & P.* (BCF). — LLEIDA: Arbeca, 24.8.1973, *Abel Boldo* (MAF); entre Bellver et le Martinet, 1000 m, 23.8.1910, *Soulié* (MPU); Conca da Tremp, entre Bastur et Suterranaya, 700 m, 10.7.1908, *Soulié* (MPU); entre Esterri et Ribera de Cardos, 800 m, 25.8.1912, *Soulié* (MPU); Montfaléo, 550 m, 20.8.1910, *Font Quer* (MA); Pallars Sobira, vallée de la Noguera Palbarea, entre Llavorsi et Escalo, 12.9.1981, *Bou & Manobens* (BR, G, M). — LOGRANO: Arnedillo, Las Yeseras, 650 m, 18.9.1977, *Segura Zubizarreta* (M); Lagunilla, 700 m, 4.9.1935, *Camara* (BCF, G). — MADRID: Chinchón, Yesos, 2.11.1979, *Silvestre & Talavera* (G); dehesa de Arganda, 10.1924, *Aterido* (MA); *ibid.*, 16.10.1932, *Pau* (MAF); *ibid.*, 2.10.1975, *Borja Carbondel* (MAF); Aranjuez, 9.1841, *Reuter* (GOET); *ibid.*, 12.10.1934, *Pau* (MAF); *ibid.*, 18.10.1971, *Rivas-Martínez* (B, BR, G, M, MAF); Morata de Zajuna, 8.1919, *Vicioso* (JE, MA); Rivas de Jarama, 11.9.1918, *Vicioso* (MA); S. Martin de la Vega, *Entando* (MA); Valdemoro, 8.1912, *Beltran & Vicioso* (MA); *ibid.*, 25.9.1951, *Rivas Goday & Monasterio* (BCF, MAF); Cerros de Vaciamadrid, 10.1963, *Borja* (MA); entre Villaconejos et Chinchon, 11.9.1980, *Charpin* (G); prope Villar del Olmo, 800 m, 22.9.1976, *Castroviejo & Barra* (G, LISE, M, MA); Villaverde, 6.10.1918, *Vicioso* (MA); Rivas de Tarama, *Clemente* (MA). —

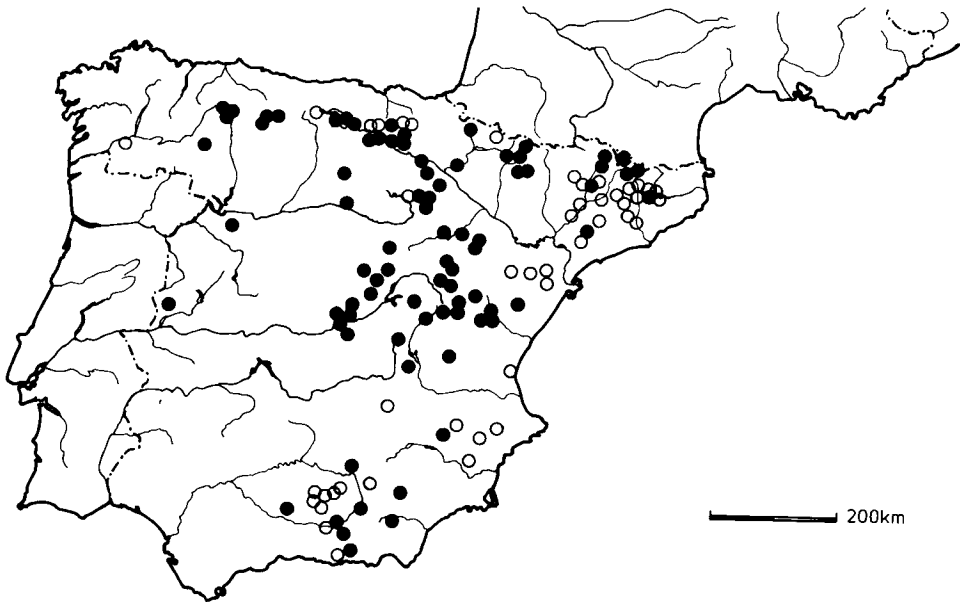


Abb. 14. Verbreitung von *Macrosyringion longiflorum* nach Herbarbelegen (Punkte) und Literaturangaben (Kreise).

NAVARRA: Aoiz, vallée del rio Iraty, 550 m, 3.9.1971, *Vivant* (BR, G, M, MAF, STR); Caparroso, 7.1889, *Weber* (M); Capparoksa, 700 m, 7.1883, *Trémols* (GOET). — LA RIOJA: Cervera del Rio Alhama, 700 m, 21.9.1974, *Segura Zubizarreta* (M); Lagunilla, 700 m, 4.9.1935, *Camara* (MA, MAF). — SORIA: Arnedillo, Las Yeseras, 650 m, 18.9.1977, *Segura Zubizarreta* (M); “Fuente la Teja”, 1100 m, 20.8.1972, *Segura Zubizarreta* (M); Pto. del Maders, 1144 m, 21.8.1972, *Montserrat & Villar* (JACA); Renieblas-Torretartajo, 1060 m, 19.9.1973, *Segura Zubizarreta* (BR, M); San Felices, 880 m, 24.8.1972, *Montserrat & Villar* (JACA); Villar del Campo, vertiente sur de la Sierra del Madero, 1260 m, 19.9.1980, *Granzow & Zaballos* (G). — TERUEL: Albarracin, *Zapater* (MA); Camarena, à “Mansana”, 900 m, 8.1892, *Reverchon* (B, G, GOET, JE, NICE); La Puebla de Valverde, 30.9.1984, *Villar* (JACA); Mosquervela, 10.1964, *Vorja & Rivas-Martinez* (MAF); Noguera, 1400 m, 8.1895, *Reverchon* (G, STR); Sierra de Gudar, 8.1960, *Borja* (MA, MAF); Sierra Palomera, 7.1792, *Cavanilles*, (MA); Tramacastillo, 1400 m, 8.1894, *Reverchon* (B, G, JE, M, Z). — TOLEDO: Corrales del Vino, 9.9.1975, *Fernandez Diez* (MA); El Salobral, entre Aranjuez j Toledo, 15.9.1988, *A. Galán* (G). — ZAMORA: Corrales del Vino, 9.9.1975, *Casaseca & Diez* (MA); La Guardia “Barrancohondo”, 650 m, 17.10.82, *Laorga* (MAF). — ZARAGOZA: El Cabezuelo Las Cuerlos de Gallocanta, 1000 m, 9.7.1981, *Gomez* (JACA); Calatayud, 5.9.1909, *Vicioso* (MA, JE, Z); *ibid.*, Huermeda, 600 m, 28.9.1986, *Segura Zubizarreta* (M); Gallocanta, Ermita del Buen Acuerdo, 1020 m, 5.8.1981, *Gomez* (JACA); Puerto Huerva, 1 km Cajada – Mainar, 920 m, 7.10.1978, *Montserrat* (JACA); Tosos, embalse de Las Torcas, 700 m, 30.9.1979, *Villar* (JACA).

**9.2. *Macrosyringion glutinosum* (Bieb.) Rothm.** in Mitth. Thüring. Bot. Vereins, ser. 2. 50: 228. 1943. – Abb. 12b, 13b, f.

≡ *Euphrasia glutinosa* M. Bieb., Fl. Taur.-Cauc. 2: 70. 1808 ≡ *Odontites glutinosus* (M. Bieb.) Benth. in Candolle, Prodr. 10: 549. 1846. – Typus (n. v.): [Türkei], “in Tauriae fumino monte Tfchaturdag”.

= *Odontites pilatianus* Ronniger & Rohlena in Mitth. Thüring. Bot. Vereins, ser. 2, 51: 353. 1944 ≡ *Odontites glutinosus* f. *pilatinus* (Ronniger & Rohlena) E. Mayer in Glasn. Republ. Zavoda Zaštita Prir. Prirodnjačke Zbirke Titogradu 4: 10. 1972.

= *Odontites ixodes* Boiss., Diagn. Pl. Orient. 7: 55. 1846.

*Annuelles*, 10–30(50) cm hohes, aufrecht wachsendes, unverzweigtes oder wenig verzweigtes Kraut. *Stengel* unten bis 2 mm dick, fast wollig behaart sowie mit zahlreichen Drüsenhaaren (einfache weiße Haare bis 0,4 mm, Stieldrüsen bis 0,3 mm lang). *Unterbau* mit 7–25 Knoten, davon meist 2–7 mit steil aufwärts gerichteten, bis 5 cm langen Seitentrieben (Abstehwinkel 25–50°). *Stengelblätter* 15–35 × 1–2 mm, lineal, 13–22× so lang wie breit, ganzrandig, gekielt, beidseitig kurzhaarig sowie stark drüsig (einfache Haare bis 0,2 mm, Stieldrüsen bis 0,3 mm lang), frühzeitig abfallend. *Blütenstände* frondo-brakteos, armlütig, mit 1–6 *Blüten* (Hauptfloreszenz mit bis 20 Blüten), 2–5 cm lang (Fruchtstände bis 11 cm). *Hemmzone* 0–12 Knoten umfassend. *Brakteen* schmal ei-lanzettlich, ganzrandig, etwas gekielt, beidseitig kurz- und drüsenhaarig, viel länger als der gestielte Kelch (1,5–2,5× so lang wie dieser), die unteren 10–20 (30) × 1–3,3(4) mm (L:B = 3–12). *Aufblühfolge* akropetal. *Blüten* 9–16 mm lang, autogam. *Kelch* zu Beginn der Anthese 5–8 mm lang (Fruchtkelch bis 11 mm), bis auf mindestens die Hälfte geteilt (Kelchröhre 30–50% der Kelchlänge), dicht kurzhaarig (Haare bis 0,2 mm lang), sowie mit zahlreichen, bis 0,25 mm langen Stieldrüsen (Köpfchen fast kugelig bis kurz-kegelförmig, 0,9–1,2× so lang wie breit, aus maximal 40 Zellen bestehend, die obersten Zellen papillenförmig ausgestülpt); *Kelchzipfel* lineal-lanzettlich, alle vier etwa gleich lang (L:B der oberen Zipfel: 2,3–2,9; L:B der unteren Zipfel: 2,7–4). *Krone* hellgelb oder ginstergelb, einfach und drüsig behaart; *Tubus* 8–13 mm lang (= 70–90% der Kronen-Länge), 1,5–2,5× so lang wie der *Kelch*, dicht kurzhaarig und drüsenhaarig (einfache Härchen ca. 0,15 mm, Drüsenhärchen ca. 0,1 mm lang); *Helm* 2,6–4 mm lang, deutlich kürzer als die Unterlippe (etwa drei Viertel der Unterlippen-Länge), auf dem Kiel stark drüsig behaart; *Unterlippe* 3,7–5,5 mm lang, bis auf fast die Hälfte in drei Zipfeln gespalten (Mittelzipfel = 46–49% der Unterlippen-Länge), außen regelmäßig drüsig behaart; Mittelzipfel spatelförmig, vorne abgerundet oder undeutlich ausgerandet, 0,9–1,1× so lang wie breit, wenig länger als die rundlichen bis fast quadratischen Seitenzipfel (diese 0,7–1,1× so lang wie breit). *Staubblätter* in der Oberlippe eingeschlossen (Antheren oft halb herausragend), die oberen 2–3 mm, die unteren 4,3–5 mm lang; *Filamente* in der unteren Hälfte papillös; *Antheren* gelb bis gelbbraun, 1,1–1,4 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; Theken auf der ganzen Länge aufreißend, unten in eine bis 0,2 mm lange Stachelspitze verschmälert, weißbärtig behaart (Haare bis ca. 0,7 mm lang). *Pollenkörner* ± 36,7 × 38,2 µm. *Fruchtknoten* mit 17–28 Samenanlagen (Fächer 8–14-samig); *Griffel* bis 12 mm lang, Narbenäste ca. 0,2 mm lang; *Kapsel* schmal-ellipsoidisch, im Umriß fast rechteckig, nicht oder nur undeutlich ausgerandet, 4,8–9 × 2–4 mm (L:B = 1,8–2,6); *Samen* 1,4–1,8 × 0,6–0,9 mm (L:B = 1,7–2,3). *Chromosomenzahl*: 2n = 24.

Verbreitung (Abb. 15): Weitverbreitet, aber zerstreut in den höheren Gebirgen des Balkans und Anatoliens bis ostwärts zum Kaukasus. Südlicher Balkan: Serbien, Montenegro, Makedonien, Albanien, W- und S-Bulgarien, Griechenland (auf dem Festland nur Peloponnes: Taígetos, Chélmós, Raus 1990; Kreta: ein Fundort im Lefká Óri-Gebirge, Bergmeier & Matthäs 1995); Krim, Türkei, Armenien, N-Syrien.

Standort: 1000–2500 m. Felsige Hänge, steinige Weiden, Schotter an Flußufern, Schutthalden.

#### Ausgewählte Belege

ALBANIEN: Dardha, 6000', 15.8.1938, *Ian Hepburn* (K); Korçë, mountains above Dardhë, 5500–5800', 25.8.1935, *Alston & Sandwith* (K).

BULGARIEN: M. Golo Bardo, prope Ostrica, 1100 m, 6.9.1954, *Kocev & Vihodcevsky* (B, L, MA, W); M. Golo Bardo, Vetruska, 2.9.1967, *Vihodcevsky* (GOET); M. Rhodope, distr. Devin, in saxosis marmoreis supra pagum Trigrad ad ca 1650 m, 31.7.1940, *Jordanov* (L).

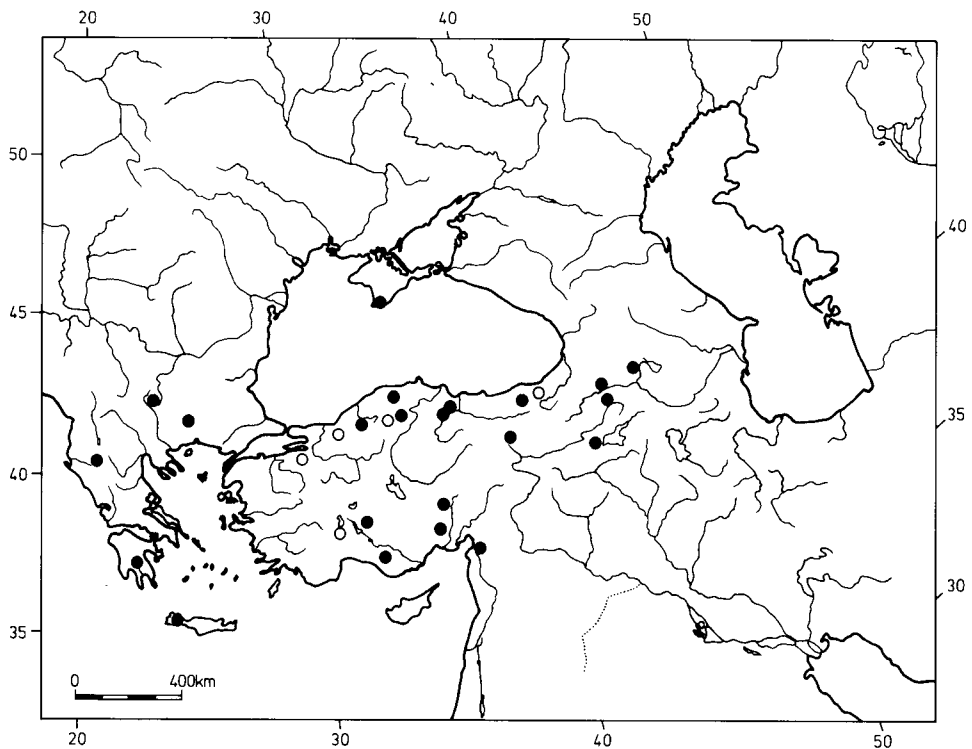


Abb. 15. Verbreitung von *Macrosyringion glutinosum* nach Herbarbelegen (Punkte) und Literaturangaben (Kreise).

GRIECHENLAND: KRETA: Hania, Lefká Óri c. 20 km N of Anópoli, valley WNW of Kakóvoli and N of Fourni valley, c. 1850 m, 4.8.1994, *Bergmeier & Matthäs* (B).

SERBIEN: S. loc., *Pancic* (W).

TÜRKEI: AMASYA: Akdag, above Egribük village Sivrikaya, 1600 m, 14.8.1977, *Alpinar* (ISTE); mte. Sana-dagh, 14–1600 m, 1.8.1889, *Bornmüller* (B, BR, G, ISTE, W). — BILECIK: Auf dem südl. Abhänge des Monte Olymp, 9.1873, *Pichler* (G, JE, W). — BITLIS: Nemrut mt. in crater, 2250 m, 21.9.1974, *Baytop* (ISTE). — GÜMÜSANE: Szandschak Gümüşkhane, Tempede, in pascuis, 9.8.1894, *Sintenis* (G, W). — HATAY: Monts Amanus, Kusliji Dagh, 5000–6500', 8.1908, *coll. ignot.* (K, W). — ISPARTA: Davros Dagh, Pisidian, 7000', 8.1845, *Heldreich* (GOET, W); Dedegöl, 2500 m, 3.8.1949, *Davis* (K); région alpine du Mt. Stavros Davros-Dagh, 6–7000', 10.8.1849, *Boissier* (G). — KASTAMONU: Road Kastamonu-Tosya, 1600 m, 13.8.1960, *Khan, Prance & Ratcliffe* (M); Wilajet Kastambuli, 29.7.1892, *Sintenis* (B, M); *ibid.*, Kure-Nahas, 28.8.1892, *Sintenis* (B, BR, G, JE, W). — KAYSERI: Sommet de l'Ali-Dagh, 1700 m, (à 7 km au SE de Céserée), 18.8.1856, *Balansa* (G, GOET, JE, MPU, W); Erdschias-dagh (= Erciyas Dagi), auf den Schutthalden des Kartyn-dagh, 2300 m, 7.1902, *Zederbauer* (W). — KONYA: Ala-Dag, Amlı Boasi *Abies cilic.* W, 2050 m, 31.8.1938, *Ellenberg* (B). — RIZE: Vallée de Djemil, vers 2000 m, 19.8.1866, *Balansa* (G, GOET, JE, W). — SIVAS: In regione alpina montis Ak-Dagh, in jugo "Karababa, 2300 m, 1.8.1889, *Bornmüller* (B, M); *ibid.*, regione superiore, 18–2000 m, 2.–3.8.1889, *Bornmüller* (JE). — TUNCELI: Munzur mt., around Turbanuz, 2700 m, 14.8.1972, *Baytop* (ISTE).

UKRAINE: Krim, in declivibus schistosis pascuis montanis prope Aj-Petri et Babugan, 5.9.1901, *Golde* (B, L, M, W); in pratis alpinis montis Ai-Petri, 15.8.1910, *Schizajewsky* (M, W).

**10. *Odontitella*** Rothm. in Mitth. Thüring. Bot. Vereins, ser. 2, 50: 226. 1943.

Typus und einzige Art: *Odontitella virgata* (Link) Rothm.

*Annuell*; Epikotyl extrem verkürzt; *Stengel* starrborstig behaart, ohne Stieldrüsen; *Aufblühfolge* akroptea; *Blüten* autogam; *Kelch* ohne Stieldrüsen; *Krone* gelb, sich am Ende der Anthese orange und braunrot verfärbend; Kronsaum deutlich in Helm und Unterlippe differenziert, nur an der Spitze in drei kleine Zipfelchen geteilt (Mittelzipfel : Unterlippe = 13 %); Unterlippe mit Wülsten (Gibbae); *Filamente* papillös; Theken bärtig behaart, am stumpfen Ende mit Spiralhaaren, am unteren Ende in eine lange Stachelspitze auslaufend; *Fruchtknoten* mit 20–30 Samenanlagen; Narbe zweilappig, mit walzlichen Papillen; *Pollenkörner*  $29 \times 32 \mu\text{m}$ , mit kreisförmigem Äquatorialumriß; *Exine* überall gleich dick, mit feiner retipilater Skulpturierung.

**10.1. *Odontitella virgata*** (Link) Rothm. in Mitth. Thüring. Bot. Vereins, ser. 2, 50: 227. 1943. – Abb. 16

≡ *Euphrasia virgata* Link in Neues J. Bot. 1(3): 138. Jan (siehe Stafleu & Cowan 1985: 319) 1806 ≡ *Odontites virgatus* (Link) Samp., Herb. Port.: 114. 1913, nom. illeg. [non *O. virgatus* Lange (1870)]. – Beschrieben von Portugal bei Broterus, Fl. Lusit. 1: 185. 1804 sub *Euphrasia linifolia* L., kein Originalmaterial gesehen.

= *Euphrasia tenuifolia* Pers., Syn. Pl. 2(1): 150. Nov (siehe Stafleu & Cowan 1983: 183) 1806 ≡ *Lasiopera tenuifolia* (Pers.) Hoffmanns. & Link, Fl. Port. 1: 303. 1813 ≡ *Odontites tenuifolius* (Pers.) G. Don, Gen. Syst. 4: 611. 1837. – “Hab. in Lusitaniae dumetis glareosis”.

= *Odontites aragonensis* Willk. in Rev. Bot. Bull. Mens. 13: 359. 1895 ≡ *Odontites tenuifolius* var. *aragonensis* (Willk.) Pau in Boll. Soc. Aragonesa Ci. Nat. 6: 29. 1907.

= *Odontites albarracinensis* Pau, Not. Bót. Fl. Españ. 6: 85. 1895 ≡ *Odontitella virgata* subsp. *albarracinensis* (Pau) Laínz in Collect. Bot. 7: 587. 1968 ≡ *Odontites tenuifolius* subsp. *albarracinensis* (Pau) Laínz in Candollea 28: 187. 1973.

= *Odontites tenuifolius* var. *australis* Benth. in Candolle, Prodr. 10: 550. 1846.

Anmerkung: Wie bereits von Rothmaler (1943) korrekt angegeben – wenn auch nur mit der Referenz “Link (1806)”, ist das älteste verfügbare, jedoch weitgehend übersehene und auch im “Index kewensis” nicht (bzw. inkorrekt mit der Autorschaft “Link ex Steud. 1840”) angeführte Basionym für diese Art das von Link in seiner Rezension der “Flora lusitanica” (Broterus 1804) – mit Verweis auf die dort unter dem Linnéschen Namen *Euphrasia linifolia* gegebene Beschreibung – publizierte Binom *Euphrasia virgata*.

*Annuelles*, 15–45(60) cm hohes, aufrecht wachsendes verzweigtes Kraut. *Stengel* unten bis 4 mm dick, wie die Seitenäste dicht anliegend-borstig behaart (Haare weiß, vorwärtsgerichtet, 0,1–0,5 mm lang, an der Basis bis 0,06 mm breit). *Unterbau* mit 8–18 Knoten, davon 3–13 mit schräg aufwärts gerichteten, bis 35 cm langen Seitentrieben (Abstehwinkel 25–40°), einfach verzweigt (bei kleinen Pflanzen unverzweigt). *Stengelblätter* 10–20 × 0,9–1,6 mm, lineal, 9–22× so lang wie breit, ganzrandig oder mit 1–2 kleinen Zähnen, gekielt, oder obere immer ganzrandig, lineal, dicht weißborstig behaart (Borsten anliegend oder schräg abstehend, bis 0,5 mm lang), frühzeitig abfallend (blühende Pflanzen ohne Stengelblätter). *Blütenstände* frondo-brakteos, kurz und dichtblütig, mit 4–10 *Blüten* (Hauptfloreszenz mit bis zu 16 Blüten), 1–2 cm lang (Fruchtstände bis 4,5 cm lang. *Hemmmzone* 3–12(17) Knoten umfassend. *Brakteen* lineal-lanzettlich, mit schmal-ovaler Basis, ganzrandig, verdickt und etwas gekielt, beidseitig dicht borstenhaarig und deshalb graugrün bis weißgrün, meist kürzer als der gestielte Kelch (die unteren manchmal auch gleich lang oder etwas länger, 0,6–1,1 mal so lang), die unteren *Brakteen* 7–11 × 1–1,4 mm (L:B = 6,5–8,5). *Aufblühfolge* akropetal. *Blüten* 8–14 mm lang, autogam. *Kelch* zu Beginn der Anthese 5,5–9 mm lang (Fruchtkelch bis 12 mm), auf zwei Drittel bis fast die Hälfte geteilt (Kelchröhre 50–70% der Kelchlänge), dicht anliegend-borstig behaart und deshalb weißgrau; *Kelchzipfel* dreieckig, die oberen deutlich größer wie die unteren (L:B der oberen Zipfel: 1,8–2,8; L:B der unteren Zipfel: 2,2–3,5). *Krone* zuerst hellgelb, dann dunkelgelb bis gelborange

(goldgelb), und am Ende der Anthese sich braunrot verfärbend, vor allem im unteren Teil einfach behaart sowie mit kurzen Drüsenhärchen. Tubus 4,5–7 mm lang, etwa halb so lang wie die Krone, kürzer als der Kelch, außen und innen reichlich mit 0,04–0,08 mm langen, rückwärts gerichteten Härchen; *Helm* 4,5–6 mm lang, kürzer als die Unterlippe, außen kahl, innen unterhalb der Spitze mit Haarbüscheln; *Unterlippe* 4,5–5,5 mm lang, bis auf etwa 5/6 ihrer Länge 3-zipfelig (Mittelzipfel nur 12–15% der Unterlippen-Länge) außen und innen im unteren Drittel entlang der mittleren Nerven kurzborstig (Borsten rückwärtsgerichtet), im oberen Teil zerstreut kurzhaarig (Haare vorwärtsgerichtet), innen außerdem unterhalb der Zipfel mit zahlreichen, ca. 0,05 mm langen Kurzdrüsen und mit stark behaarten Unterlippenwülsten (Gibbae) (Haare 0,1–0,2 mm lang); Mittelzipfel fast quadratisch, leicht ausgerandet, 0,7–1,2 × so lang breit, kaum länger als die fast halbkreisförmigen, an der Spitze leicht ausgerandeten Seitenzipfel (diese breiter als lang, 0,5–0,8 mal so lang wie breit. *Staubblätter* in der Oberlippe eingeschlossen, die oberen 2,8–3,2 mm, die unteren 3,9–4,5 mm lang; *Filamente* auf der ganzen Länge ventral papillös; *Antheren* gelblich, 1,5–1,7 mm lang, um 70–85° gedreht, mit der Filamentachse einen spitzen bis fast rechten Winkel bildend; Theken auf der ganzen Länge aufreißend, unten in eine bis 0,3 mm lange Stachelspitze verschmälert, dorsal kahl, ventral lang weißbärtig behaart (Haare bis 0,6 mm lang, am oberen, stumpfen Theken-Ende gekräuselt und fast schraubig gedreht, im unteren, zugespitzten Teil fast gerade absteht). *Pollenkörner* ± 28,8–31,8 µm. *Fruchtknoten* mit 20–30 Samenanlagen (Fächer 8–15-samig); *Griffel* bis 8 mm lang, auf der ganzen Länge bis 0,1 mm lang behaart, Narbenäste kurz, etwa 0,1 mm lang. *Kapsel* schmal-ellipsoidisch, im Umriß fast rechteckig, nicht ausgerandet, 5,5–7,5 × 2,3–2,7 mm (L:B = 2,3–3), im oberen Viertel bis 0,6 mm behaart (an den Fruchtblatträndern bis etwa zur Mitte hinunter behaart), kürzer als der Kelch. *Samen* 1,2–1,7 × 0,6–0,8 mm (L:B = 1,5–2,5). *Chromosomenzahl*: 2n = 26.

Verbreitung (Abb. 17): Zentrum und Südwesten der Iberischen Halbinsel, fehlt im Norden (Galicien, Asturien, Pyrenäen) und im Osten (Katalonien, Valencia, Mancha, Murcia sowie im größten Teil Andalusiens, z. B. in der Sierra Nevada).

Standort: 10–1200 m; auf verschiedenen Substraten (Kalk, Silikat, Sand); lichte Küsten-Kiefernwälder auf Sand (*Pinus pinaster*, *P. pinea*, *P. halepensis*); sommertrockene Wiesen und Weiden, hier oft in großen Herden; Brachland.

#### Ausgewählte Belege

PORTUGAL: ALGARVE: Trockener Wald nördlich von Monchique, ca. 600 m, 17.8.1966, *Merxmüller & Grau* (M). — ALTO ALENTEJO: Serra da Sa. da Penha, 21.6.1944, *Fontes* (G, LISE). — ALTO DOURO: Macedo de Cavaleiros, 665 m, 29.6.1966, (LISE). — AVEIRO: Próximo da Torreira, entre S. Jacinto e a Torreira, 22.7.1961, *Paava, Matos & Marques* (SEV). — BEIRA ALTA: Castelo Mendo, 7.1884, *Cunha* (LISU). — BEIRA BAIXA: Arredores do Lourical, 7.1893, *Ferreira* (LISU). — Beira Litoral: Arredores de Coimbra, Cabeço de Lordemao, 10.1888, *Ferreira* (LISU); Coimbra, São Paulo, 9.1888, *Ferreira* (G); Leiria Vieira, 30 m, 22.8.1958, *Rainha* (G, L, LISE); Mira, prox. da vila, 7.8.1947, *Rainha* (L, LISE); Mont Sicò, 549 m, près Pombal, 7./8.1885, *Daveau* (LISU). — DOURO LITORAL: Douro, 8.1919, *Mario de Castro* (MA); Serra de Valongo, 8.1891, *Buchtien* (B, JE, M); *ibid.*, perto da villa, 8.1884, *Barbosa* (LISU); Porto, Serra de Vallongo, 8.1891, *Buchtien* (B, GOET, JE, L). — ESTREMADURA: Alcaria, Porto de Moz, 7.1887, *da Cunha* (LISU); entre Alcoentre & Aveiras de Cima, ca. 100 m, 27.9.1961, *da Silva* (LISE, MA); Almada, Pinhal do Alazarra, 27.7.1944, *Rainha* (LISE); Barreiro de Coina, 23.7.1958, *Rainha* (LISE); prope Coina et As Vendas, 7.1839/40 (G, GOET); Corroios, 10.7.1967, *Martius* (LISE); Estoril (pinhares), 8.1880, *Pereira Coutinho* (LISU); environs de Lisbonne, Alazarra, 8./9.1877, *Daveau* (LISU); Lisboa, pr. Traffaria, 10.6.1936, *Rothmaler* (JE); Lisboa, prope S. João do Estoril, 65 m, 11.8.1956, *Teles & Silva* (BR, L, LISE); prope Olisiponem (Lisboa), 1840, *Welwitschii* (GOET, L); prox. Moita, 30.8.1946, *Fonteset & Rainha* (G, L, LISE); Halbinsel Sesimbra, Dünenwald nördl. der Lagoa de Albufeira, 13.8.1966, *Merxmüller & Grau* (M); Setubal, prope Coina, 10 m, 12.8.1938, *Rothmaler* (B, G, JE, LISE);

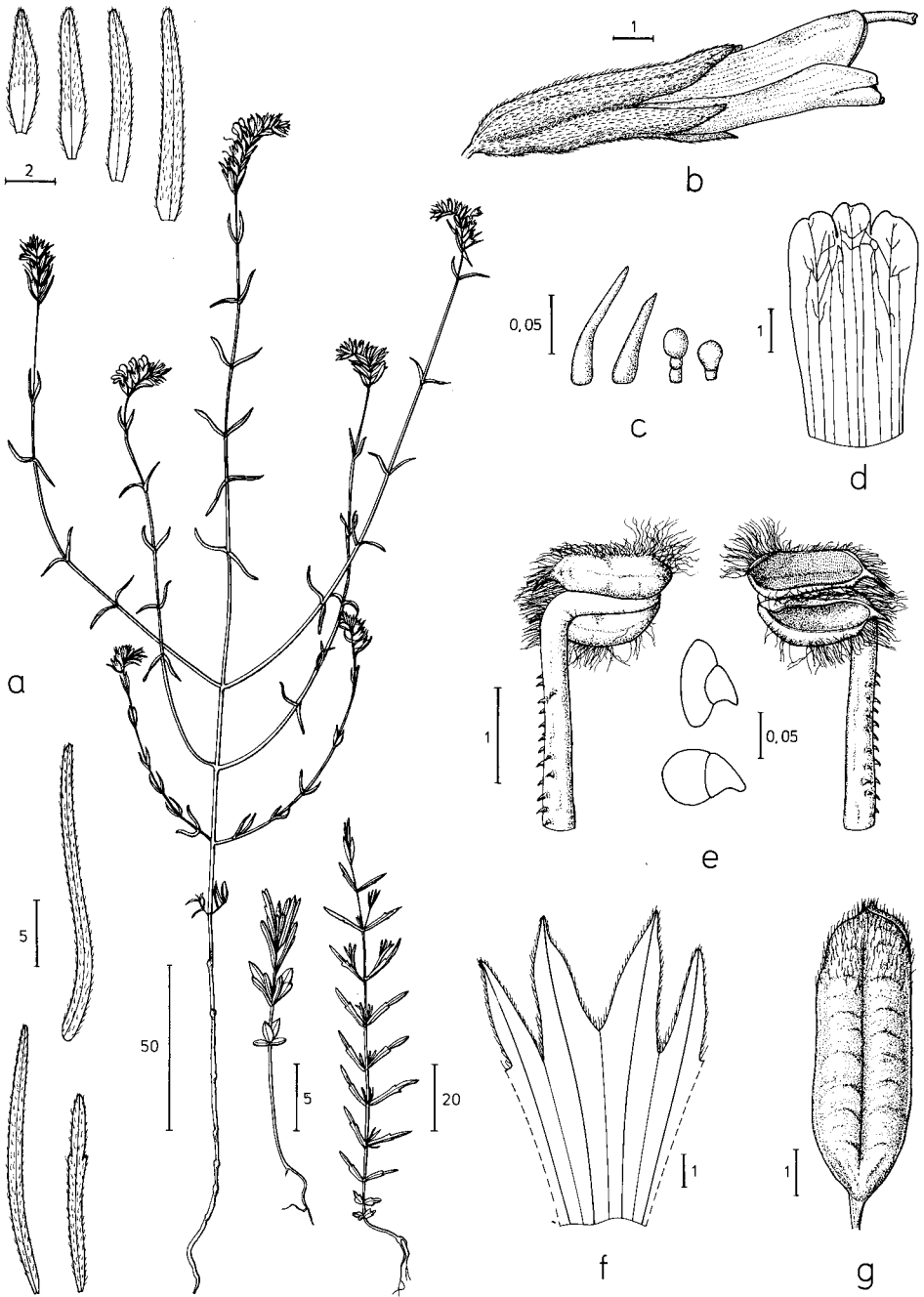


Abb. 16. *Odontitella virgata* – a: Habitus mit Jungpflanzen (Jungpflanze links mit keimblättrigen und gestauchtem Epikotyl), Stengelblättern und Brakteen, b: Blüte, c: einfache Härchen und Drüsenhärchen der Unterlippe (d), e: Staubblatt mit Papillen, f: Kelch, g: Kapsel.

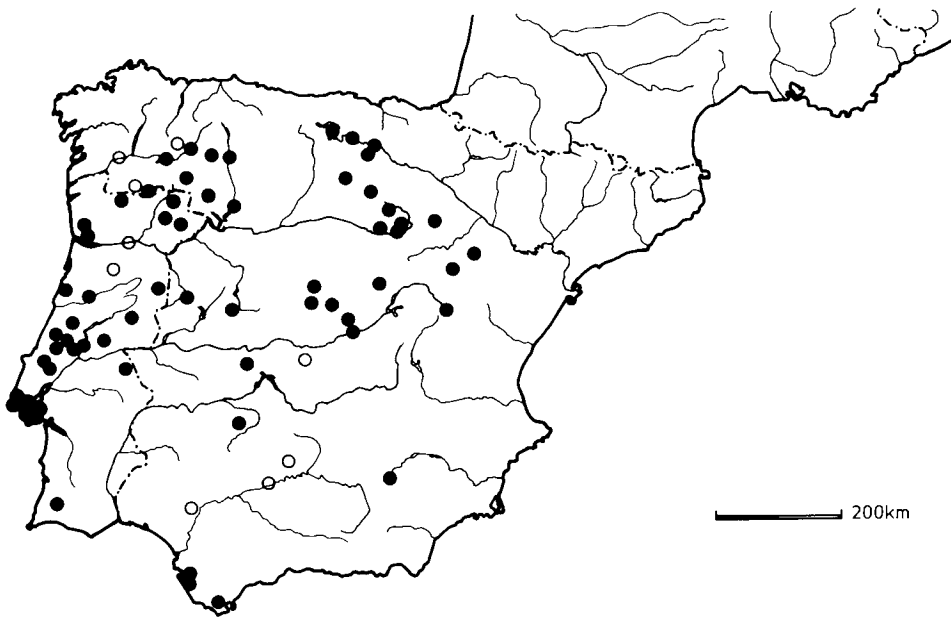


Abb. 17. *Odontitella virgata* – Verbreitung nach Herbarbelegen (Punkte) und Literaturangaben (Kreise).

Sintra, prox. do Algueirão, 16.7.1949, *Rainha* (LISE). — RIBATEJO: Tomar pr. Carregueiros, 18.8.1954, *P. & M. Silva* (LISE); Paialvo, vs. Curvaceiras, 26.7.1956, *P. & M. Silva* (LISE). — TRAS-OS-MONTES: Bragança prope Vinhaes, 600 m, 1.8.1938, *Rothmaler* (B, G, JE, LISE). SPANIEN: BADAJOZ: Almorchon, 27.9.1952, *Rivas Goday* (MAF). — BURGOS: Ameyugo, friches, 7.8.1907, *Elias* (G, JE, MA, MPU); ibid. 7.1908, *Elias*, (B, G, MA); ibid. 26.8.1909, *Elias* (JE, MA, MPU); in arvis prope “Ameyugo”, 7.1908, *Sennen* (JE); Bozoo, Recuenco, 800–900 m, 31.8.1983, *Uribe-Echebarria & Urrutia* (JACA); Bozoo, Villanueva Soportilla, 510 m, 24.9.1985, *Alejandre* (BERN); Cardenajimeno, 29.8.1914, *Font Quer* (MA); Encio, 610 m, 7.9.1985, *Alejandre* (BERN); Lantaròn, Fontecha, 490 m, 15.8.1985, *Alejandre* (BERN); Salas de los Infantes, 1130 m, *Bote, Ladero & Perez* (MAF); Santa Gadea, 27.7.1917, *Elias* (BCF); Santa Gadea del Cid, 500 m, 7.9.1985, *Alejandre* (BERN); Trespaderne, Santotis, 590 m, 15.8. & 3.9.1985, *Alejandre* (BERN); Valle de Tobalina, Plágaro, 600 m, 3.9.1985, *Alejandre* (BERN); ibid., Quintana-Maria, 580 m, 15.8.1985, *Alejandre* (BERN). — CACERES: Hoya de Navalgallo, Sierra de Altamira, 2.8.1967, *Ladero* (MAF). — CADIZ: Environs de Cadiz, 1879, *Fauconnet* (G); Chiclana, 25.7.1853, *Bourgeau* (G, GOET); ibid., Pinar de la Dehesilla, 7.1956, *Borja* (MA); Sierra de Palma, près Algeciras, 17.7.1887, *Reverchon* (BR, B, G, JE). — GUADALAJARA: Am Sträßchen von Brihuega zur Hauptstraße Guadalajara-Soria (N II), ca. 2,5 km vor der Einmündung, 880 m, 26.9.1985, *M. & R. Bolliger* (BERN). — LEÓN: Astorga, 5 km NW des Ortes an der Straße nach Ponferrada, 17.8.1962, *Merxmüller & Wiedmann* (M); ibid., 10 km E des Ortes an der Straße nach León, ca. 800 m, 25.7.–10.8.1967, *Wiedmann* (M); El Bierzo, in mte. “C. de Columbrianos” prope Ponferrada, 600 m, 27.6.1933, *Rothmaler* (BCF, JE, MA, MAF); Ponferrada, Südhang des Cerstro de Columbrianos, 600 m, 27.5.1933, *Rothmaler* (JE); La Vecilla, 27.8.1961, *Stockmans* (BR); Villafranca del Bierzo, 7.1852, *Lange* (C). — MADRID: Arganda, 8.1919, *Vicioso* (MA); ibid. 4.8.1927, del Villar (MAF); Chamartin de la Rosa, 8.1912, *Vicioso* (MA); ibid. 8.1913, *Beltran* (JE, MPU); ibid. 700 m, 20.7.1929, *Sennen & Jerónimo* (BCF, G, MA); in nemoribus Chinchòn, cerros de Butarrón, 7.1919, *Vicioso* (MA); Escorial, 8.7.1873 (MAF); ibid. 8.1912, *Vicioso* (MA); Gua-



darrama, Naeto (MAF). — ORENSE: El Barco, 19.8.1971, *Lainz* (JACA); Verin, *Merino* (MA). — SALAMANCA: Puerto de Béjar, 8.1914, *Cugolludo* (MA); Sierra Negra de Béjar, 21.8.1941, *Rivas Goday* (MAF); entre el Bodon y Robleda, riberos del rio Agueda, 13.7.1973, *Rivas Goday, Ladero & Valdés* (MAF). — SORIA: Zwischen Borobia und Noviercas, 1150 m, 2.8.1974, *Segura Zubizarreta* (BR, G, LISE, M, MAF); *ibid.*, ca. 4 km NW von Borobia und ca. 1,8 km N der "Laguna de Borobia", ca. 1000 m, 13.9.1984, *Bolliger* (BERN); Cabrejas del Pinar, 10.8.1935, *Vicioso* (MA); Matamala de Almazán, Pinares de nigral, 1000 m, 26.7.1985, *Sánchez & Alejandro* (BERN); Quintana Redonda, Monasterio, 1000 m, 9.10.1977, *Segura Zubizarreta* (JACA, M); Valdenarros, 850 m, 21.8.1978, *Segura Zubizarreta* (M). — TERUEL: Bronchales, 1700 m, 8.1894, *Reverchon* (B, G, GOET, JE, L, M, MA, MPU, NICE, Z). — ZAMORA: Cercanías del Lago de Sanabria, 25.8.1953, *Rodríguez* (MA); Lago de Sanabria, 7.1949, *Rodríguez* (MA); Estación de la Tabla, 26.8.1971, *Rivas Goday, Izcoy & Ladero* (MAF, VF); an der Straße 525 Zamora-Puebla de Sanabria bei km-Stein 349, 16.8.1974, *Merxmüller & Lippert* (M). — ZARAGOZA: Puerto Huerva, 1 km Gajada – Mainar, 920 m, 7.10.1978, *Montserrat* (JACA); Montes de Santed de Gallocanta, 1150 m, 6.8.1981, *Gomez & Montserrat* (JACA).

### 11. *Bartsiella* Bolliger, **gen. nov.**

Typus und einzige Art: *Bartsiella rameauana* (Emb.) Bolliger

Herbae annuae. Folia caulina lineali-lanceolata, integra, 7–14 × 1–1,8 mm (6–9-plo longiora quam latiora); bractee et calyces glandulis stipitatis copiosis usque ad 0,5 mm longis, capitulis glandularum 1,3–1,7-plo longioribus quam latioribus, ex cellulis 4–8(–16) constantibus. Flores 8,5–10 mm longi. Corolla purpurea; stamina filamentis papillatis, antherae longe barbatae. Capsula ellipsoidea vel obovoidea, 1,7–2,1-plo longior quam latior, seminibus 10–12, usque 1,8 × 0,6 mm.

*Annuell.* Stengel starrborstig behaart, mit Stieldrüsen; *Aufblühfolge* akropteval; *Blüten* autogam; *Brakteen* und *Kelch* reichdrüsig-klebrig behaart; *Stieldrüsen* bis 0,5 mm lang, mit ellipsoidischem Köpfcchen, dieses 1,3–1,7× so lang wie breit, aus 4–8, seltener bis 16 Zellen bestehend (= *rameauanus*-Typ, *Bartsia*-ähnlich!); *Krone* braunviolett, im mittleren Teil behaart; Kronsaum deutlich in Helm und Unterlippe differenziert; Helm leicht ausgerandet; *Unterlippe* bis etwa zur Hälfte in drei Zipfel geteilt (Mittelzipfel: Unterlippe = ± 0,5), mit Wülsten (Gibbae), innerseits mit vielen Köpfchendrüsen, *Mittelzipfel* deutlich ausgerandet; *Filamente* papillös; *Theken* stachelspitzig, unten weißbärtig behaart und am oberen stumpfen Ende mit Spiralhaaren; *Pollenkörner* 29 × 35,2 µm, mit kreisförmigem Äquatorialschnitt, Exine überall gleich dick, mit grober und oft unregelmäßiger retipilater Skulpturierung (*Bartsia*-Typ: VI); *Fruchtknoten* mit 10–12 Samenanlagen; *Narbe* kopfig; *Samen* bis 5,3 mm lang, sehr schmal geflügelt.

#### 11.1. *Bartsiella rameauana* (Emb.) Bolliger, **comb. nova** – Abb. 18.

≡ *Odontites rameauanus* Emb. in Mém. Soc. Sci. Nat. Maroc. 23: 41. 1932. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Marokko], Eboulis calcaires du Tizi-n-Tazit, 3600 m, 9.8.1931, *Emberger* (MPU!; Isolectotypi: P!, RAB).

= *Odontites pseudo-granatensis* Quézel in Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 44: 259. 1953. – Holotypus: Maroc, crêtes du Bou Naceur entre 3000 et 3300 m, 9.1953, *Quézel* (MPU!).

*Annuelles*, weißborstig behaartes, 5–15 cm hohes Pflänzchen; *Stengel* niederliegend-aufsteigend oder aufrecht, einfach oder wenig verzweigt, unten bis 0,9 mm dick, neben den weißen einfachen Haaren spärlich oder reichlich mit bis 0,5 mm langen Stieldrüsen besetzt; *Unterbau* mit 5–9 Knoten, davon 0–3 sparrig (fast rechtwinklig) abstehenden Seitenästen (Abstehwinkel 60–90°); *Stengelblätter* 7–14 × 1–1,8 mm, lanzettlich bis lineal, 6–9× so lang wie breit, ganzrandig, Ränder etwas nach unten gerollt, borstig behaart, die oberen zuweilen mit Stieldrüsen; *Blütenstände* frondos beblättert, undeutlich vom Unterbau abgesetzt, mit 12–16 Blüten, zur Blütezeit 2–4 cm, zur Fruchtzeit bis 5,5 cm lang; *Hemmzone* mit 1–5 Knoten; *Brakteen* laubblattartig,

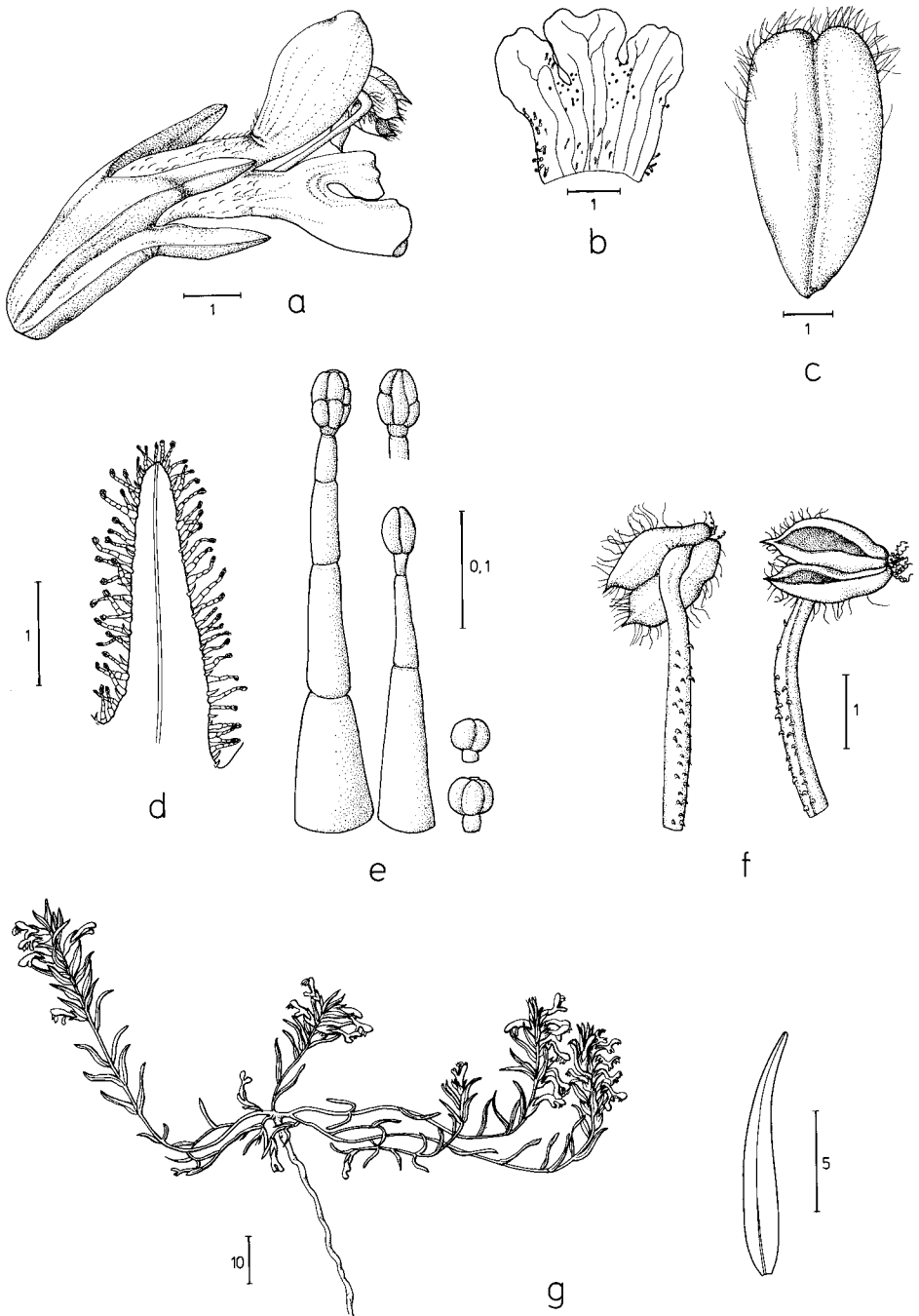


Abb. 18. *Bartsiella rameauana* – a: offene Blüte, b: Kron-Unterlippe, c: Kapsel (Kelch entfernt), d: Kelchzipfel mit Kurz- und Stieldrüsen (e), f: Staubblätter dorsal und ventral, g: Habitus mit Stengelblatt.

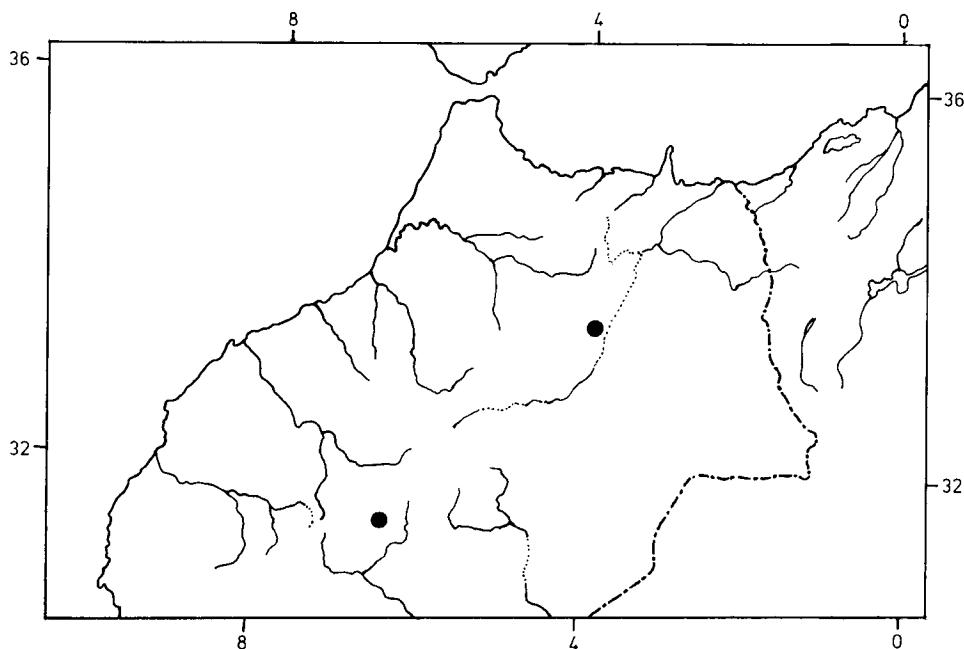


Abb. 19. *Bartsielliella rameauana* – Verbreitung nach Herbarbelegen.

ei-lanzettlich, ganzrandig, die unteren  $9\text{--}12 \times 1,7\text{--}2,2$  mm (L:B =  $4\text{--}5,5$ ), borstig behaart sowie mit zahlreichen bis 0,5 mm langen Stieldrüsen; *Aufblühfolge* akropetal; *Blüten* 8,5–10 mm lang, autogam; *Kelch* zu Beginn der Anthese 5,5–6,5 mm lang, bis auf etwa die Hälfte geteilt (Kelchröhre  $\pm 60\%$  der Kelchlänge); *Kelchzipfel* schmal-dreieckig (L:B der oberen Zipfel:  $\pm 2\text{--}2,2$ , L:B der unteren Zipfel: 2,5–2,8); *Krone* braunviolett, im mittleren Teil (Übergang Tubus-Saum) dicht behaart; *Tubus* 4,5–6 mm, etwas länger als die halbe Krone; *Helm* 2,8–3,8 mm, wenig länger als die Unterlippe; *Unterlippe* 2,5–3,2 mm, bis auf etwa die Hälfte in drei Zipfel gespalten (MiZi:UL =  $\pm 50\%$ ), um die Zipfelbuchten und am Rand mit vielen Köpfchen-drüsen; *Staubblätter* teilweise im Helm verborgen, die oberen 1,6–2,2 mm, die unteren 2,6–3,5 mm lang; *Filamente* papillös; *Antheren* braunviolett, 1,1–1,6 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; *Theken* auf der ganzen Länge aufreißend, unten grannig zugespitzt, im unteren Teil dicht weißbärtig behaart sowie am oberen stumpfen Ende mit Spiralhaaren; *Pollenkörner*  $\pm 29 \times 35,2$   $\mu\text{m}$ ; *Fruchtknoten* mit 10–12 Samenanlagen; *Narbe* kopfig; *Kapsel* ellipsoidisch bis obovoid,  $4,8\text{--}5,3 \times 2,5\text{--}3$  mm (L:B =  $1,7\text{--}2,1$ ); *Samen*  $1,3\text{--}1,8 \times 0,4\text{--}0,6$  mm (L:B =  $2\text{--}2,8$ ).

Variation: Der von Quézel (1953) als neue Art beschriebene *Odontites pseudo-granatensis* soll sich durch stumpfe Seitenzipfel der Unterlippe und durch kleinere Samen von *Bartsielliella rameauana* unterscheiden. Zumindes das erste Merkmal ist zu einer Unterscheidung nicht geeignet, da auch *Bartsielliella* meistens stumpf-abgerundete und nicht deutlich ausgerandete (“nettement bifides”) Zipfel besitzt, wie Quézel irrtümlich vermutet. Das sehr spärliche Material von *O. pseudo-granatensis* erlaubt leider keine schlüssige taxonomische Beurteilung der Samengröße. Selbst wenn sich die beiden Sippen darin tatsächlich unterscheiden sollten, reichen die von Quézel angegebenen Differenzen nicht für eine Trennung auf Artebene aus ( $1 \times 0,6$  mm bei *O. pseudo-granatensis* gegenüber  $1,3\text{--}1,8 \times 0,4\text{--}0,6$  mm bei *Bartsielliella*).

Verbreitung (Abb. 19): Marokko, Hoher Atlas (Jbel du Rhat, Tizi n’Aït Malhlal (= Maaghal), Tizi n’Ferdî, Tizi n’Tazit, Asif Arouz) und Mittlerer Atlas (Gipfelregion des Bou Naceur).

Standort: Im Hohen Atlas auf 2800–3600 m, am Bou Naceur zwischen 3100 und 3450 m; lückige Dornpolster-Garriguen mit Zwerg- und Halbsträuchern auf kompaktem Fels. Nach Quézel (1957) vor allem in der Gesellschaft von *Teucrium musimonum* und *Avena montana*, mittlerer Deckungsgrad dieser Assoziation 20–30%. Am Bou Naceur wächst die Art am Fuße der hohen Felsabhänge, die den Gipfel bilden, vor allem im *Teucrio-Andryaletum*, einer Mikro-Assoziation, die sich auf Felsplateaus einstellt. Diese lückige Assoziation weist einige seltene Arten des Mittleren Atlas auf, z. B. *Andryala agardii* und *Androsace villosa*. Am häufigsten ist *Teucrium musimonum*.

## 12. *Odontites* Ludw., Inst. Regn. Veg., ed. 2: 120. 1757.

Typus: *Odontites vulgaris* Moench

Anmerkungen: (1) Gemäß Art. 62.4 des Code (Greuter & al. 1994) ist der Name *Odontites* grammatikalisch als männlich zu behandeln, die in der Literatur weit verbreitete weibliche Form der *Odontites*-Binomen deshalb zu korrigieren.

(2) Nach Rauschert (1974a-b, 1983) hat der Name *Odontides* Dill. ex Ség. (Séguier 1745: 269, 1754: 305) Priorität vor *Odontites* Ludw. (1757). Die Frage, ob *Odontides* Ség. (1754) als valider Gattungsname anzusehen ist, ist allerdings umstritten, wie die unterschiedlichen Auffassungen von Dandy (1967) und Rauschert (1974a-b) zeigen. Tatsache ist, daß bei Séguier (1757) der Name *Odontides* typographisch nicht wie andere Gattungsnamen hervorgehoben ist und auch im Index nicht als Gattungsname erscheint. Es besteht deshalb kein Zwang, diesen Namen als gültig publizierten Gattungsnamen anzuerkennen, obwohl dies bei freier Auslegung von Art. 41.2 statthaft wäre. Praktische Gründe sprechen aber gegen eine solche Änderung. Der Name *Odontites* Ludw. ist in der botanischen Literatur verwurzelt, seine Auswechslung durch *Odontides* Ség. würde viel Verwirrung stiften. Deshalb wird in dieser Monographie am Namen *Odontites* Ludw. festgehalten.

Annuell oder selten 2–4jährig; *Blütenkrone* mit deutlichen Unterlippen-Wülsten (Gibbae); *Oberlippe* flach helmförmig; *Tube* 0,4–0,7× so lang wie die Krone; *Mittelzipfel* der Unterlippe 0,3–0,8× so lang wie die Unterlippe, ± tief ausgerandet; Seitenzipfel abgerundet oder undeutlich ausgerandet; *Staubblätter* behaart, mit 1–4 Haartypen; Theken unten grannig zugespitzt; *Fruchtknoten* mit 4–40 Samenanlagen; *Narbe* kopfig; *Pollenkörner* mit mikroretikulater Exineoberfläche; die meisten Arten mit einheitlichem Pollenbau: Äquatorialschnitt fast dreieckig, Exine zwischen den Keimspalten (Mesocolpi) stark verdünnt, Retikulum an den Polen und an den Rändern der Colpen weitmaschiger als an den Mesocolpen. Drei Arten weichen von diesem *Odontites*-Typ (Bolliger & Wick 1990) mehr oder weniger ab, am meisten *O. hollianus* mit 'mehrsträngigen' Muri. Die Unterschiede der beiden übrigen Arten (*O. corsicus* und *O. rigidifolius*) sind dagegen relativ gering und können als Varianten des *Odontites*-Typs aufgefaßt werden.

### Schlüssel zu den Artengruppen und Arten der Gattung *Odontites* s. str.

1. Krone gelb (manchmal rötlich überlaufen) . . . . . 2
  - Krone rosa, purpurbraun oder braunviolett . . . . . 13
2. Antheren um 180° gedreht, parallel zum Filament stehend; Theken nur bis etwa zur Hälfte aufreißend; Filamente kurzhaarig (Härchen abstehend, bis 0,3 mm lang) . . . . .
  - . . . . . *O. luteus*-Gruppe
  - Antheren um ca. 90° gedreht, einen fast rechten Winkel zum Filament bildend; Theken ganz aufreißend; Filamente kahl oder papillös (Papillen abwärts gebogen, bis 0,09 mm lang) . . 3
3. Helm und Unterlippe kahl oder fast kahl . . . . . 4
  - Helm und Unterlippe außen ± dicht behaart . . . . . 9

4. Blütenstand von oben nach unten aufblühend (basipetale Aufblühfolge) . . . . . 5  
 – Blütenstand von unten nach oben aufblühend (akropetale Aufblühfolge) . . . . . 7
5. Ganze Pflanze drüsig-klebrig, dicht mit Stieldrüsen besetzt; Kapseln 4-samig (Fächer 2-samig) . . . . . *O. viscosus*  
 – Pflanze nicht drüsig-klebrig (Stengel und Stengelblätter ohne oder nur spärlich mit Stieldrüsen); Kapseln 8–20-samig (Fächer 4–10-samig) . . . . . 6
6. Seitentriebe bogig aufsteigend; Brakteen ei-lanzettlich bis lineal, 3,5–6× so lang wie breit; Blütenkelch 5–7 mm; Kapseln 16–20-samig (Fächer 8–10-samig); (Sardinien) . . . . .  
 . . . . . *O. rigidifolius*  
 – Seitentriebe sparrig abstehend; Brakteen breit ei-lanzettlich bis rhombisch, 2–37 so lang wie breit; Blütenkelch 3,5–4,5 mm; Kapseln 8(10)-samig (Fächer 4-samig); (Marokko) . . . . .  
 . . . . . *O. powellii*
7. Brakteen am Rand lang-wimperig (bis 1 mm) behaart sowie mit bis 0,4 mm langen Stieldrüsen; (Marokko) . . . . . *O. vulcanicus*  
 – Brakteen nicht lang-wimperig, meist anliegend kurzborstig (Borsten bis 0,3 mm), ohne Stieldrüsen . . . . . 8
8. Blüten 9–11 mm (Kelch 4–6 mm); Pflanze ausdauernd (kurzlebig), an der Basis mit nichtblühenden Trieben; (Sizilien und östliches Mittelmeergebiet) . . . . . *O. bocconii*-Gruppe  
 – Blüten 5,5–8 mm (Kelch 2,5–3,7 mm); Pflanze einjährig, ohne nichtblühende Triebe . . . . .  
 . . . . . *O. tributii*-Gruppe
9. Kelch dicht mit bis 0,8 mm langen Stieldrüsen besetzt; (spanische Pyrenäen) . . . . .  
 . . . . . *O. pyrenaicus*-Gruppe  
 – Kelch ohne Stieldrüsen . . . . . 10
10. Blüten 10–15 mm (Kelch 6,2–9 mm); Kelchzipfel schmal, die unteren 3,1–3,8× so lang wie breit; (Madeira) . . . . . *O. hollianus*  
 – Blüten bis 9 mm (Kelch bis 5 mm); Kelchzipfel breiter, die unteren höchstens 2,8× so lang wie breit . . . . . 11
11. Pflanze aufrecht, 25–40 (80) cm hoch; Brakteen 7–10 mm, ganzrandig oder schwach gezähnt; (Westfrankreich) . . . . . *O. jaubertianus*  
 – Pflanze zierlich, mit flach ausgebreiteten, niederliegend-aufsteigenden Trieben, 5–10 cm (20 cm) hoch; Brakteen 4,5–5,5 mm, immer ganzrandig; (Korsika, Sardinien) . . . . . *O. corsicus*
12. Blütenstände von unten nach oben aufblühend (akropetale Aufblühfolge) . . . . . 13  
 – Blütenstände von oben nach unten aufblühend (basipetal) . . . . . 17
13. Helm behaart . . . . . 14  
 – Helm kahl . . . . . 15
14. Blüten 8–12 mm; Krone hellpurpur; Blätter und Brakteen meist gezähnt (bei der subsp. *himalayicus* oft ganzrandig); Fruchtkapsel bis 9 mm . . . . . *O. vernus*-Gruppe  
 – Blüten 5–7 mm; Krone blaßrosa oder rosaweiß; Blätter und Brakteen ganzrandig; Fruchtkapsel bis 5,5 mm . . . . . *O. kaliformis*
15. Brakteen nur am Rand und unten auf der Mittelrippe behaart, Oberseite meist kahl; (N-Algerien) . . . . . *O. violaceus*  
 – Brakteen beidseitig behaart (Unterseite dichter und länger behaart als die Oberseite) . . . . . 16
16. Blüten 6,5–8 mm; Kelch 3–4 mm, ohne Stieldrüsen; (Marokko) . . . . . *O. maroccanus*  
 – Blüten 8–10,5 mm; Kelch 4–6 mm, mit bis 0,4 mm langen Stieldrüsen; (N-Algerien) . . . . .  
 . . . . . *O. lapiei*
17. Ganze Pflanze drüsig-klebrig, dicht mit Stieldrüsen besetzt (N- und S-Spanien) . . . . .  
 . . . . . *O. viscosus*  
 – Pflanze nicht drüsig-klebrig, Stengel und Blätter nur spärlich mit Stieldrüsen (S-Spanien und Nordafrika) . . . . . *O. purpureus*-Gruppe

## Reihenfolge der Arten

- (a) Systematisch-pollenmorphologisch isolierte Insel-Endemiten von Madeira, Korsika/Sardinien und Sizilien (*O. hollianus*, *O. rigidifolius* und *O. corsicus*: 12.1–12.3)
- (b) Weitverbreitete, variable Formenkreise (*O. viscosus*, *O. luteus* und *O. vernus*: 12.4–12.12)
- (c) Westeuropäische Endemiten (*O. jaubertianus*, *O. kaliformis* und *O. pyrenaicus*-Gruppe: 12.13–12.17)
- (d) Ostmediterrane Insel-Endemiten (*O. bocconii*-Gruppe: 12.18–12.20)
- (e) Nordwestafrikanische Arten (12.21–12.31)

**12.1. *Odontites hollianus*** (Lowe) Benth. in Candolle, Prodr. 10: 550. 1846 – Abb. 20.

≡ *Euphrasia holliana* Lowe in Trans. Cambridge Philos. Soc. 4: 20. 1831. – Lectotypus (hier ausgewählt): Madeira, woods of the Lombo Grande, 12.8.1831, Lowe (K!).

= *Trixago scordifolia* Reichenb. in Flora 13: 131. 1830 ≡ *Bartsia scordifolia* (Reichenb.) Steud., Nomencl. Bot., ed. 2, 1: 189. 1840.

*Annuelles*, (15)20–40(55) cm hohes, aufrecht wachsendes Kraut. *Stengel* unten bis 3 mm dick, wie die ganze Pflanze dicht abstehend borstig behaart (Borsten 0,1–0,5 mm), ohne Stieldrüsen, verzweigt, *Unterbau* mit 10–25 Knoten, davon die oberen 4–10 mit bis 15 cm langen, schräg abstehenden Seitenästen (Abstehwinkel 30–50°). *Stengelblätter* 25–40 × 5–13 mm, ei-lanzettlich, 2,5–5,5× so lang wie breit, grob gezähnt (mit 10–14 bis 2 mm langen Zähnen), die meisten oft erst nach der Blütezeit abfallend. Blütenstände frondos beblättert, nur undeutlich vom Unterbau abgesetzt, schon zur Blütezeit lockerblütig und gestreckt, meist mit nur 5–10 Blüten, zur Blütezeit 5–10 cm, zur Fruchtzeit bis 24 cm lang; *Hemmzone* oft fehlend, sonst mit bis zu 3 Knoten; *Brakteen* laubblattartig, lanzettlich und meist deutlich gezähnt, selten ganzrandig, die mittleren 10–15(26) × 2–4(8) mm (L:B = 4–6). *Aufblühfolge* akropetal. *Blüten* (10)12–15 mm lang, protogyn. *Kelch* zu Beginn der Anthese 6,2–9 mm lang, sich während der Fruchtreife stark bis auf maximal 16 mm vergrößernd, bis auf fast die Hälfte geteilt (Kelchröhre 55–67 % der Kelchlänge), dicht borstig behaart (Borsten 0,1–0,4 mm lang), Stieldrüsen fehlend, Kurzdrüsen bis 72 µm lang, mit 2–4-zelligem Köpfchen; *Kelchzipfel* schmal dreieckig (L:B der oberen Zipfel: 2,2–2,7; L:B der unteren Zipfel: 3,1–3,8). *Krone* gelb, behaart (Haare 0,1–0,2 mm lang), im oberen Teil der Kronröhre außerdem mit ± 0,1 mm langen Kurzdrüsen; *Tubus* 7–10 mm lang (= 60–65 % der Kronen-Länge), so lang wie bis wenig länger als der Kelch; *Helm* 4,5–5 mm lang, etwa so lang wie die Unterlippe, ausgerandet; *Unterlippe* 4,5–5 mm lang, bis über die Hälfte in drei Zipfel gespalten; *Mittelzipfel* spatelförmig verbreitert, deutlich ausgerandet, etwa so lang wie breit, nur wenig länger als die Seitenzipfel, diese fast halbkreisförmig und ebenfalls ausgerandet, breiter als lang (L:B = 0,7–0,8). *Staubblätter* oft teilweise im Helm eingeschlossen, die oberen 2,5–3,5 mm, die unteren 4–5 mm lang; *Filamente* papillös; *Antheren* gelb, 1,7–2,2 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; *Theken* auf der ganzen Länge aufreißend, allmählich in eine grannige Spitze verschmälert, am konnektiv mit zahlreichen bis 0,5 mm langen Schlauchhaaren sowie am oberen stumpfen Ende mit Spiralhaaren, sonst kahl. *Pollenkörner* ± 31,1 × 33,4 µm. *Fruchtknoten* mit 36–40 Samenanlagen (Fächer 18–20-samig); *Griffel* bis 10 mm lang; *Kapsel* obovoid, 6,2–12 × 3–5 mm (L:B = 1,9–2,4). *Samen* 1,1–1,5 × 0,5–0,75 mm (L:B = 1,9–2,2).

Verbreitung (Abb. 21): Endemit von Madeira (Zentralgebirge: Pico do Cedro, Pico de Arieiro).

Standort: 1100–1750 m; felsigen Steilhängen im Nebelwald-Gürtel, an feuchten, oft quelligen Stellen (steinige Waldlichtungen, Felsabbrüche).

### Gesehene Belege

MADEIRA: Pico de Arieiro, entre les Rochers, 1810 m, Leonard (BR); Pico de Arieiro, Hochgrat nach Nordwest, N-exponiert, Basalt, 1750 m, feuchter Felsabbruch, vereinzelt mit *Argyranthemum pinnatifidum*, *Silene intricata*, *Festuca albida*, *Anthyllis lemaniana*, *Sarothamnus scopari-*

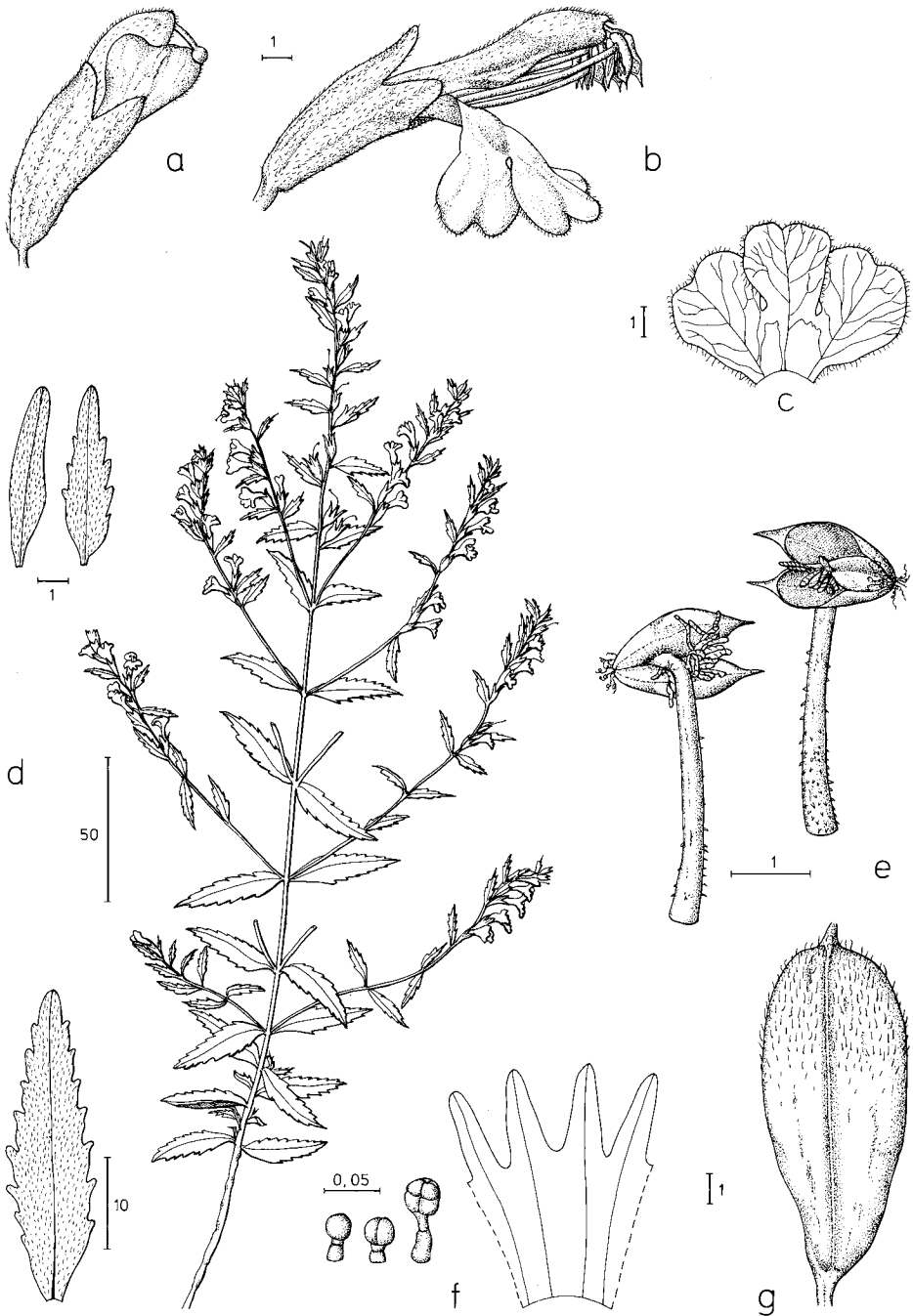


Abb. 20. *Odontites hollianus* – a: Blütenknospe, b: offene Blüte, c: Unterlippe, d: Habitus mit Stengelblättern und Brakteen, e: Staubblätter, f: Kelch ausgebreitet mit Kurzdrüsen, g: Kapsel.

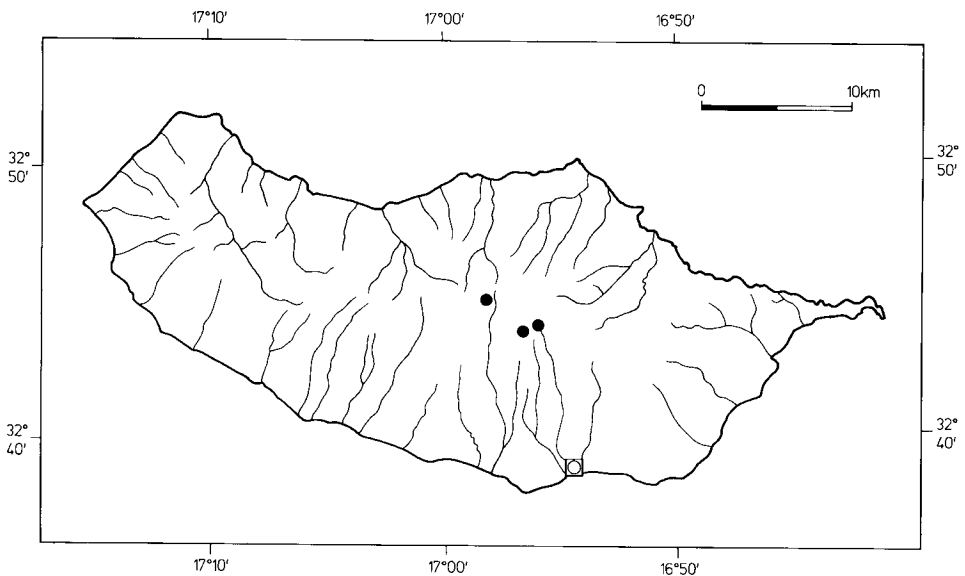


Abb. 21. *Odontites holianus* – Verbreitung auf Madeira nach Herbarbelegen.

us, 7.7.1981, *Metlesics* (WU); Levada dos Buhaticos, 23.8.1977, *Hillebrand* (Z); Torrinhas, 1300 m, 7.1900, *Bornmüller* (JE); Pico do Cedro, Nordseite, schlammiger Felssteilhang im Nebelwaldbereich, mit *Argyranthemum pinnatifidum*, *Geranium maderense*, *Senecio maderensis*, 23.7.1981, *Metlesics* (WU); Pico do Cedro, 1150 m, nordexp., Basalt, vereinzelt auf steiniger Lichtung im Nebelwald, mit *Geranium maderense*, *Sinapidendron rupestre*, *Erysimum mutabile*, *Argyranthemum pinnatifidum*, 11.7.1981, *Metlesics* (WU); in monte Torrinhas, 7.1835, *Gay* (K); Boca das Torinhas, Pico das Arieros, 1300–1500 m, 21.7.1865–66, *Mandon* (MPU, JE, L, RO, Z).

**12.2. *Odontites rigidifolius* (Biv.) Benth.** in Candolle, Prodr. 10: 550. 1846 – Abb. 22  
 ≡ *Euphrasia rigidifolia* Biv., Sicul. Pl. 1: 36. 1806 ≡ *Lasiopera rigidifolia* (Biv.) K. Presl, Fl. Sicul. 1: 34. 1826. – Typus (n. v.): [Sizilien], “reperi in montibus S. Martini, et alla Grazia nel feudo del Salvatore”.  
 = *Odontites citardae* Tod. ex Caruel in Parlatore, Fl. Ital. 6: 459. 1885. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Sizilien], “in collibus Caltagirone, Majo”, *Todaro* (K!).

*Annuelles*, 10–40 cm hohes, aufrecht wachsendes Kraut. *Stengel* jeweils auf zwei gegenüberliegenden Seitenflächen kurzhaarig (Haare  $\pm$  0,1–0,2 mm, rückwärts gebogen), die anderen Seiten kahl. *Unterbau* mit 6–12 Knoten, die meisten oder alle mit bis 25 cm langen, meist unverzweigten, aufwärts gebogenen Seitenästen. *Stengelblätter* 5–10(15)  $\times$  0,6–1 mm, lineal, 6–8  $\times$  so lang wie breit, ganzrandig (Ränder oft etwas eingerollt), starr aufwärts gerichtet, frühzeitig abfallend. *Blütenstände* frondo-brakteos, langgestreckt und ziemlich lockerblütig, mit 12–20 Blüten, 4–10 cm lang; *Hemmzone* auffallend lang, mit 14–24 Knoten; *Brakteen* ei-lanzettlich bis lineal, ganzrandig, kürzer als bis gleich lang wie der gestielte Kelch, die unteren *Brakteen* 51–8  $\times$  0,8–1,8 mm (L:B = 3,5–6). *Aufblühfolge* basipetal. *Blüten* 8–10 mm lang, protogyn. *Kelch* zu Beginn der Anthese 5–7 mm lang (Fruchtkelche bis 9 mm), bis auf etwa drei Fünftel der Länge geteilt (Kelchröhre 55–65% der Kelchlänge), im unteren Teil fast kahl, im oberen Teil weißhaarig.



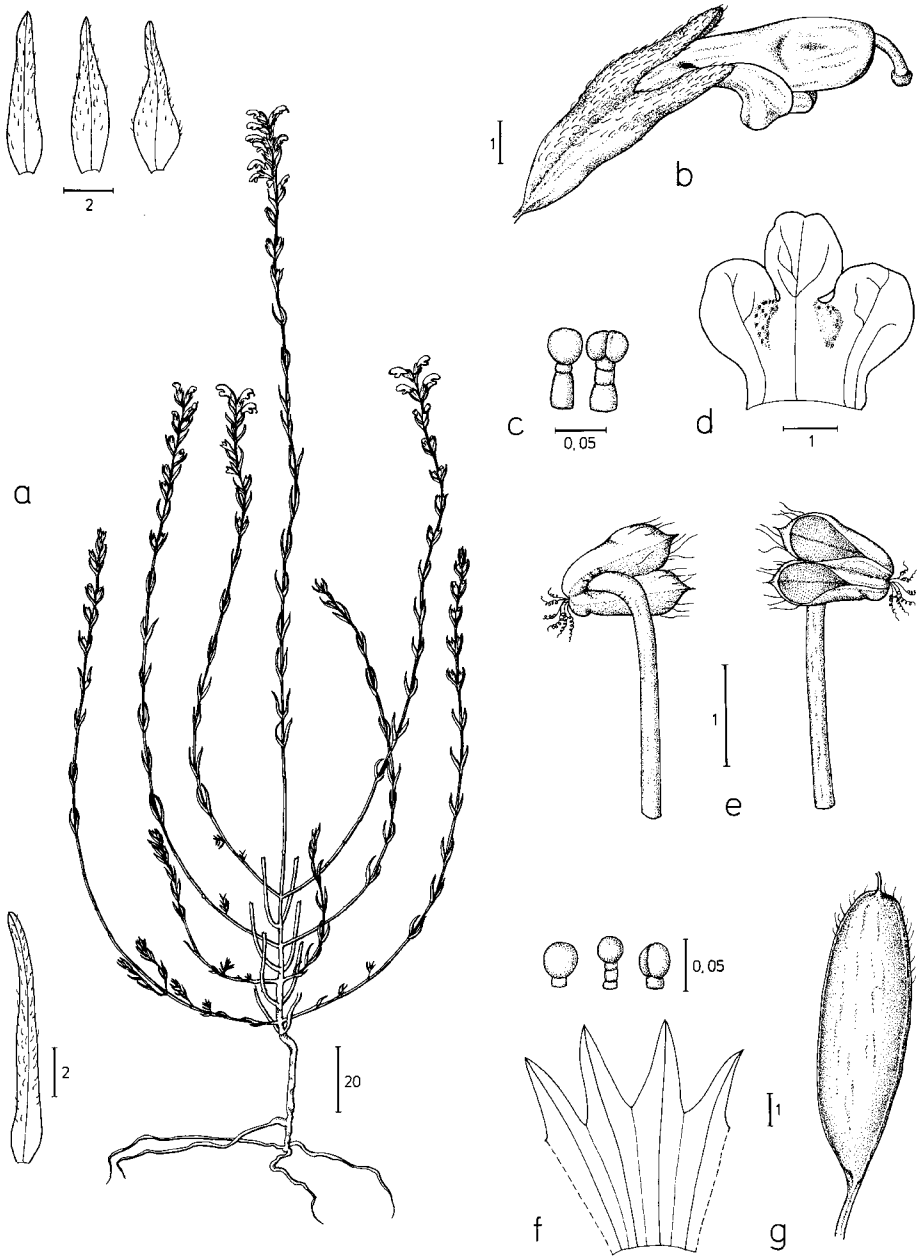


Abb. 22. *Odontites rigidifolius* – a: Habitus, b: Blüte, d: Unterlippe mit Drüsenhärchen (c), e: Staubblatt, f: Kelch mit Kurzdrüsen, g: Kapsel.

rig (Borstenhaare bis 0,3 mm lang), Behaarung dorsal deutlich dichter als ventral, Stieldrüsen fehlend, aber mit zahlreichen kleinen, bis 50  $\mu$ m langen Kurzdrüsen mit 1–2-zelligem Köpfchen; *Kelchzipfel* dreieckig-lanzettlich (L:B der oberen Zipfel = 1,8–2,2; L:B der unteren Zipfel

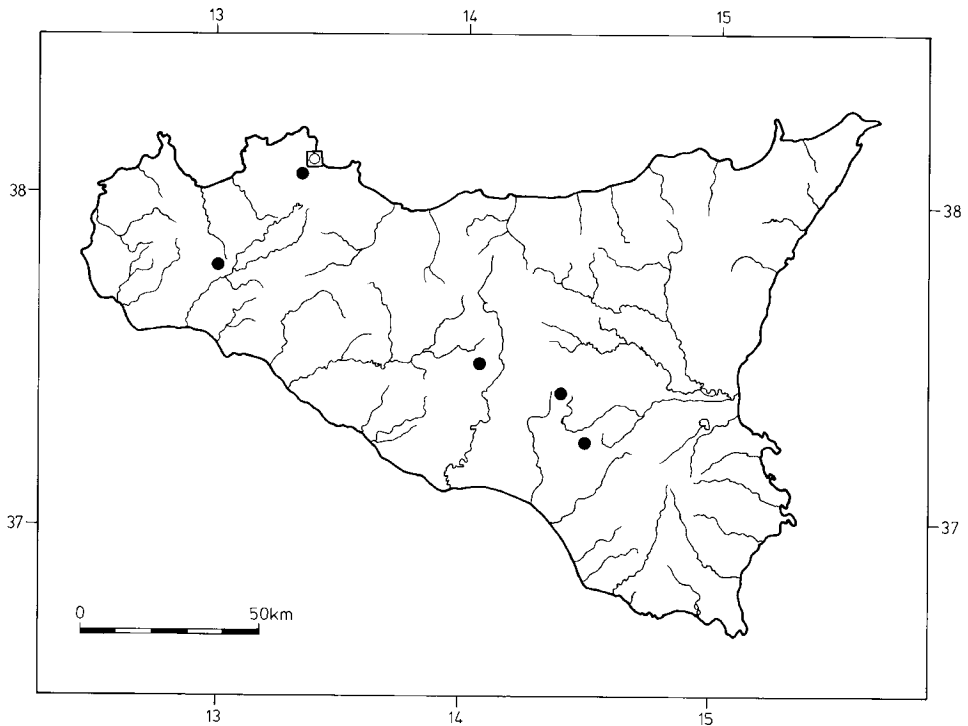


Abb. 23. Verbreitung von *Odontites rigidifolius* auf Sizilien nach Herbarbelegen.

= 2,1–2,5). *Krone* gelblich, rot bis purpurn überlaufen, kahl; *Tubus* 4–5 mm lang (= ± 50% der Kronen-Länge), kürzer als der Kelch; *Helm* 3,5–5 mm lang, deutlich länger als die Unterlippe, nicht oder nur sehr undeutlich ausgerandet; *Unterlippe* 2,5–3,5 mm lang, etwa bis zur Hälfte in drei Zipfel gespalten; *Mittelzipfel* breit-elliptisch (größte Breite etwa in der Mitte), etwa so lang wie breit, an der Spitze wenig ausgerandet, 1,1–1,6 × so lang wie die breit abgerundeten, nicht oder nur undeutlich ausgerandeten *Seitenzipfel* (diese ± 0,8 × so lang wie breit). *Staubblätter* ganz oder zum größten Teil im Helm eingeschlossen, die oberen ± 2 mm, die unteren ± 3,2 mm lang; *Filamente* kahl; *Antheren* gelb oder gelbbraun, 1,3–1,6 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; *Theken* auf der ganzen Länge aufreißend, stachelspitzig, am stumpfen oberen Ende mit Spiralhaaren sowie am spitzen oberen Ende mit einigen bärtigen Haaren. *Pollenkörner* ± 30,5 × 35,5 µm. *Fruchtknoten* mit 16–20 Samenanlagen (Fächer 8–10-samig); *Griffel* bis 6 mm lang; *Kapsel* schmal ellipsoidisch bis fast rechteckig im Umriß, 6–8 × 2,3–2,6 mm (L:B = 2,6–3,0). *Samen* 1,4–2,1 × 0,5–0,7 mm (L:B = 2,4–3,2). *Chromosomenzahl*: 2n = 24.

*Variation*: *Odontites citardae* ist offenbar eine frühblühende ästivale Rasse, die sich nach Pignatti (1982) nur wenig vom autumnalen *O. rigidifolius* s. str. unterscheidet. An Hand des nur sehr spärlich vorhandenen Materials von *O. citardae* konnte leider nicht beurteilt werden, ob die morphologischen Unterschiede eine taxonomische Trennung der beiden Sippen rechtfertigen.

*Verbreitung* (Abb. 23): Sizilien.

*Standort*: 1–1000 m; trockene, felsige Abhänge, Zwergstrauchheiden (Rosmarinetalia-Gesellschaften).

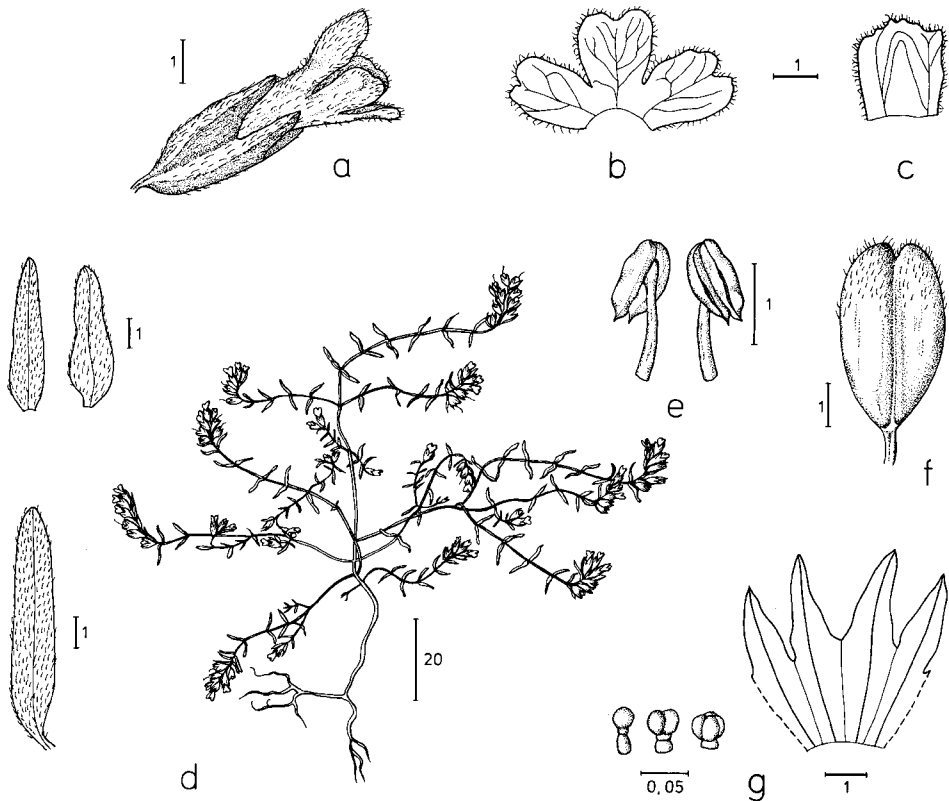


Abb. 24. *Odontites corsicus* – a: Blüte, b: Unterlippe, c: Oberlippe, d: Habitus mit Stengelblatt und Brakteen, e: Staubblatt, f: Kapsel, g: Kelch mit Kurzdrüsen.

#### Gesehene Belege

ITALIEN: SIZILIEN: Bocca d'Elce, 1880, *Jacom* (NICE); Caltagirone, in collibus, *Todaro* (BR, JE; RO); Caltanissetta, 24.10.1934, *Giovanni* (RO); *ibid.*, a Patrouilla, 10.1891, *Giovanni* (RO); zw. Enna u. Catania, "Piazza Marina", 25.10.1978, *Wentz* (GOET); Gibbelino, 1846, *Philipp* (GOET); Palermo, 10.1841, *Parlatore* (G, K); *ibid.*, 10.1899, *Ross* (B, G, GOET, JE); *ibid.*, 10.1901, *Ross* (B); *ibid.*, in collibus aridis, *Todaro* (BR, W); S. Martino prope Panormum, 13.10.1855, *E. & A. Huet du Pavillon* (G, K, L, MA, W); *ibid.*, *Todaro* (B, JE, W); Fienzza a Bocca Elce, 10.1880, *Jacom* (G); Dingoli, Piana degli Albanesi, 25.10.1986, *Marceno* (BERN).

#### 12.3. *Odontites corsicus* (Loisel.) G. Don, Gen. Syst. 4: 611. 1837 – Abb. 24.

≡ *Euphrasia corsica* Loisel., Fl. Gall. 2: 367. 1807. – Lectotypus (hier ausgewählt): "Habitat in Corsicae editoribus montibus", *Loiseleur* (AV!).

= *Odontites albidula* Mabille, Rech. Pl. Corse 2: 44. 1869.

*Annuelles*, kleines zierliches Kraut mit niederliegenden Trieben. *Stengel* 5–10 (20) cm lang, unten 0,4–1,2 mm dick, von der Basis an verzweigt, wie die ganze Pflanze angedrückt weißhaarig (Haare rückwärts gebogen, ± 0,1–0,2 mm lang, an der Stengelbasis bis 0,4 mm lang und ± abstehend); *Unterbau* mit 4–7 Knoten, davon oft alle mit sparrig, fast rechtwinklig abstehenden, niederliegenden, bis 15 cm langen Seitenästen. *Stengelblätter* 6–10 × 0,9–1,7 mm, schmal-ellip-

tisch bis lineal, vorne stumpf, 5–7 × so lang wie breit, ganzrandig, frühzeitig abfallend. *Blütenstände* frondo-brakteos, dichtblütig, mit 6–18 Blüten, 1–2 (2,5) cm lang; *Hemmzone* mit 4–10 Knoten; *Brakteen* lineal-lanzettlich bis oval-lanzettlich, ganzrandig, wenig kürzer als bis etwa gleich lang wie der gestielte Kelch, die unteren *Brakteen* 4,5–5,5 × 1,1–1,6 mm (L:B = 3–4,5). *Aufblühfolge* akropetal. *Blüten* 5,5–7 mm lang, autogam (Theken öffnen sich noch in der Knospe, Pollen gelangt auf die Narbe, die zu diesem Zeitpunkt zwischen den Antheren liegt). *Kelch* zu Beginn der Anthese 3,5–5 mm (Fruchtkelche bis 6,5 mm), bis auf maximal die Hälfte der Länge geteilt (Kelchröhre 50–70 % der Kelchlänge), dicht anliegend behaart (Haare bis 0,3 mm lang, Stieldrüsen fehlend); *Kelchzipfel* schmal-dreieckig, stumpflich (L:B der oberen Zipfel: 1,4–2,0; L:B der unteren Zipfel: 1,6–2,0). *Krone* dunkelgelb oder blaß schwefelgelb, selten weißlich, oft rötlich überlaufen, mit Ausnahme der unteren Tubus-Hälfte dicht weißhaarig (Haare bis 0,15 mm lang), fast geschlossen, *Griffel* und Staubblätter einschließend; Tubus 4,2–5 mm lang (= 60–70% der Kronen-Länge), etwa so lang wie bis wenig länger als der Kelch; *Helix* 2–2,3 mm lang, etwa so lang wie die Unterlippe, mit 3 deutlichen Ausrandungen; *Unterlippe* 2–2,5 mm, bis auf ein Fünftel der Länge 3-zipfelig (verwachsener basaler Teil 18–24% der Unterlippen-Länge); *Mittelzipfel* verkehrt-herzförmig (mit deutlicher Ausrandung), 1,1–1,3 × so lang wie breit, etwa gleich lang wie die ebenfalls deutlich ausgerandeten Seitenzipfel. *Staubblätter* sehr kurz und in der Krone eingeschlossen, alle etwa gleich groß, ± 1,5 mm lang; *Filamente* kahl; *Antheren* gelb, schräg, in spitzem Winkel zum Filament stehend; Theken auf der ganzen Länge aufreißend, stachelspitzig, am Konnektiv mit 1–3 sehr kurzen, ± 0,1 mm langen schlauchförmigen Haaren, die unter dem Filament-Ansatz verborgen sind, sonst kahl. *Pollenkörner* ± 25,5 × 26,2 µm, mit fast kreisförmigem Äquatorialschnitt, Exine an den Polen etwas verdickt, regelmäßig netzförmig strukturiert (mikroretikulat); *Fruchtknoten* mit 12–16 Samenanlagen (Fächer 6–8-samig); *Griffel* bis 3 mm lang; *Kapsel* ellipsoide, an der Spitze stark herzförmig ausgerandet, 4–5 × 1,8–3,4 mm (L:B = 1,5–2,5). *Samen* 1,1–1,3 × 0,5–0,6 mm (L:B = 1,8–2,3).

Verbreitung (Abb. 25): Endemit der Gebirge von Korsika und Sardinien. Auf Korsika verbreitet, in Sardinien dagegen nach Arrigoni (1979) selten und auf wenige Reliktstandorte beschränkt.

Standort: (500) 1000–1600 m; Felsen, steinige Matten und Weiden im Gebirge, auf verschiedenen Substraten.

#### Ausgewählte Belege

KORSIKA: Aullène, 29.8.1854, *Boreau* (G); *ibid.*, à la Bocca della Vaccia, 29.8.1897, *A.B.* (GOET); Bitulizon, sommet de la montagne de Cagna, 4.8.1897, *Stéfani* (BR, MPU, NICE); Wald von Bonifato, beim Jägerlager (Spasimata), ca. 1200 m, 3.8.1981, *Vitek* (WU); montagne de Cagna, 4.8.1903, *Stéfani* (L); Cheralba, sommet de l'Uomo di Cagna, 12.9.1917, *Stéfani* (MPU); Casamaccioli, dans le Niolo, 7.8.1901, *Soulié* (MPU); *ibid.*, 1000 m, 7.8.1901, *Soulié* (W); Massif du Monte Cinto, au dessus de la bergerie de Bicharella, 2300 m, *Audigier* (BR, G, RAB); Monte Cinto, Haut Asco, ca. 500 m, nach Haut Asco auf dem Steig zum Refuge d'Altore, ca. 1480 m, 30.8.1989, *Erben* (BERN); Mont Falò, 2300 m, 13.8.1952, *Keipraus* (L); rocailles entre les Bergeries de Grotello et le lac de Mélo (Vallée de la restonica), 4.9.1958, *Pelgrims* (BR); entre le lac de Nino et Campotile, forêt de Valdoniello, 8.1847, *Delessert* (G); Niolo, *Soleirol* (W); Monte d'Oro, *Sieber* (L,W); *ibid.*, *Philipp* (GOET); Pigno, sommets pierreux, 15.7.1868, *Mabile* (BR, JE, W); Mont Renoso, Bastélica, 8.9.1878, *Reverchon* (W, Z); Mont Rotondo, la Rigetta, 8.1917, *Cousturier* (G); Monte St. Mandriale (Bastia), 1829, v. *Salis* (Z); Vallée du Tavignano, à 100 m environs du ruisseau qui descend de Facciata et sur sa rive droite, 1200 m, 7.1956, *Pelgrims* (BR); Col de Vergio (zw. Porto und Corte), steinige Matten, ca. 1480 m, 7.9.1989, *Erben* (BERN).

SARDINIEN: Monte Limbara in loc. Cima del Giugantinu, suolo granitico, *Arrigoni*, 28.7.1968 (FI); Orgosolo, Monte Novo San Giovanni, calcari cretacei, *Arrigoni & Ricceri*, 29.9.1971 (FI); in montanis editis Genargentu, *Moris* (FI).

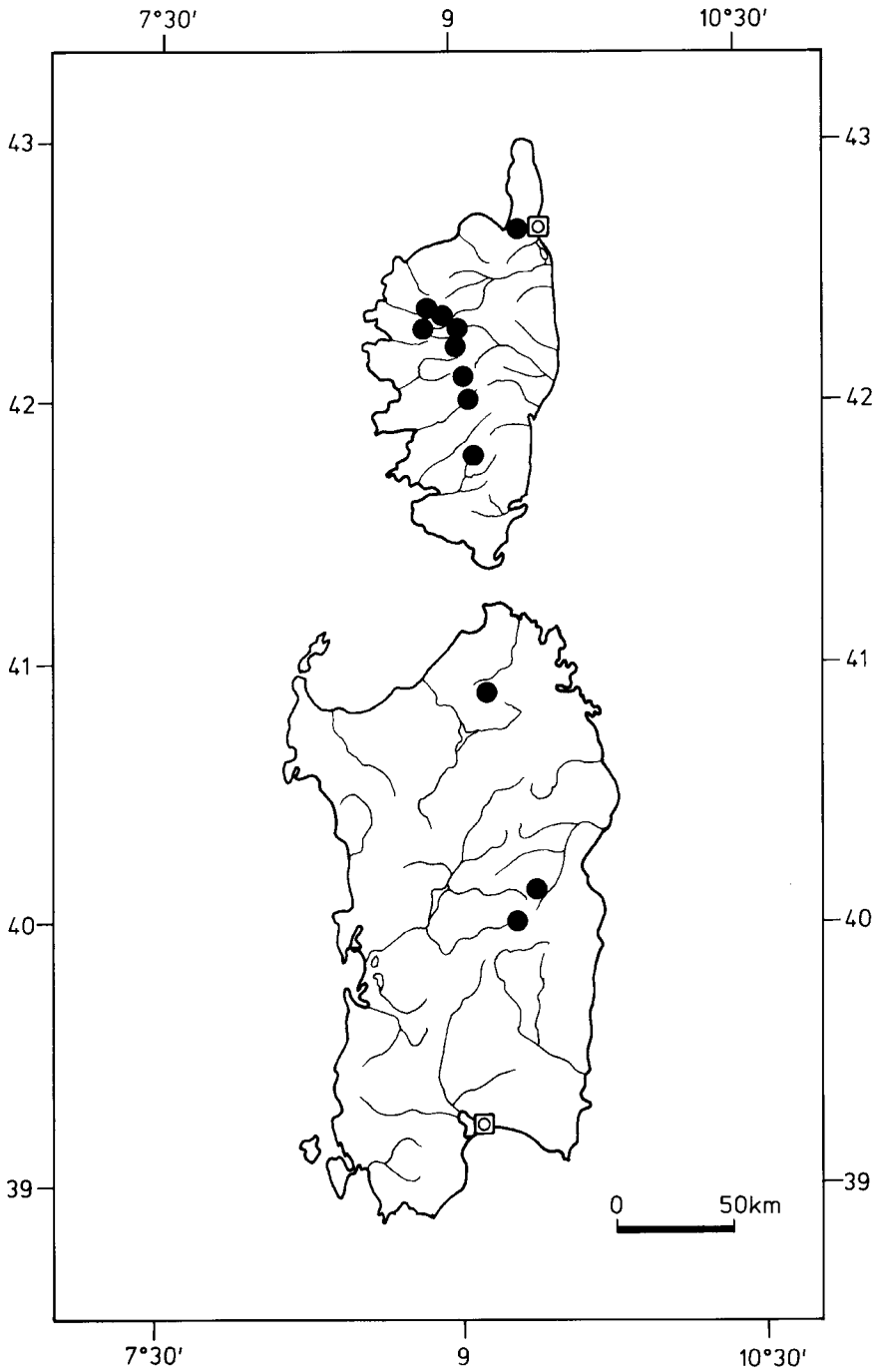


Abb. 25. Verbreitung von *Odontites corsicus* auf Korsika und Sardinien (nach Herbarbelegen).

**12.4. *Odontites viscosus* (L.) Clairv., Man. Herb.: 207. 1811 – Abb. 27–28**

≡ *Euphrasia viscosa* L., Mant. Pl.: 86. 1767. – “Habitat in Galloprovinciae glareosis sterilibus”.  
 = *Odontites viscosus* subsp. *oscensis* P. Monts. in Bull. Soc. Échange Pl. Vasc. Eur. Occid. Bassin Médit. 18: 74. 1981. – Holotypus: [Spanien], Asin de Broto, ca. Fiscal, 830 m, 19.8. 1974, *Montserrat 6135/74* (JACA!; Isotypi: G!, M!).

*Annuelle*, meist reichverzweigte, aufrecht wachsende Kräuter; *Stengel* an der Basis 2–7 mm dick; ganze Pflanze dicht einfach sowie drüsig behaart und deshalb überall klebrig (einfache Haare abstehend oder rückwärts gebogen, 0,05–0,5 mm lang; Stieldrüsen maximal 0,5–1,5 mm lang, mit mehrzelligem Stiel und kegelförmigem Köpfchen); *Blätter* lanzettlich bis lineal-lanzettlich, zugespitzt, entfernt gezähnt (mit 2–4 Zähnen) oder ganzrandig, 2,5–80 × 2,5–10 mm, 6–15× so lang wie breit; *Unterbau* meist gut ausgebildet, mit 10–30 Knoten, davon (2)5–15 mit Bereicherungstrieben; *Hemmzone* meist nur schwach ausgebildet, 1–5 Knoten umfassend; *Blütenstände* frondo-brakteos, mit 7–12(16) Blüten, zu Beginn der Anthese kompakt und dichtblütig, 1,5–2,5 cm lang, während der Fruchtreife aufgelockert und bis 3,5(4) cm lang; *Aufblühfolge* basipetal; *Brakteen* ganzrandig, bei den vier Unterarten sehr verschieden in Länge, Form und Behaarung; *Blüten* 5–7 mm lang, protogyn; *Kelche* 2,5–3,5 mm lang, sich während der Fruchtreife bis 4,5 mm verlängernd, bis auf fast die Hälfte geteilt (Kelchröhre 53–68% der Kelchlänge), ± dicht mit einfachen, 0,1–0,3 mm langen Borstenhaaren sowie mit 0,1–0,6 mm langen Stieldrüsen besetzt, diese mit kegelförmigem, bis 100-zelligem Köpfchen; *Krone* meist hellgelb (schwefelgelb), selten purpurbraun, fast kahl; *Tubus* fast halb so lang wie die Krone; *Helm* länger als die Unterlippe; *Unterlippe* auf zwei Drittel oder fast die Hälfte ihrer Länge dreizipfelig (Mittelzipfel = 30–50% der Unterlippen-Länge, meist deutlich ausgerandet); *Staubblätter* nicht oder nur wenig aus der Krone herausragend, paarweise oder alle vier an den Antheren verfilzt; *Filament* papillös; *Anthere* ± rechtwinklig zum Filament stehend; *Theken* am oberen stumpfen Ende mit Spiralhaaren sowie dorsal in der unteren grannig zugespitzten Hälfte mit bis 0,4 mm langen warzigen Barthärchen, sonst kahl; *Pollenkörner* ± 25 × 30,5 µm; *Fruchtknoten* mit 4 Samenanlagen (Fruchtfächer zweisamig); *Griffel* meist im Helm verborgen bleibend, bis 4 mm lang; *Narbe* kopfig; *Kapsel* obovoid, meist deutlich ausgerandet, 2,8–4,4 mm lang, im obersten Viertel bis 0,6 mm lang behaart; *Samen* 1,5–2 mm lang und 0,7–1 mm breit (L:B = 1,9–2,3); *Chromosomenzahl*: 2n = 24–26.

Variation und taxonomische Gliederung: *Odontites viscosus* ist ein sehr polymorpher Formenkreis und wurde nach umfangreichen biometrischen Untersuchungen in fünf Unterarten aufgeteilt (Bolliger & al. 1992).

**Schlüssel zu den Unterarten von *Odontites viscosus***

1. Brakteen im unteren Teil der Infloreszenz lanzettlich bis schmal-eilanzettlich, meist 4–8× so lang wie breit . . . . . 2
  - Brakteen rhombisch bis ei-lanzettlich, meist nur 2–3,5× so lang wie breit . . . . . 3
2. Blüten gelb; Brakteen am Rande meist nur mit wenigen (0–12) über 0,3 mm langen Wimperhaaren. Kelchzipfel breit-dreieckig, 0,7–1,6× so lang wie breit; (N- und E-Spanien, S-Frankreich, Westalpen nordwärts bis Wallis) . . . . . subsp. *viscosus*
  - Blüten braunviolett; Brakteen am Rande dicht wimperig behaart (Haare 0,2–0,6 mm); Kelchzipfel schmal-dreieckig, 1,6–2,4× so lang wie breit; (Sierra Nevada) . . . . . subsp. *granatensis*
3. Brakteen wie die ganze Pflanze auffallend lang und dicht bärtig behaart, Brakteen am Rande mit 60–100 weißen, 0,5–1,2 mm langen Haaren; Seitenzipfel der Kronunterlippe meist nur etwa halb so lang wie breit (0,5–0,6 mal so lang wie breit); Köpfchen der Stieldrüsen des Kelches breit-kegelförmig, nur 1–1,3 mal so lang wie breit; (Marokko, Algerien) . . . . . subsp. *eriopodus*

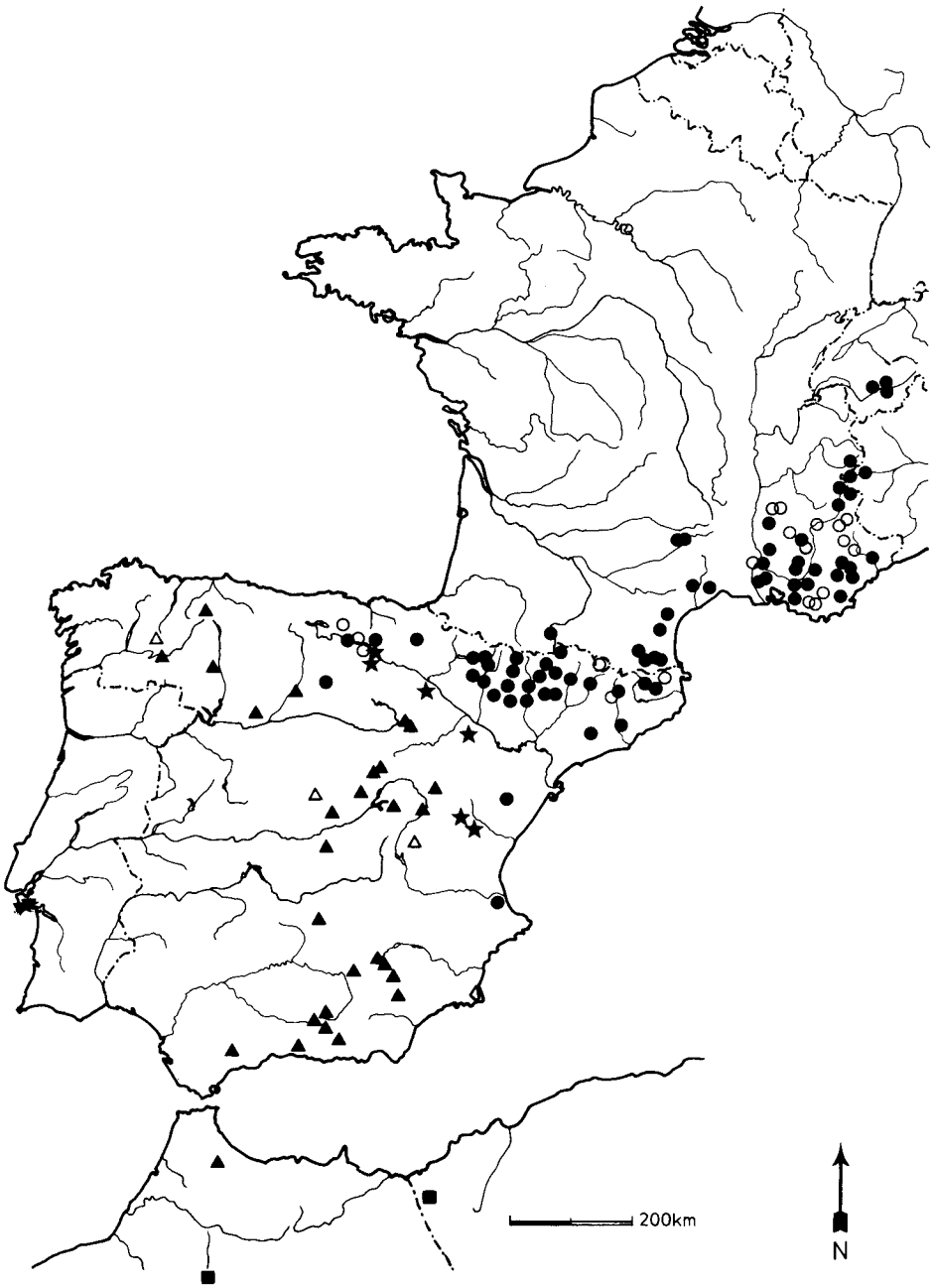


Abb. 26. *Odontites viscosus* – Verbreitung nach Herbarbelegen und Literaturangaben; ● subsp. *viscosus*, ▲ subsp. *australis*, ▼ subsp. *lusitanicus*, ■ subsp. *eriopodus* Y subsp. *granatensis*, ★ Übergangsformen zwischen *viscosus* und *australis*.

- Brakteen am Rande reichlich bis spärlich behaart, mit 15–60 über 0,3 mm langen Haaren; Seitenzipfel der Kronunterlippe 0,6–1,0× so lang wie breit; Köpfchen der Stieldrüsen ± spitzkegelig, 1,3–2× so lang wie breit . . . . . 4
- 4. Kapsel verkehrt-herzförmig, an der Spitze meist deutlich ausgerandet, 1,3–1,5× so lang wie breit; Brakteen meist langhaarig (viele Haare länger als 0,5 mm); Krone meist hellgelb, selten braunviolett; (Spanien: von Andalusien nordwestwärts bis León) . . subsp. *australis*
  - Kapsel verkehrt-eiförmig bis fast rechteckig, an der Spitze nicht oder nur wenig ausgerandet, 1,5–1,8× so lang wie breit; Brakteen meist kurzhaarig (die meisten Haare 0,2–0,4 mm lang; Krone hellgelb; (Portugal: westlich von Setúbal) . . . . . subsp. *lusitanicus*

**12.4.1. *Odontites viscosus* subsp. *viscosus*** – Abb. 27–28 und Bolliger & al. 1992: Abb. 6–7.

Pflanze 15–40(60) cm hoch; Seitenäste im mittleren Teil des Stengels im Winkel von (45)50–70(75)° abstehend; *Brakteen* im unteren Teil der Floreszenz schmal (ei-)lanzettlich, 5–17 mm lang, (3,5)4–7(8)× so lang wie breit, am Rande ohne oder nur spärlich mit > 0,4 mm langen Wimperhaaren; *Kelch* auf der ganzen Fläche kurzhaarig, die meisten Haare nicht über 0,2 mm (selten bis 0,4 mm) lang; *Kelchzipfel* ohne oder nur mit wenigen bis 0,6 mm langen Wimperhaaren; Stieldrüsen des Fruchtkelches meist nicht über 0,3 mm lang, mit schmal-kegelförmigem Drüsenkopf, dieser 0,08–0,21 mm lang, 1,4–2,3× so lang wie breit, aus bis zu 60 Zellen bestehend; *Krone* hellgelb (schwefelgelb); Mittelzipfel der Kronunterlippe 0,75–1× so lang wie breit, etwa so lang wie die Seitenzipfel, schwach oder deutlich ausgerandet (Ausrandung 5–35% der Zipfellänge); Seitenzipfel 0,8–1,3× so lang wie breit; *Kapseln* verkehrt-herzförmig (am Griffelansatz deutlich ausgerandet), 3–4(4,3) mm lang, 1,24–1,55× so lang wie breit.

Variation: Die subsp. *viscosus* ist genetisch-morphologisch sehr heterogen und zerfällt in schwer abgrenzbare lokalen Rassen, die sich geringfügig in der Länge, der Form sowie der Behaarung der Brakteen unterscheiden (für Einzelheiten siehe Bolliger & al. 1992). Darüberhinaus treten Übergangsformen zur subsp. *australis* auf (siehe Belege unter 12.4.2.).

Verbreitung (Abb. 26): Verbreitet und gebietsweise häufig im südlichen Baskenland, am Südbang der Pyrenäen sowie in der südostfranzösischen Provence. In den übrigen Gebieten des Areals zerstreut bis sehr selten.

Standort: (100)400–1300(1800) m. In der mediterranen Hartlaubstufe in lichten, oft felsigen Steineichenwäldern (*Quercion ilicis*) oder Eichen-Kiefernwäldern (*Quercus ilex* bzw. *Quercus rotundifolia* mit *Pinus silvestris* oder *Pinus halepensis*). Optimal in Lichtungen und Säumen des Steineichenwaldes sowie dessen sonnigen Ersatzgesellschaften, vor allem in trockenen Garriguen zwischen Kleinsträuchern verschiedener Rosmarinetalia- und Aphyllanthion-Gesellschaften. Außerdem in der montanen Stufe im Saum sommergrüner Eichenwälder (*Quercus pubescens* und *Quercus faginea* bzw. *valentina*) sowie häufig in trockenwarmen Kiefernwäldern (für Einzelheiten siehe Bolliger & al. 1992).

Ausgewählte Belege

FRANKREICH: ALPES MARITIMES: Toudon, 1250 m, 21.8.1983, *coll. ignot.* (NICE). — ALPES-DE-HAUTE-PROVENCE: Annot, Mont Vérgons, 18.8.1874, *Reverchon* (BR); zw. Manosque und Valensole, 1,4 km NW des Weilers “St. Grégoire”, 440 m, 21.9.1986, *Bolliger* (BERN); Reillanne, Quartier de Pierrefeu, 16.9.1973, *Martin* (BR, G, L, M, MAF); zw. Vachères und Banon, 4,5 km S von Banon, W des Berges “St.-Laurent”, 720 m, 20.9.1986, *Bolliger* (BERN); Forêt de Vachères, 18.10.1861, *coll. ignot.* (NICE); zw. Reillanne und Vachères, 2,7 km N der Kirche von Reillanne, 720 m, 20.9.1986, *Bolliger* (BERN). — AUDE: Narbonne, 1822, Dehle (P); a l’ouest de Niort-de-Sault, au bord de la D-20, 1000 m, 14.8.1987, *Terrisse* (BERN). — AVEYRON: An der D. 32 zwischen Boyne und le Buffarel, NNW der Kirche von Boyne (15 km NNE Millau), 640 m, 26.8.1983, *Bolliger* (BERN); Rivière-sur-Tarn, au dessus de Boyne, dans la



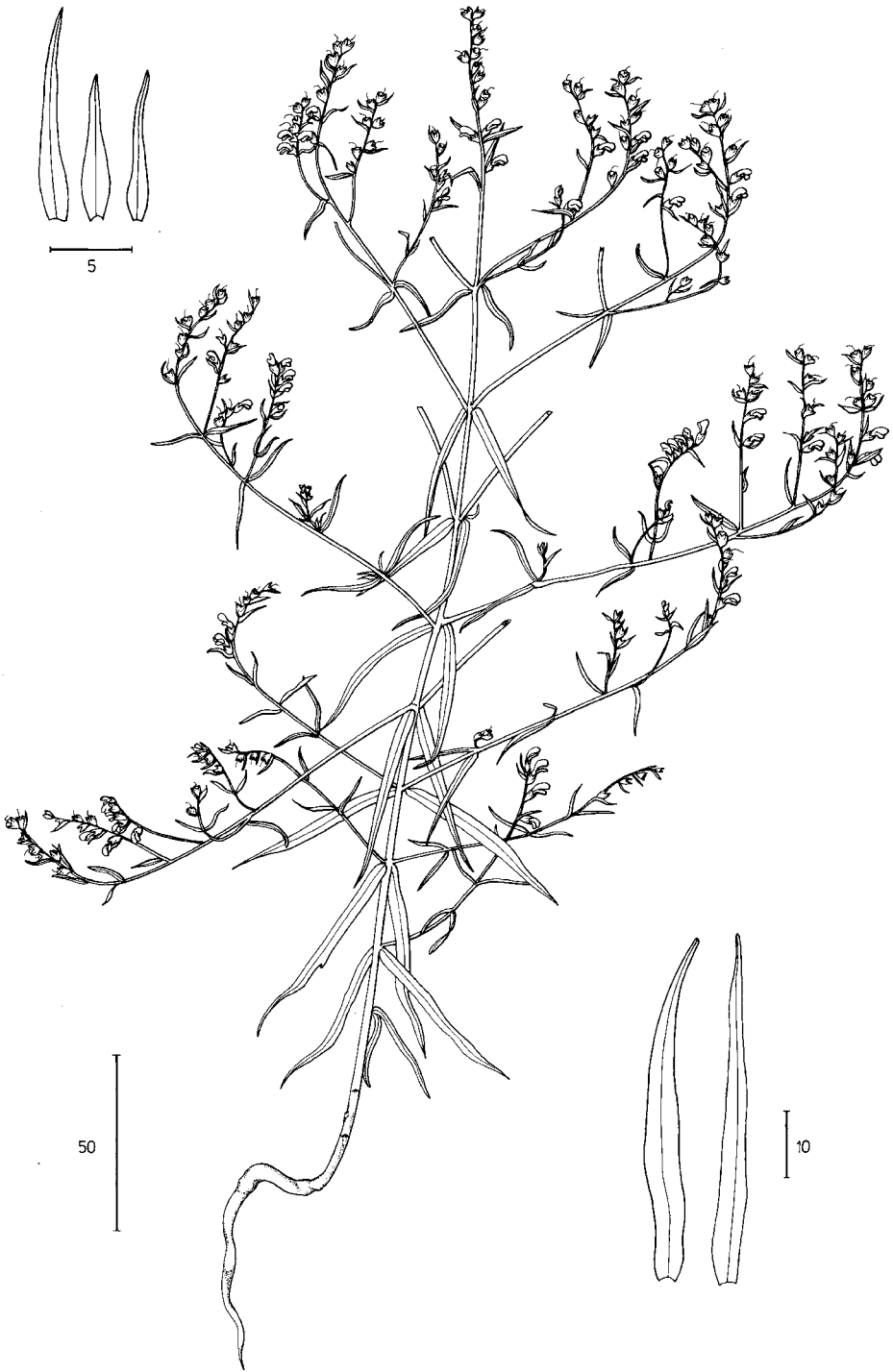


Abb. 27. *Odontites viscosus* subsp. *viscosus* – Habitus (verblühende Pflanze mit jungen Kapseln), rechts unten Stengelblätter, links oben Brakteen.

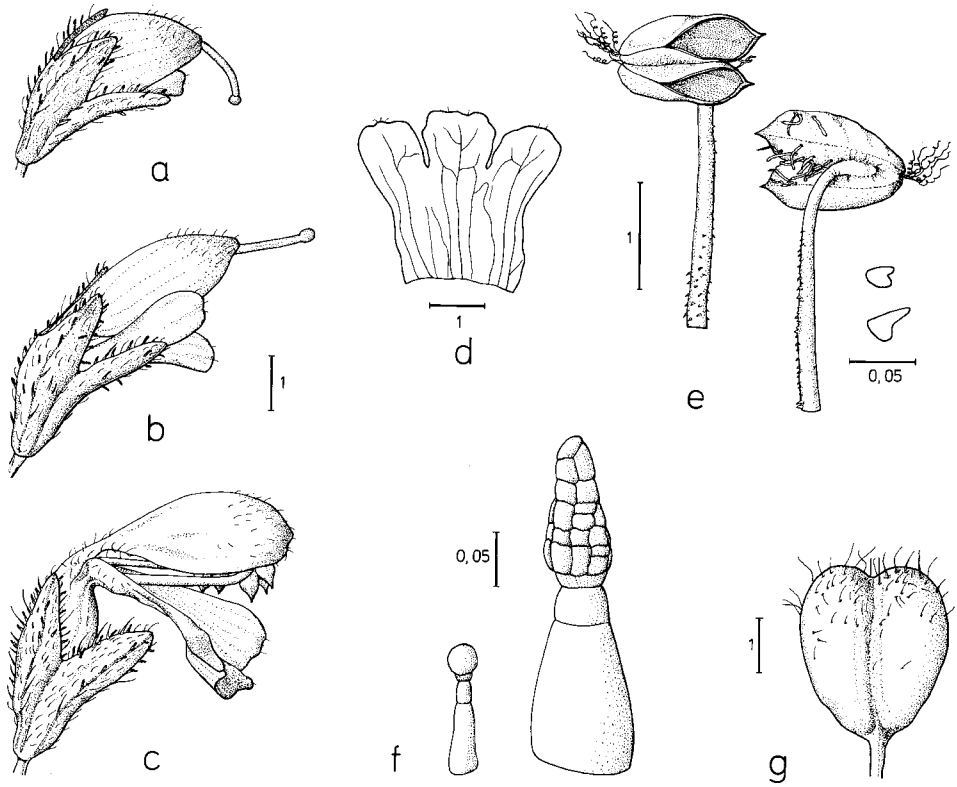


Abb. 28. *Odontites viscosus* subsp. *viscosus*; a: Blütenknospe mit herausragenden Griffel, b: junge Blüte, Übergang zu männlichem Stadium, c: offene Blüte, d: Kron-Unterlippe, e: Staubblätter ventral und dorsal, Papillen des Filamentes, f: Kurz- und Stieldrüsen des Kelches, g: Kapsel (Kelch entfernt).

côte du Buffarel, 600 m, 11.8.1974, *Bernard & Fabre* (BR, G, LISE, M, MAF.); Vallée du Tarn, coteaux en face de Peyrelade, 500 m, 6.9.1893, *Coste* (MPU-Coste, P). — BOUCHES-DU-RHÔNE: Près d' Aix en Provence, clairières à la Reyrié, 9.1890, *Bruyas* (BM); Allauch, Au vallon de la Vache, 230 m, 7.9.1926, *Samat* (BCF, BM, Z); La Crau, près Saint-Hippolyte, 17.9.1933, *Tallon* (BCF, Z); an der D. 17 zwischen Eyguières und Mouriès, 5 km W von Eyguières (12,5 km NW Salon-de-Provence), im Straßengraben und an der Straßenböschung am Rande des Steineichenwäldchens, 100 m, 31.8.1983, *Bolliger* (BERN); Marseille, 10.1849, *Brébifsan* (G); *ibid.*, coteaux à château Gomber, 28.9.1859, *Roux & Blaizer* (G, P); *ibid.*, Saint-Antoine, au vallon de Peirar, 1905, *Reynier* (BM); Martigues, collines de Caronte, 8.1876, *Autheman* (G); Septèmes, collines et vallons incultes, 13.9.1871, *Reynier* (BM). — DRÔME: Baronnies, Lachen, bois de Lachau, Mara-Blache, 920 m, 21.8.1940, *Litardière* (BR, LISE); Bois sur la route de Crest à Marsanne, en face d' Antichamp, 21.9.1952, *Terré* (BR, G, RAB). — HAUTE GARONNE: Vallée de la Garonne entre Barbazan et Gake, 1450–1500 m, 19.8.1913, *Soulie* (MPU-Coste); Ribiers, Mont Rognoise, 8.1894, *Reverchon* (L). — HAUTES ALPES: Briançon, Mont Genève, 20.8.1842, *Jordan* (G, JE, L, P); *ibid.* 31.8.1886, *Jordan* (NICE); *ibid.*, 15.8.1986, *Angerer* (M); *ibid.*, Bois arides, 19.9.1871, *Reverchon* (G); *ibid.*, 1550 m, 12.8.1897, *Brachet* (P, Z); *ibid.*, 1600 m, 17.8.1897, *Brachet* (B); *ibid.*, 6.8. & 24.9.1881, *Lannes* (BR, L, P); *ibid.*, 24.7.1986, *Angerer* (M); *ibid.*, zw. Montgenèvre und la Vachette, ca. 2 km nach Montgenèvre, vor der ersten großen Haarnadelkurve am SSW-exponierten Hang, 1760 m,

19.9.1986, *Bolliger* (BERN); Durance-Tal, oberhalb la Roche-de-Rame, ca. 0,8 km E der Kirche von la Roche, 1180 m, 2.9.1983, *Bolliger* (BERN); La Roche de Briançon, 15.9.1872, *Reverchon* (BR); Val-des-Prés, 1380 m, 17.10.1894, *Brachet* (G); Vallée de Cervières, bois de pins sur la rive droite de la Cerverette, 10.8.1875, *Faure* (BR, NICE, Z). — HAUTES PYRÉNÉES: La Caillade de Gignac, 12.9.1884, *Aubouy* (RAB); près Mauléon-Barousse, *Deville* (P); NE Mauléon, Wiesen nordöstlich der Straße Thèbe-Troubat, 800–900 m, 31.7.1971, *Merxmüller & Zollitsch* (M); *ibid.*, 200 m vor dem Ortsschild von Thebe, 5.9.1974, *Merxmüller & Lippert* (M). — HÉRAULT: Aniane, collines vis à vis le mas de Daumas, *Loret* (P); Béziers, 3.9.1891, *Sennen* (BR); *ibid.*, 3.9.1896, *Sennen* (BR); *ibid.*, garrigue de Bayssan, 9.1895, *Sennen* (BR, G, JE); *ibid.*, garrigues du Nègre, 1.9.1891, *Mouret* (BR, G, JE, MPU-Coste, NICE, P); *ibid.*, sur les coteaux, 7.9.1892, *Sennen* (Z); *ibid.*, garrigues sur la route de Lespignan, 100 m, 15.9.1902, *Rey-Pailhade* (LY); entre Béziers et Lespignan, coteaux de la Madeleine, 18.8.1859, *Alioth* (G); *ibid.*, 22.7.1863 & 3.8.1869, *Thévénard* (B); *ibid.*, 1.8.1894, *Braun* (G); Capin (Aniane), 19.9.1886, (MPU-Coste); Gignac, bois près la campagne de Capin, 19.9.1880, *Loret* (BR, P); Montpellier, 12.9.1884, *Aubouy* (M). — LOZÈRE: Gorges du Tarn entre les Vignes et la Malène, 600 m, 17.9.1917, *Soulié* (MPU-Coste). — PYRÉNÉES-ORIENTALES: Contre Font Pedrouse, 7./8.1837, *Bubani* (G); Llo, près d'un sentier à l' est du village, 1490 m, 17.8.1987, *Terrisse* (BERN); Olette, 8.1883, *Grenier* (P); a l'ouest d' Olette, au bord de la D-4, 990 m, 22.8.1987, *Terrisse* (BERN); près Prades, 9.1841, *Bastling* (JE); *ibid.*, 9.1847, *Barthing* (GOET); entre Thuès et Olette, 750 m, *Soulié* (MPU-Coste, P); Vernet, *Loret* (P); Près de Villefranche, Tracade d' Ambulla, 3.9.1881, *Guillon* (BM, BR, NICE, P); *ibid.*, 5.9.1851, *Godron* (BM, G, JE, P). — SAVOIE: Lanslebourg, *Huguenin* (G, K); Hte.-Maurienne, oberhalb le Verney, 1400 m, 18.9.1986, *Bolliger* (BERN). — VAR: Ampus, 28.9.1887, *Albert* (G, JE, MPU-Coste, NICE, P); Aups, au bord de la R.N. 557, direction Moustiers-Sainte Marie, "Les Gipières, 27.9.1972, *Berger* (BR, G, L, LISE, M, MAF); Draguignan, 9.1834, *Perreymond* (K); Notre-Dame-des-Angeles, lieux secs et montueux, 21.8.1853, *Perrier* (G, LY); Col de Rians, sous-bois rocailleux, 7.9.1956, *Gavelle* (BR, G, RAB); an der D. 32 zwischen Tavernes und Le Logis, 3,5 km W Le Logis (34 km WNW Draguignan), 420 m, 31.8.1983, *Bolliger* (BERN); Tourtour, Coteaux secs, dolomitiques, 21.9.1921, *Jahandiez* (M); Vérignon, 22.7.1878, *Loret* (P); Straße von Vérignon nach Ampus, etwa 3 km nach Vérignon (17 km NW von Draguignan), 610 m, 21.9.1984, *Bolliger* (BERN). — VAUCLUSE: Environs d' Avignon, 16.9.1879, *Delacour* (G, LY); Caumont, colline Piedcau, 80 m, 15.9.1985, *Perrin* (G, M); Flassan, bois de Fonterrasse, 28.9.1877, *Reverchon* (Z); Laurmarin, 10.9.1849, *Kralik* (G); Morières, près Avignon, 1.9.1875, *Delacour* (BR, LY, NICE, P, Z).

SCHWEIZ: WALLIS: Val d'Anniviers, 5.8.1904, *Knetsch* (Z); *ibid.*, zwischen beiden Schluchten von Pontis, 1050 m, 9.8.1948, *Sulger Büel* (BM); Ardon bei Lecule, *Frey* (Z); Bawald, am Fußweg Bratsch-Änggersch, ca. 0.3 km N der Kirche von Bratsch, 1220 m, 21.8.1983, *Bolliger* (BERN); Berunnaz près de Sierre, 7.1875, *Wolf* (Z); Isières, 1200 m, 25.8.1898, *Besse* (Z); Föhrenwälder unter Inden gg. Leuk, 21.7.1941, *Bär* (Z); Leuk, 7.1859, *Bemet* (G); *ibid.*, versus Albinen, 3000 m, 2.9.1861, *Brügger* (K); zw. Leukerbad und Varen, 4.9.1903, *Thellung* (Z); sur Louèche, 23.7.1884, *Favrat* (G); près de Niouc à l' entrée de la vallée d' Anniviers, 800 m, 8.1880, *Wolf* (L, P, Z); Niouc propre Siders, 950 m, 14.8.1887, *Bemoulli* (JE, K); Pfywald (Bois de Finges) bei Sierre, 6.1875, *Candrian* (Z); *ibid.*, 8.1879, *Favrat* (BR); *ibid.*, 1.10.1897, *Wolf* (Z); *ibid.*, 4.8.1890, *Gave* (RO); *ibid.*, 668 m, 5.8.1904, *Knetsch* (Z); *ibid.*, 17.8.1918, c. 550 m, *Jaquet* (Z); *ibid.*, 13.7.1939, *Schmid & Bär* (Z); *ibid.*, 8.1957, *Merxmüller & Wiedmann* (M); links der Straße Sierre-Pfyn (150 m von der Rhonebrücke im Föhrenwald), 19.8.1947, *Kilcher* (Z); *ibid.*, unmittelbar am N-S-verlaufenden Sträßchen durch den Wald, 100 m nach der Abzweigung des Sträßchens von der Straße Sierre-Leuk, 2 km S der Kirche von Salgesch, 580 m, 21.8.1983, *Bolliger* (BERN); Pinetum supra Varona (Varonne), 7.1790, *von Haller* (G); *ibid.*, 1000 m, 29.8.1931, *Wilczek* (Z); *ibid.*, 10.9.1869, *Bemet* (G); *ibid.*, in silvis, 1878, *Wolf* (JE, RO); Vella au dessus de Premploz (Conthey), 23.8.1900, *Besse* (JE).

ITALIEN: PIEMONTE: Alpi Cozie, Tal der Dora Riparia, bei Ulzio, 1100 m, 2.8.1951, *Merxmüller*

& Wiedmann (M); Tal der Dora di Bardonecchia, bei Signols, 300 m N der Ortschaft am S-exponierten Steilhang (45°), 1160 m, 19.9.1986, *Bolliger* (BERN); Val di Susa, Bussolena, boschi sopra Pietrabianca, 18.9.1903, *Ferrari* (JE, RO); *ibid.*, Bussoleno, in silvaticis, infra lucis Falce-magna et Comba Pietrabianca dictis, 750 m, 18.9.1914, *Ferrari* (BM, G, RO, Z); *ibid.*, Trockenhang zwischen Oulx und Bardonecchia, 28.8.1975, *Merxmüller & Wiedmann* (M).

SPANIEN: ALAVA: Kuartango, Tetxa, 600 m, 30.8.1985, *Alejandre* (BERN); zw. Subijana u. Morillas, Desfiladero de Tetxa, 24.8.1985, *Martinez* (G, SEV); Valdegovia, Cerro Ribota, 26.9.1985, *Alejandre* (BERN). — BARCELONA: Zw. Campdevanol und la Pobla de Lillet, etwa 2,5 km vor la Pobla, 1000 m, 18.9.1984, *Bolliger* (BERN); La Panadella-Santa Coloma Queijal, 800 m, 31.8.1969 & 1.10.1970, *Montserrat* (JACA); zw. Tarrasa und Rellinas, etwa 5,3 km nach Tarrasa, 520 m, 19.9.1985, *Bolliger* (BERN). — BURGOS: Encinilla, 19.10.1851/52, *Lange* (JE, K); Oña, cerca ya del río Ebro, salida de las gargantas del río Oca, 350 m, 12.9.1983, *Montserrat* (JACA); Trespaderne, laderas pedregosas, muy caldeadas en el desfiladero del Ebro, 600 m, 3.9.1985, *Alejandre* (BERN). — CASTELLON: An der Straße von Cintores nach la Iglesia del Cid, etwa 3 km SW von Cintores, an W-exp. Hang, 1200 m, 12.9.1984, *Bolliger* (BERN). — GERONA: Valle de Biaña c. Olot, 9.1878, *Bolos* (MAF); Olot, 600 m, 8.1879, *Tremols* (Z); El Sagnari (Vall de Ribes.), 800 m, 31.8.1984, *Vigo* (BCC, BERN); Pr. Santa Pau, 475 m, 23.8.1949, *Boldòs* (LISE). — Huesca: Agüero, Iglesia de Santiago, 700 m, 12.9.1979, *Montserrat* (JACA); Apiés, pie de la Pena San Miguel lugar quemado, 800 m, 21.9.1978, *Montserrat* (JACA); Asin de Broto, ca. Fiscal, près de la rivière Ara, 830 m, 19.8.1974, *Montserrat* (BR, M); *ibid.*, 800 m, 18.10.1979, *Montserrat & al.* (JACA); *ibid.*, unterhalb des Dorfes (am kurvigen Verbindungssträßchen zu der Straße Broto-Boltana, steinige Halde, SW-exp.), 900 m, 29.9.1985, *Bolliger* (BERN); Bergua, codo río Ara, 850 m, 30.6.1973, *Montserrat & Villar* (JACA); Bernues de Jaca, N des Dorfes, am Sträßchen nach San Juan de la Pena, am Straßenrand, 930 m, 28.9.1985, *Bolliger* (BERN); Bielsa, Pineta, bord de la route, 1280 m, 22.8.1979, *Montserrat* (G, JACA, SEV); Cotiella, W-Abhang, 840–900 m, 14.8.1979, *Montserrat* (JACA); entre Ayerbe et Huesca, au bord de la route sur le plateau, à 2 km de Ayerbe, 6.9.1968, *Virant* (G); entre Barbarvén y Seira, 18.10.1979, *Montserrat* (G, JACA); Foz de Biniés, 650 m, 30.6.1980, *Montserrat* (JACA); zw. Graus und Benabarre, bei der Abzweigung nach La Tosquilla, ca. 600 m, 6.9.1988, *Vitek* (WU); Hacia Ainsa, a 1 km de Labuerda, 560 m, 8.9.1983, *Montserrat* (JACA); Hoz entre Maval et Barbastro, 650 m, 7.7.1908, *Soulié* (MPU-Coste); a 1 km de Nueno, 780 m, 28.11.1977, *Montserrat* (JACA); Ordesa, la Carriata parte baja hacia Casa Bergés, 1550 m, 14.8.1978, *Montserrat* (JACA); San Juan de la Peña, am südlichen Ausgang des Wallfahrtsortes, am Sträßchen nach Bernues (12 km SW Jaca), 1300 m, 28.9.1985, *Bolliger* (BERN); *ibid.*, Quejigal proximo al desvio a Botaya, 1150 m, 9.10.1982, *Montserrat* (JACA); Saravillo, Pista de Lavasar, 1600 m, 25.8.1979, *Montserrat & al.* (G, JACA, M, SEV); Sobre la carretera, entre San Felices y Agüero, 720 m, 18.10.1971, *Montserrat* (JACA); Turbon (W-Abhang), am Sträßchen von Campo nach Vilas de Turbo, etwa 3 km vor Egea, an W-exponiertem Steilhang, 1000 m, 15.9.1984, *Bolliger* (BERN); *ibid.*, am Sträßchen von Campo nach Vilas de Turbo, zwischen Aguascalas und Egea, etwa 1 km E von Aguascalas, im Tälchen des Rio Riatvo, 850 m, 15.9.1984, *Bolliger* (BERN); Viacamp (Ribagorza), 800 m, 16.9.1974, *Montserrat* (JACA); zw. Huerto und Sesa, 400 m, 15.8.1977, *Montserrat* (JACA). — LLEIDA: Straße von Adrall nach Sort, 1500 m, 25.8.1966, *Merxmüller & Grau* (M); Val d' Aran, entre Viella et Vilach, 1100 m, 26.8.1935, *Estival* (BCF, BR, RAB, Z); Segre-Tal, W von Adrall, ca. 1 km SE von Avellanet, 1100 m, 1.9.1988, *Vitek* (WU); Llesp (Alta Ribagorça), 1000 m, 20.9.1984, *Ninot* (BERN); Westabhang des "Lorri o Rubio", Tälchen des "Barranco del Canto", zwischen Sort und Vilamur, etwa 3 km SE von Sort, an WSW-exponiertem Steilhang, 1000 m, 16.9.1984, *Bolliger* (BERN); entre Sort y Vilamur, carrascal pedregoso conquejiga, sobre esquistos, a umos, 1000 m, 13.9.1981, *Villar* (JACA); Viella (coteaux cale au dessus de Casarill), 1200 m, 10.8.1912, *Soulié* (MPU-Coste). — NAVARRA: Lizarraga, carrascal-campos, bajando a Estella, 750 m, 18.9.1982, *Montserrat* (JACA). — TERUEL: Aragon, Pied de la Sierra Jabalambre, 1300 m, 13.8.1930, *Gamir & Pau* (BCF, BM, G, MAF, RAB); La Puebla de Valverde,

puerto Escandon-vertiente SE Junto N-234, 1200 m, 30.9.1984, *Villar* (JACA); Segre-Tal W von Adrall; ca. 1 km SE von Avellanet, 1100 m, 1.9.1988, *Vitek* (WU). — VALENCIA: Partes altas de la Sierra de la Murta, *Borja* (MAF). — ZARAGOZA: Biel, matorral seco con gayuba en collado a 4 km de Fuencalderas, 800 m, 14.10.1969, *Montserrat* (JACA); Curvas de Concilio, 590 m, 29.9.1979, *Montserrat* (JACA); Carrascal entre Miramont-Vents Garrica, 500 m, 10.11.1971, *Montserrat* (JACA).

**12.4.2. *Odontites viscosus* subsp. *australis*** (Boiss.) Jahand. & Maire, Cat. Pl. Maroc 3: 691. 1934 – Bolliger 1992: Abb. 6–7.

≡ *Odontites viscosus* var. *australis* Boiss., Voy. Bot. Espagne 2: 471. 1841 ≡ *Odontites hispanicus* Boiss. & Reut., Pugill. Pl. Afr. Bot. Hispan.: 91. 1852. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Spanien], “in dumosis calidis regionis montanae, supra Yunquera ad radices montis Sierra de la Nieve loco el Desierto dicto, circa San Anton Hænseler et Granada Rambur”, 2500’–3000’, *Boissier* (G!).

= *Odontites viscosus* subsp. *asturicus* M. Laínz in Supl. Ci. Bol. Inst. Estud. Asturianos 22: 27. 1976 ≡ *Odontites asturicus* (M. Laínz) M. Laínz, Mis Contrib. Conocim. Fl. Asturias: 57. 1982.

*Stengel* 15–40(60) cm hoch; Seitenäste im mittleren Teil des Stengels im Winkel von (50)60–70(80)° abstehend; *Brakteen* im unteren Teil der Floreszenz rhombisch, schmal-rhombisch oder ei-lanzettlich, 3,2–6,7 mm lang, 2–3,5 mal so lang wie breit, am Rande meist dicht und lang wimperig behaart (mit (15)20–50(60) 0,4 mm langen Haaren); *Kelch* auf der ganzen Fläche dicht und bis 0,4 mm lang behaart, *Kelchzipfel* am Rand dicht wimperig behaart (Wimperhaare 0,3–0,8 mm lang); Stieldrüsen des Fruchtkelches 0,3–0,6 mm lang, mit kegelförmigem Drüsenkopf, dieser 0,08–0,13 mm lang, 1,3–1,9× so lang wie breit, aus bis zu 100 Zellen bestehend; *Krone* meist hellgelb (schwefelgelb), selten purpurbraun; Mittelzipfel der Kronunterlippe deutlich breiter als lang, 0,5–0,75× so lang wie breit, deutlich ausgerandet (Ausrandung bis 50% der Zipfellänge); Seitenzipfel breiter als lang, 0,6–1× so lang wie breit; *Kapsel* verkehrt-herzförmig (am Griffelansatz deutlich ausgerandet), 2,8–3,7 mm lang, 1,25–1,5× so lang wie breit.

Variation: Populationen verschiedener Gebiete unterscheiden sich zum Teil stark in der Form und in der Behaarung der Brakteen (rhombisch bis ei-lanzettlich, dicht lang-bärtig bis ziemlich spärlich behaart) und die Blütenfarbe kann selbst innerhalb einer Population verschieden sein (meist gelb, selten auch braunviolett). Mit der subsp. *viscosus* ist die subsp. *australis* durch Zwischenformen verbunden (Belege siehe unten). Die von Lainz (1976) von der Peña Ubiña als *O. viscosus* subsp. *asturicus* beschriebene farbdimorphe Sippe ist deshalb besser als eine lokale Variante der subsp. *australis* aufzufassen (vergleiche Bolliger & al. 1992: 216).

Verbreitung (Abb. 26): In Spanien zerstreut von der Sierra de Ronda, Sierra de Alhama und Sierra Nevada nordwärts bis zum Ebro und zum Kantabrischen Gebirge (Léon). Sehr selten in Marokko im zentralen und westlichen Rif.

Standort: 600–1800 m. In der kollinen Stufe wie subsp. *viscosus* in lichten Steineichenwäldern und deren Ersatzgesellschaften. In der montanen Stufe vor allem in trockenwarmen Kiefernwäldern sowie in Eichenmischwäldern (*Quercus rotundifolia* oder *Quercus valentina*).

Ausgewählte Belege

MAROKKO: RIF OCCIDENTAL: Jbel Arhroud, sapinière, 1800 m, 20.10.1961, *Sauvage* (RAB); *ibid.*, flanc N, sapinières, 1540 m, 17.7.1971, *Raynaud* (RAB); *ibid.*, peuplement de pin noir aux environs de Talasemtane, 1700 m, 19.10.1961, *Sauvage* (MPU, RAB). — RIF CENTRAL: Jbel Tazaote, matoral bas de chêne vert, 1800 m, 6.8.1964, *Sauvage* (BR, L, LISE, RAB).

SPANIEN: ALBACETE: Case de la Sierra de San-Juan de la Pena, 27.8.1969, *Borja* (MAF). — ALMERIA: In sylvis ad basim Sierrae de Maria, 1100 m, 7.1890, *Porta & Bigo* (B, BM, BR, G, JE, K, M, MA, MPU, P). — ASTURIAS: Pola de Somiedo, 23.8.1985, *Guitian* (BERN). — CIUDAD REAL: Los Mirones, 14.7.1934, *Allo* (LISE). — CUENCA: Alvededores del Solán,

3.9.1941, *Caballero* (MA); Cañaveras (Bascuñana), 3.9.1966, *Rivas Goday & Borja* (MAF); Tragacete, Pics de S. Felipe, 1600–1750 m, 19.7.1975, *Villar* (JACA). — GUADALAJARA: Argecilla, 1000 m, 27.8.1977, *Segura Zubizarreta* (M); am Sträßchen von Brihuega zur Hauptstraße Guadalajara-Soria (N II), 800 m vor der Einmündung, ca. 880 m, 26.9.1985, *M. & R. Bolliger* (BERN); Galve de Sorbe, 1400 m, 31.7.1982, *Segura Zubizarreta* (M); Renera, tomillares gypsicoles, 21.9.1972, *Rivas Goday & Rivas-Martinez* (B, BR, G, M, MAF, RAB, SEV). — GRANADA: In montibus supra Alfacar, 8.1849, *Reuter* (G); *ibid.*, 22.7.1883, *Nilsson* (BM, Z); Dehesa del Camarate, 1700 m, 10.9.1979, *Mesa* (MAF, SEV, VF); Sierra del Cuarto, 1500 m, 7.1902, *Reverchon* (G, MPU); Sierra de Guejar, 8.1855, *del Campo* (P); Lugros, Dehesa del Camarate, 1700 m, 10.9.1979, *Mesa* (VF); zw. El Molinillo und Huetor-Santillan, 5 km nach El Molinillo (Gudix-Granada), 23.9.1985, *M. & R. Bolliger* (BERN); Sierra Nevada, infra Güéjar, 3000', 6.9.1847, *Willkomm* (K); *ibid.*, Pennon de Canales, *Del Campo* (G, JE, K, M, P); La Puebla, 1200 m, 7.1900, *Reverchon* (B, G); 10 km NNW of Puebla de Don Fadrique, 5 km S. of Puerto de Pinar, 1550 m, 5.7.1979, *Cannon & al.* (BM). — JAÉN: Sierra de Cazorla, 1500 m, 7.1901, *Reverchon* (BM, G, JE, MPU, P); Gutar (ca. Villanueva del Arzobispo), 620 m, 13.10.1978, *Montserrat* (JACA); Sierra de Segura, 12.9.1954, *Galiano* (MAF, SEV). — LA RIOJA: Cenicero, Riba Rey, 660 m, 7.9.1985, *Alejandro* (BERN). Soria: Abión, 1000 m, 19.9.1975, *Segura Zubizarreta* (B, BR, M, MAF, RAB, SEV); Mazateron, 28.9.1975, *Segura Zubizarreta* (M); am Sträßchen Zárabes-Abión, ca. 1 km nach Abión, ca. 1000 m, *M. & R. Bolliger* (BERN). — LEON: Zw. La Bañeza und Astorga, 17.8.1962, *Merxmüller & Wiedmann* (M); Massiv der Peña Ubiña, S-Hang der Peña Vera, 1670–1740 m, 5.8.1972, *Buttler & Erben* (M). — MADRID: Dehesa de Arganda, 10.10.1932, *Pau* (MAF); *ibid.*, 2.10.1975, *Borja Carbonell* (MAF); Morata de Tajuña, 17.8.1919, *Nicosos* (MA). — MALAGA: Sierra de Cómpeta, 850–900 m, 7.7.1973, *Cabezudo & Valdés* (G, SEV); Puerto del Collado (Cómpeta), 890 m, 27.8.1977, *López* (MAF, SEV); Ronda, lieux ombragés sur le calcaire, 18.8.1889, *Lange* (BM, BR, G, JE, MA, MPU, K, P, Z). — ORENSE: El Barco, loco dicto Xardoal, 600 m, 19.8.1971, *Lainz* (BR, G, JACA, LISE, L, M, MA, MAF, SEV). — OVIEDO: An der Straße von Campomanes zur Peña Ubiña, östl. der Peña Vera, 1500–1600 m, 1.9.1974, *Merxmüller & Lippert* (M). — PALENCIA: Quintana del Puente, 22.10.1974, *Montserrat* (JACA). — TERUEL: Origuela, bois de pins, 1500 m, 8.1895, *Reverchon* (G, MPU, Z). — TOLEDO: Huerta de Valdecara, 22.9.1981, *Laorga* (MAF). — VALLADOLID: La Santa Espina, 6.9.1915, *Elias* (BM, JE, MA).

#### Zwischenformen von subsp. *viscosus* und subsp. *australis*

SPANIEN: ALAVA: Zambrana, Mte. Cabrera, Claros de romerales, 500 m, 23.8.1985, *Alejandro* (BERN). — BURGOS: Encio, 610 m, 7.9.1985, *Alejandro* (BERN). — LA RIOJA: Cidamón, 580 m, 7.9.1985, *Alejandro* (BERN). — LOGRONO: Lagunilla, marnes calcaires, 700 m, 5.9.1935, *Camara* (BCF, G, MA, MAF). — NAVARRA: Fitero, in argillosis-gypsaceis, 700 m, 9.10.1976, *Segura Zubizarreta* (M, SEV). — TERUEL: Sierra d'Albarracin, 1500 m, 8.1894, *Reverchon* (P); Camarena, à Mansana, 900 m, 8.1892, *Reverchon* (B, G, GOET, M, MPU-Coste, P, Z); Sierra de Gudar, matorrales del Aphyllanthion, 8.1960, *Borja* (MAF); Manzanera, in quercetis, 8.1930, *Beltran* (B, M); Valacloche, 800 m, 8.1893, *Reverchon* (G, L, M). — ZARAGOZA: Agulión, 800 m, 30.9.1979, *Villar* (JACA).

**12.4.3. *Odontites viscosus* subsp. *lusitanicus* Bolliger, subsp. *nova*** – Bolliger 1992: Abb. 6–7. Holotypus: [Portugal], Serra de S. Luiz, 9.1880, *J. Daveau* (G!).

Bracteae rhombicae vel ovati-lanceolatae, 2–3-plo longiores quam latiores, margine breviciliatae pilis 0,2–0,4 mm longis; calyx conspicue multiglandulosus; capsula obovoidea vel suboblonga, 1,5–1,8-plo longior quam latior.

*Pflanze* 15–40(60) cm hoch; Seitenäste im mittleren Teil des Stengels im Winkel von (35)40–50(60)° abstehend; *Brakteen* im unteren Teil der Floreszenz rhombisch bis ei-lanzettlich, 3,7–

5,2 mm lang, 2–3× so lang wie breit, am Rande locker wimperig behaart, mit 25–60 0,2–0,4(0,8) mm langen Wimperhaaren; *Kelch* mit bis 0,3 mm langen einfachen Haaren und auffallend reichdrüsig; Stieldrüsen des Fruchtkelches 0,3–0,5 mm lang, mit kegelförmigem Drüsenkopf, dieser 0,12–0,14 mm lang, 1,6–2× so lang wie breit, aus bis zu 80 Zellen bestehend; *Kelchzipfel* ohne oder nur mit wenigen bis 0,6 mm langen Wimperhaaren; *Krone* hellgelb (schwefelgelb); Mittelzipfel der Kronunterlippe breiter als lang, 0,6–0,8× so lang wie breit, nicht oder nur wenig ausgerandet (Ausrandung bis 25% der Zipfellänge), etwa so lang wie die Seitenzipfel; Seitenzipfel 1–1,3 mm lang, 0,7–1× so lang wie breit; *Kapsel* obovoid bis fast rechteckig im Umriß, am Griffelansatz nicht ausgerandet, 3,4–4,4 mm lang, 1,5–1,8× so lang wie breit.

Variation: Die Pflanzen aus der Serra de São Luís unterscheiden sich von jenen vom Cabo Espichel durch länger behaarte *Brakteen* sowie durch einen stumpferen Abstehwinkel der Seitenäste.

Verbreitung (Abb. 26): Endemit der küstennahen Gebiete der Provinz Estremadura, Portugal, zwischen Setúbal (Serra de São Luís) und Cabo Espichel.

Standort: Von 50 m am Cabo Espichel (auf Kalkfels-Treppen in der Nähe der Küstenfelsen im lichten Gebüsch mit *Quercus coccifera*, *Phillyrea angustifolia* und *Ulex densus*) bis auf 370 m (an "trockenen Standorten auf Kalk") in der Serra de São Luís bei Setúbal.

#### Gesehene Belege

PORTUGAL: ESTREMADURA: Cabo Espichel, Cha dos Navegantes, 50 m, 28.8.1986, *Saraiva, Figueiredo & Vieira* (BERN, LISE); monte Junto, reg. superioris, 7.1839, *Welwitsch* (BM, G, L); Serra de S. Luiz, Carnaceas, 8.1885, *Daveau* (BM, BR G, LISU, MPU, NICE, P); Sesimbra, 100 m, 8.1939, *da Silva* (JE); *ibid.*, 7.1947, *Bento R.* (Z); *ibid.*, prox. do Moinho do Facho, 24.7.1947, *Rainha* (BCF, LISE); Setubal, 8.1900, *Luisier* (G, MPU).

**12.4.4. *Odontites viscosus* subsp. *eriopodus*** Litard. & Maire in Mém. Soc. Sci. Nat. Maroc 26: 31. 1930 – Bolliger & al. 1992: Abb. 6–7.

Lectotypus (hier ausgewählt): [Marokko], "in calvitiis quercetorum et pinetorum Atlantis Medii, inter Anocer et Dayet-Achlef, solo calcareo", 1500–1600 m, *Litardière & Maire* (MPU!).

*Stengel* 15–35(55) cm hoch; Seitenäste im mittleren Teil des Stengels im Winkel von (40)45–60(70)° abstehend; *Brakteen* im unteren Teil der Floreszenz rhombisch bis eilanzettlich, 4,4–6 mm lang, 2–3× so lang wie breit, unterseits und vor allem am Rande dicht wollig behaart, mit 60–100 0,5–1,2 mm langen randständigen Wimperhaaren; *Kelch* auf der ganzen Fläche dicht und relativ lang behaart (Haare bis 0,4 mm lang), mit langwimperig behaarten Zipfeln (Wimperhaare 0,3–0,8 mm lang); Stieldrüsen des Fruchtkelches 0,3–0,5 mm lang, mit sehr breitem Köpfchen, dieses 0,07–0,1 mm lang, 1–1,3× so lang wie breit, aus bis zu 90 Zellen bestehend; *Krone* hellgelb (schwefelgelb); Mittelzipfel der Kronunterlippe breiter als lang, 0,6–0,8× so lang wie breit, stets deutlich bis zur Hälfte ausgerandet, deutlich länger als die Seitenzipfel (1,3–1,7× so lang wie diese; Seitenzipfel auffallend kurz, 0,5–0,9 mm lang, transversal-oval, nur etwa halb so lang wie breit (L:B = 0,5–0,6); *Kapsel* verkehrt-herzförmig, am Griffelansatz deutlich ausgerandet, 3,3–3,7 mm lang, 1,25–1,4× so lang wie breit.

Verbreitung (Abb. 26): Selten im Mittleren Atlas von Marokko (Prov. Ifrane) sowie im westlichen Kleinen Atlas von Algerien (Berge von Tlemcen).

Standort: 1470–1550 m. Bei Ifrane an besonders bodenfrischen und luftfeuchten Kleinstandorten (Bachtälchen, am Fuße und auf Simsens von nordexponierten Kalkfelswänden, im Halbschatten von *Quercus rotundifolia*-Wäldchen), zusammen mit *Odontites powellii*.

#### Gesehene Belege

MAROKKO: Mittlerer Atlas, an der Straße von Ifrane nach Zaouïa d'Ifrane, gegenüber des "Re-

fuge du Val d'Ifrane", felsiger Steilhang, 1475 m, 23.8.1980, *Bolliger & Moser* (BERN); pr. Dayet-Achlef, in calvitis silvarum, 1550 m, 15.8.1924, *Maire* (RAB).  
ALGERIEN: Terny, à Aïn-Ghoraba, 1300 m, 11.8.1932, *Faure* (BR, JE, RAB).

**12.4.5. *Odontites viscosus* subsp. *granatensis*** (Boiss.) Bolliger in Flora 186: 217. 1992. – Bolliger & al. 1992: Abb. 6–7.

≡ *Odontites granatensis* Boiss., Elench. Pl. Nov.: 71. 1838. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Spanien], "in dumetis Sierra Nevada, alt. 6500'–7000'", 8.1837, *Boissier* (G!; Isolectotypi: BR!, G!, GOET!, M!).

*Stengel* 8–15(20) cm hoch; Seitenäste im mittleren Teil des Stengels im Winkel von (40)45–55(60)° abstehend (Bereicherungszone meist schwach ausgebildet, 1–5 Knoten umfassend); *Brakteen* im unteren Teil der Floreszenz schmal-lanzettlich bis lineal-lanzettlich, 5–8 mm lang, 4,5–8× so lang wie breit, am Rande dicht abstehend behaart, die meisten Haare 0,2–0,6 mm lang (nur wenige länger als 0,6 mm); *Kelch* auf der ganzen Fläche dicht 0,1–0,2(0,3) mm lang behaart, *Kelchzipfel* abstehend-wimperig behaart (Haare bis 0,5 mm lang) und reichlich drüsenhaarig; Stieldrüsen des Fruchtkelches 0,3–0,5 mm lang, mit kegelförmigem Drüsenkopf, dieser 0,08–0,13 mm lang, 1,3–1,6× so lang wie breit, aus bis zu 100 Zellen bestehend; *Krone* purpurbraun; Mittelzipfel der Kronunterlippe breiter als lang, 0,5–0,7× so lang wie breit, schwach oder deutlich ausgerandet (Ausrandung bis 20–30% der Zipfellänge); Seitenzipfel 0,9–1,1 mm lang, 0,7–0,9× so lang wie breit; *Kapsel* verkehrt-herzförmig (am Griffelansatz deutlich ausgerandet), 3,3–4 mm lang, 1,4–1,6× so lang wie breit.

Variation: Das wenige existierende Material zeigt keine faßbaren Unterschiede; die Blütenfarbe ist durchgängig braunviolett.

Verbreitung (Abb. 26): Endemit der Sierra Nevada. – Es existieren nur Belege aus dem letzten Jahrhundert. Möglicherweise ist die Sippe bereits ausgestorben.

Standort: 1600–2100 m; Lavendelheiden (*Lavandula latifolia*) mit Dornsträuchern, über 2000 m auch in subalpinen Ginster-Wachholder-Zwergstrauchheiden mit *Juniperus sabina*.

Gesehene Belege

SPANIEN: SIERRA NEVADA: Région alpine, dans les buissons de *Juniperus sabina*, 21.7.1852, *del Campo* (L); supra Cannadikas, *Campo* (BR, JE, M); Dornajo, *Gerhardt* (JE).

## 12.5. *Odontites luteus*-Gruppe

*Annuell* oder selten bis 4-jährig (*O. lanceolatus* subsp. *provincialis*); *Aufblühfolge* akropetal; *Blüten* relativ klein, 5–11mm, protogyn; *Kelch* mit relativ kurzen, 0,03–0,2(0,4) mm langen Stieldrüsen, Stieldrüsen-Köpfchen breit-ellipsoidisch, meistens nur vertikal geteilt, 2–8-zellig, selten durch wenige horizontale Teilungen bis 16-zellig; *Krone* gelb, dicht behaart; *Tube* etwa halb so lang wie die ganze Krone; *Helm* länger als die Unterlippe, ausgerandet; *Unterlippe* bis über die Hälfte in drei fast gleich große Zipfel gespalten (Mittelzipfel: Unterlippe = ± 70%), *Mittelzipfel* spatelförmig verbreitert, leicht ausgerandet, etwa so lang wie breit, nur wenig länger als die gleichgeformten Seitenzipfel. *Staubblätter* weit aus der Kronröhre herausragend, auseinanderstrebend (an den Antheren nicht miteinander verfilzt!); *Filamente* mit 0,1–0,3 mm langen Härchen; *Antheren* um 180° gedreht und deshalb parallel zur Filamentachse stehend, vorderes spitzes Ende nach vorne gerichtet; *Theken* kahl, nur etwa bis zur Hälfte aufreißend; *Konnektiv* mit wenigen Keulenhaaren; *Fruchtknoten* mit 11–18 Samenanlagen; *Griffel* weit aus der Krone herausragend, der Vorderseite (Unterlippe) anliegend, so daß die Narbe unter die Antheren zu liegen kommt; *Chromosomenzahl*: 2n = 20.



**Schlüssel zu den Arten der *Odontites luteus*-Gruppe**

1. Brakteen ganzrandig . . . . . *O. luteus*  
 – Brakteen gezähnt . . . . . 2  
 2. Brakteen 3–7× so lang wie breit; Blüten 7–18 mm (Kelch 4–6 mm); (Westalpen) . . . . .  
 . . . . . *O. lanceolatus*  
 – Brakteen 2,2–2,8× so lang wie breit, auffallend langborstig behaart (Borsten bis 0,8 mm);  
 Blüten 5–8 mm (Kelch 2,5–3,5 mm); (Libanon) . . . . . *O. hispidulus*

**12.6. *Odontites luteus* (L.) Clairv., Man. Herbor. Suisse: 207. 1811 – Bolliger & al. 1990: Abb. 2.**  
 ≡ *Euphrasia lutea* L., Sp. Pl. 2: 604. 1753 ≡ *Orthantha lutea* (L.) A. Kern. ex Wettst. in Engler  
 & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4(3b): 101. 1893 ≡ *Orthanthella lutea* (L.) Rauschert in Feddes  
 Repert. 94: 293. 1983. – Lectotypus: Herb. Linnaeus Nr. 759.5 (LINN!).  
 = *Euphrasia linifolia* L., Sp. Pl. 2: 604. 1753 ≡ *Odontites luteus* subsp. *linifolius* (L.) Rothm. in  
 Mitth. Thüring. Bot. Vereins, ser. 2, 50: 229. 1943. – Lectotypus: Herb. Linnaeus Nr. 759.7 (LINN!).

*Annuelles*, 10–40(70) cm hohes, reichverzweigtes Kraut; *Stengel* unten verholzend und bis 6 mm dick, dicht mit abwärts gebogenen, 0,1–0,5(0,8) mm langen Härchen besetzt; *Unterbau* gut entwickelt, mit 15–25(30) Knoten, davon die oberen 8–22 mit bis 25 cm langen, schräg abstehenden Seitenästen (Abstehwinkel 30–50°); *Stengelblätter* 20–40 × 1–2,5 mm, lineal-lanzettlich, 10–20× so lang wie breit, ganzrandig oder bei den unteren Blättern mit 1–4 undeutlichen Zähnen, frühzeitig abfallend; *Blütenstände* frondo-brakteos, ziemlich lockerblütig, mit 20–40 Blüten, zur Blütezeit 2–4 cm, zur Fruchtzeit bis 5,5 cm lang; *Hemmzone* meist gut ausgebildet, mit 1–7(15) Knoten; *Brakteen* lanzettlich bis fast lineal oder fast nadelförmig, ganzrandig, beidseitig kurzborstig behaart oder verkahlend, die unteren 4–10 × 1–2,2 mm (L:B = 3–5(8)); *Blüten* 5–8 mm lang; *Kelch* zu Beginn der Anthese 2,5–3,5 mm lang, sich während der Fruchtreife nur wenig bis auf 4 mm verlängernd, bis auf etwa zwei Drittel geteilt, meist kurzhaarig (Härchen 0,1 mm, seltener bis 0,4 mm lang), mit sehr kurzen, bis 0,08 mm langen Stieldrüsen; *Kelchzipfel* breit-dreieckig, die oberen 0,7–0,9× so lang wie breit. Kron-Tubus 3,2–3,8 mm, etwa halb so lang wie die Krone; *Helm* 3,5–4 mm; die oberen *Staubblätter* 3,1–3,8 mm, die unteren 3,7–4,3 mm lang; Keulenhärchen des Konnektivs sehr kurz, nur bis 0,2 mm lang; *Pollenkörner* ± 17,3 × 21 µm; *Kapsel* 4–5(–6) mm lang.

Variation: Auch nach der Abtrennung von *O. lanceolatus* (Gaud.) Reichenb. und *O. hispidulus* (Boiss.) Bolliger ist *O. luteus* s. str. nicht einheitlich. Besonders variabel sind die Brakteen (Größe, Form, Dicke), doch scheinen zwischen den extremen Ausprägungsformen fließende Übergänge zu bestehen. Auffallend sind Populationen mit fast nadelförmigen Blättern an der Mittelmeerküste, z. B. in Piniën- und Korkeichenwäldern Südfrankreichs (Maures bei St. Tropez, Dép. Var). Linnée faßte diese als eigene Art auf (*Euphrasia linifolia*), während Rothmalder sie als Unterart zu *O. luteus* stellte. Offensichtlich sind aber Formen mit ericoiden Nadelblättern unabhängig in verschiedenen Gebieten als xeromorphe Anpassung an besonders trockene Sommer entstanden (Sardinien, Italien, S-Frankreich usw.); bei der *linifolius*-Sippe handelt es sich deshalb sehr wahrscheinlich um eine systematisch künstliche Gruppe polytop entstandener lokaler Ökotypen, weshalb ich auf ihre taxonomische Abgrenzung verzichte.

Verbreitung (siehe Bolliger 1993: Abb. 11): W- und SW-Europa (nordwärts bis Pariser Becken, südwärts bis NE-Spanien: Alicante, Valencia, Katalonien), Trockengebiete Mitteleuropas, S-Europa (südwärts bis Sardinien, Sizilien und Albanien-Makedonien), SO-Europa nordostwärts bis zur Wolga-Platte und südostwärts zerstreut bis zum Kaukasus, auf der Krim sowie im östlichen Taurus.

Standort: 0–900(1800) m; sonnige, sommerwarme Trockenrasen (meist auf Kalk), sandige Magerrasen, Grassteppen, Dünen sowie im Saum und in Lichtungen von Kiefern-Eichenwäldern. Schwerpunkt Festuco-Brometea, vor allem im Xerobrometum und in kontinental getönten

Festucetalia valesiacae-Gesellschaften, Sedo-Scleranthetea, Rosmarinetalia und Thero-Brachypodietalia; Lichtungen und Säume von Pinetalia sylvestris-, Quercetalia pubescentis- und Quercetalia ilicis-Gesellschaften, z. B. im Geranium sanguinei (Origanetalia vulgaris).

**12.7. *Odontites lanceolatus*** (Gaudin) Reichenb., Fl. Germ. Excurs.: 862. 1832 – Abb. 29.

≡ *Euphrasia lanceolata* Gaudin, Fl. Helv. 4: 116. 1829 ≡ *Bartsia lanceolata* Reichenb.fil., Ic. Fl. Germ. 20: 72. 1862. – Holotypus: “Sabaudia. Circa Camberium”, *Bonjean & Thomas* (LAU!).

*Annuell*; *Stengel* unten verholzend und bis 6 mm dick, dicht mit abwärts gebogenen, 0,1–0,5(0,8) mm langen Härchen besetzt; *Unterbau* gut entwickelt, mit mehr als 10 Knoten; Bereicherungstrieb im Winkel von 35–50° absteigend; *Stengelblätter* lanzettlich, gezähnt, bei den Unterarten verschieden ausgebildet, frühzeitig abfallend; *Blütenstände* mit 20–40 Blüten; *Brakteen* meist gezähnt, beidseitig borstig; *Blüten* 7–11 mm lang; *Kelch* zu Beginn der Anthese 3,5–6 mm lang, bis 0,9 mm lang behaart, sowie mit bis 0,35 mm langen Stieldrüsen; *Kelchzipfel* dreieckig, (die hinteren etwa 1×, die vorderen etwa 1,3× so lang wie breit) Kron-Tubus 3,9–4,7 mm; *Helm* 4–5 mm; die oberen *Staubblätter* 3,4–4,2 mm, die unteren 4–4,8 mm lang; Keulenhärchen des Konnektivs sehr kurz, nur bis 0,2 mm lang; *Pollenkörner* ± 18,3 × 23,2 µm; *Kapsel* 4–6,5(8) mm lang.

Verbreitung: Täler der Westalpen. Französische und italienische Meeralpen, Savoyen.

#### Schlüssel zu den Unterarten von *Odontites lanceolatus*

1. Blätter breit-lanzettlich, ± 4–10 mm breit, ± 4–6,5× so lang wie breit; untere Brakteen 2–4 mm breit, ± 3–5× so lang wie breit. (Täler der Westalpen, ästival und autumnal): . . . . . subsp. *lanceolatus*
- Blätter schmal-lanzettlich, ± 1,5–5,5 mm breit, ± 6–12,5× so lang wie breit; Brakteen ± 1,5–2,5 mm breit, 4,5–7× so lang wie breit. (Basses-Alpes und Alpes-Maritimes, autumnal) . . . . . subsp. *provincialis*

#### 12.7.1. *Odontites lanceolatus* subsp. *lanceolatus* – Abb. 29.

*Stengel* 10–80 cm hoch; *Blätter* breit-lanzettlich, kräftig gezähnt (mit 2–10 Zähnen), 15–45× 2,5–10 mm (L:B = 3,5–7 [9]). *Unterbau* mit 10–18 (28) Knoten; längste Bereicherungstrieb bis 25 cm lang; *Brakteen* breit-lanzettlich, meist gezähnt, mit 1–4(8) Zähnen, die unteren 9–14 × 2–4 mm, ± 3–5× so lang wie breit; *Kelch* meist dicht besetzt mit bis 0,27(0,37) mm langen Stieldrüsen.

Variation: Es existieren verschiedene saisonale Rassen, die sich vor allem in der Internodienzahl unterscheiden; relativ gut getrennt (Übergangsformen vor allem im Gebirge) sind folgende zwei Extremformen:

- (a) Eine frühblühende, ästivale Rasse (Juni-Juli, Stengel 15–30 cm, mit höchstens 12–14 Knoten, Infloreszenz meist ohne basale Hemmzone, längste Bereicherungstrieb bis 15 cm).
- (b) Eine spätblühende, autumnale Rasse (September, Stengel 20–80 cm, mit 12–35 Knoten, basale Hemmzone fehlend oder mit 1–5 Knoten, längste Bereicherungstrieb bis 25 cm).

Verbreitung (Bolliger 1989: Abb. 7, 1993: Abb. 11): Im Gesamtgebiet der Art zerstreut. Mit Ausnahme einiger kleiner Gebiete (Dép. Hautes-Alpes und Provinz Cuneo: Demonte- und Vermentina-Tal) als Folge der intensiven Landwirtschaft sehr selten geworden und offenbar an vielen Orten ausgestorben in diesem Jahrhundert.

Standort: 400–2000 m. Ästivale Rasse vorwiegend auf Roggenäckern und Brachen vor allem im

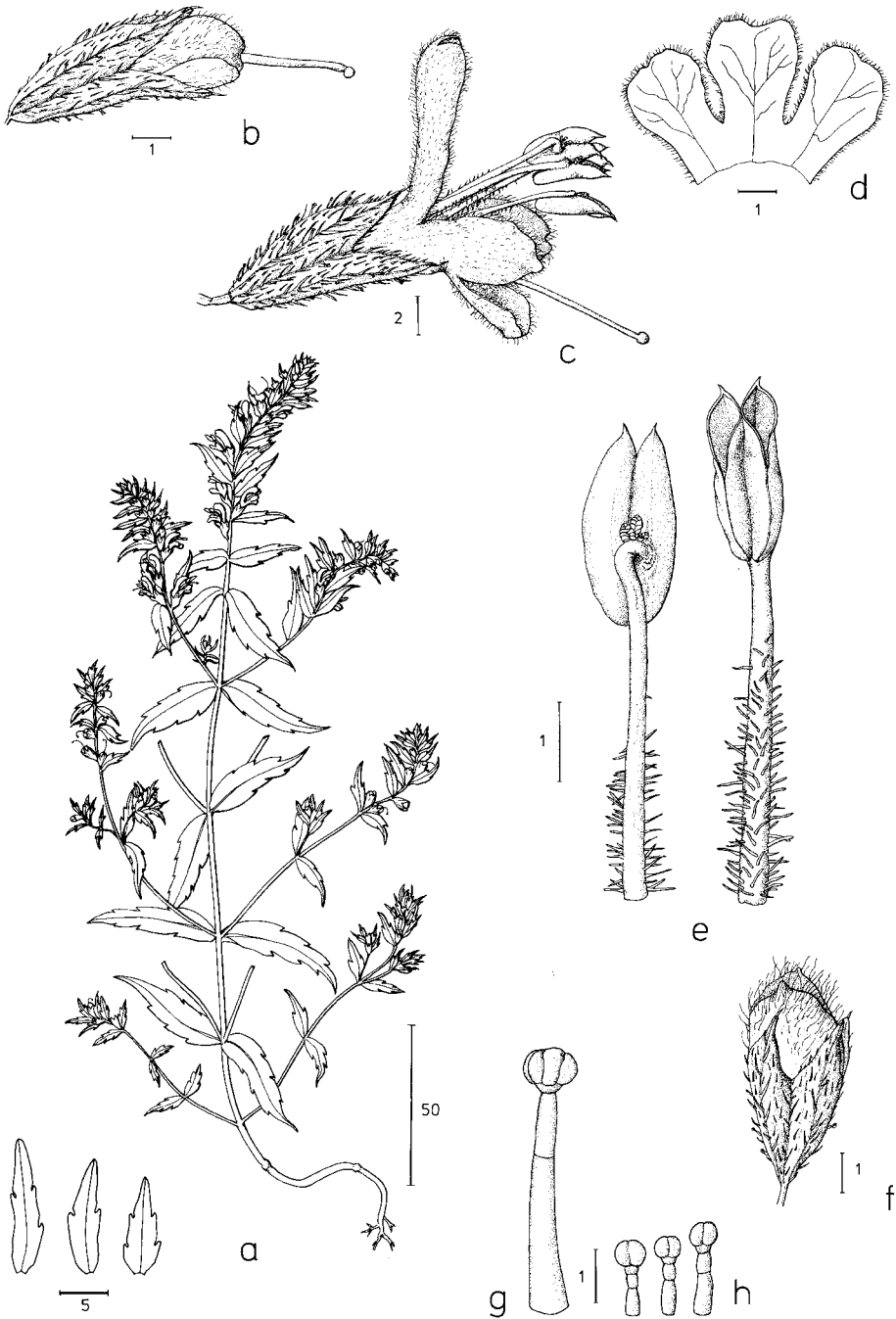


Abb. 29. *Odontites lanceolatus* subsp. *lanceolatus* – a: Habitus mit Brakteen, b: Blütenknospe im weiblichen Stadium, c: Blüte im männlichen Stadium, d: Unterlippe, e: Staubblatt mit kurzhaarigen Filamenten, f: Kapsel, g: Stieldrüse, h: Kurzdrüsen.

Caucalidion lappulae und anderen Secalinetalia-Gesellschaften. – Autumnale Rasse ebenfalls in Getreidefeldern (Caucalidion), außerdem in xerothermen Festuco-Brometea-Rasen an Steilhängen und Straßenböschungen sowie in Hecken zwischen Mähwiesen.

#### Ausgewählte Belege der aestivalen Rasse

(für weitere Belege und solche der autumnalen Rasse siehe Bolliger 1989: 17, 19)

FRANKREICH: ALPES-MARITIMES: St. Dalmas de Selvage, 31.7.1887, *Brunat* (Nice); *ibid.*, 8.1887, *Schmidely* (G); Mont Cheiron, 5.1869, *Consolat* (G-BU); Mont Cheiron près de Sigale, 28.5.1875, *Burnat* (G-BU); Bézaudun, le Chier, 24.8.1871, *Consolat* (G-BU); Gourdon, 5.1874, *Consolat* (G-BU); Les Mas (St. Auban), 30.5.1875, *Burnat* (G-BU); près d'Ascros, 17.6.1875, *Burnat* (G-BU); près S. Dalmazzo de Valdeblora, 4.7.1875, *Burnat* (G-BU); St. Martin d'Entraunes, 27.7.1875, *Reverchon* (G-BU); Vignols, au pied du Mt. Mounier, Seranon, 18.7.1877, *Burnat* (G-BU); entre Châteauneuf-d'Entraunes et les Tourres, 26.7.1885, *Burnat* (G-BU); Estenc, près les sources du Var, 2.8.1885, *Burnat* (G-BU); champs dans la partie supérieure du vallon vis-à-vis de Villars-du-Var, 10.7.1887, *Burnat* (G-BU); environs dans la col de Blainon entre Roja et Auron, 24.7.1887, *Burnat* (G-BU); entre St. Dalmas-le Sauvage et Sestrières inf., 31.7.1887, *Burnat* (G-BU); Entraunes, 21.7.1889, Vidal; près Rossuénigues, haute vallée de la Roja, rocailles calc., 1500–2000 m, 25.7.1902, *Burnat & al.* (G-BU); Vallon d'Ardon, près St. Etienne de Tinée, 1200–1300 m, 2.8.1902; *Burnat & al.* (G-BU); Vallon du Pali, entre Cuébris et Sallagriffon, 800 m, 24.6.1909, *Burnat & al.* (G-BU); Massif du Mounier, vallon de la Vallette sur Isola, supra Soubeyran, 1400 m, *Wilczek & Saint-Yves* (G-BU); près de Soleilhas (sources de l'Esteron), 1150 m, 18.6.1913, *Burnat & al.* (G-BU); Moissons à Beuil, 16.7.1898, *Briquet & Cavillier* (G-BU); de la Bolline à St. Dalmas-de-Valdeblora, 1100 m, 19.7.1914, *Wilczek & Saint-Yves* (G). — BASSES-ALPES: Argenton, 28.7.1889, *Sons* (MPU); Annot, 24.8.1874, *Reverchon* (BR); Annot, bois de Saint Benoît, 29.8.1874, *Reverchon* (G); *ibid.*, 8.1885, *Reverchon* (G). — HAUTES-ALPES: Gap, 7.1887, *Girod* (G); Col de Lautaret, Villar d'Arène, 7.1860, *Ozanon* (BR); *ibid.*, 23.8.1860, *Lawalrée* (BR); *ibid.*, 1700 m, 8.1871, *Fraine* (N); *ibid.*, 7.8.1883, *Neyra* (B, JE); *ibid.*, 2000 m, 9.8.1883, *Neyra* (Z); *ibid.*, 24.7.1886, *Krummel* (B, TO); *ibid.*, 23.7.1888, *Lardière* (Z); *ibid.*, 8.1888, *Froget* (STR); 7.8.1889, *Neyra* (TO); *ibid.*, 1820 m, 29.7.1956, *Barzebat* (STR); *ibid.*, champs en montant au lac du Pontet, 1850 m, 20.8.1957, *Barzebat* (L); près La Grave, 1520 m, 16.7.1897, *Bernoulli* (BAS); zwischen les Fréaux und La Grave, 1400 m, 11.8.1931, *de Litardière* (BCF, Z); Briançon, 1300 m, 10.6.1869, *Reverchon* (NICE); St. Clément à Mont Dauphin, 7.7.1885, *Rouy* (NICE); Forville bei Briançon, 1300 m, 2./27.7.1888, *Lannes* (BR, G, JE, MPU); Mont Genève E Briançon, 20.8.1895, *Beraud* (G); *ibid.*, 1800 m, 11.8.1912, *Despaty* (G); Le Monétier de Briançon, 1500 m, 29.7.1897, *Bernoulli* (BAS); Cerrières prope Briançon, 1500 m, 29.7.1879, *Bernoulli* (BAS); St. Julien-en-Beauchêne, 30.6.1898, *Girod* (G); St. André d'Embrun, 12.7.1898, *Hervier* (BR, NICE); Theus près Remollon au Mt. Savi, 2.8.1907, *Brachet* (G). — HAUTE SAVOIE: St. Roch bei Blanche-Ville, 600 m, 3.7.1909, *Beauvers* (Z). — ISÈRE: Marciieu, 7.1889, *Bernard* (BR); Le Sappey bei Grenoble, 1890, *Huet* (G); Staint-Michel-les-Portes, 9.7.1908, *Rosset-Boulon* (BR). — SAVOIE: Saint-Jean-d'Arvey, 6.1846, *Huguenin* (G, JE); *ibid.*, 23.6.1850, *Huguenin* (BR); *ibid.*, 23.6.1852, *Perrier* (G); 6.1855, *Chavin* (BR); *ibid.*, 7.1896, *Boissieu* (STR); Chambéry, 1857, *Huguenin* (JE); *ibid.*, 7.1898, *Boissieu* (STR); Aux Charmettes, 1.7.1849, *Songeon* (G); St. Jean de Belleville, 11.7.1860, *Perrier* (G); Moutiers, 7.1865, *Puget* (BR); zwischen St. Michel und Valloire, 3.8.1882, *Naville* (G); Myans bei Chambéry, 5.1884, *Naville* (G); Longefoy-sur-Aime, 110 m, 8.1929, *Hie* (STR); Tarentaise, 1864, *Brunet* (G); Mont Cenis, *Huguenin* (JE).

ITALIEN: AOSTA: Pragelato, 1.8.1936, *Vignolo* (B, TO). — CUNEO: Vallée de Pesio, 15.8.1882, *Burnat* (NICE); Vallon du Piz (V. sup. Stura) au-dessus de Pietro Parzio, 9.7.1895, *Cavillier* (G-BU); entre la Certosa di val Pesio et les Gias Serpentera, 12./15.8.1882, *Burnat* (G-BU); bains de Voinadio, 27.7.1883, *Burnat* (G-BU); vallon du Piz, au-dessus de Pietraporzio, 9.7.1895, *Cavillier* (G-BU); entre la Chartreuse de Pesio et le Gias Serpentera, 800–900 m, 30.7.1912, *Burnat & al.* (G-BU); vallée sup. du Riofreddo de Tende, 1600 m, *Burnat & Cavillier* (G-BU).

**12.7.2. *Odontites lanceolatus* subsp. *provincialis*** Bolliger in Bot. Jahrb. Syst. 111: 19. 1989 – Bolliger 1989: Abb. 8.

Holotypus: Frankreich, Escragnoles (Route Napoléon), an der Abzweigung des Sträßchens nach “La Colette” (13 km NW von Grasse), 1042 m, 21.9.1984, *M. Bolliger* (BERN!; Isotypi: B!, G!, K!, M!, Z!).

*Stengel* 10–110 cm hoch; *Blätter* schmal-lanzettlich, meist deutlich gezähnt (mit 2–10 Zähnen), 20–50 × 2–5,5 mm, ± 6–12,5× so lang wie breit; *Unterbau* mit 15–25(30) Knoten; Bereicherungstrieb bis 52 cm lang; *Brakteen* schmal-lanzettlich, die unteren meist gezähnt, 8,5–15 × 1,5–2,5 mm, ± 4,5–7× so lang wie breit; *Kelch* mit bis 0,27 mm langen Stieldrüsen; Blütezeit September bis Anfang Oktober.

Variation: Von dieser Unterart existiert nur eine spätblühende automnale Rasse. Einzelne Populationen unterscheiden sich stark in der Form der Blätter und Brakteen (Länge/Breite-Verhältnis).

Verbreitung (Bolliger 1989: Abb. 7, 1993: Abb. 11): Endemit der Kalkvoralpen der Haute-Provence (zerstreut vom Lac de St. Croix ostwärts bis zum Col de Brouis. Ga (Dép. Basses-Alpes, Alpes Maritimes).

Standort: 210–1400 m. Im Flaumeichengürtel in Trockenrasen an sonnigen Hängen und Strassenböschungen auf trockenen, flachgründigen Kalk-Rendzinen (Xerobrometum); Säume und Lichtungen von Flaumeichen- und Hopfenbuchenwäldern (*Quercion pubescenti-petreae*, *Geranium sanguinei*, *Berberidion*); felsige Ginsterheiden (z. B. *Genistetum cinerea*); auch an Böschungen in Olivenhainen.

Gesehene Belege (für weitere Belege siehe Bolliger 1989: 22–23)

FRANKREICH: BASSES-ALPES: Route Napoléon zw. “La Garde” und “Castellane”, ca. 1 km nach La Garde, steile Geröllhalde, 950 m, 1.9.1983, *M. & R. Bolliger* (BERN). — VAR: Verdon-Schlucht, 0,5 km SE von Rougon, SE-exp. Steilhang, lichter *Quercus pubescens*-Wald, 800 m, 20.9.1984, *M. & R. Bolliger* (BERN); Grand Vanon du Verdon, unterhalb des Bèlv. de Mayreste (zw. Basse Graou und Col de l’Olivier), W-exp. Kalkschutthalde im Saum eines *Quercus pubescens*-Waldes, 960 m, 20.9.1984, *M. & R. Bolliger* (BERN); Annot, les bois, 21.8.1874, *Reverchon* (G-BU); Annot, Bois de St.-Benoit, 29.8. & 18.9.1874, *Reverchon* (G-BU). — ALPES-MARITIMES: Guillaumes, les bois arides, 20.8.1875, *Burnat* (G-BU); Fugeret, quartier des graves, 17.8.1889, *Derbez* (G-BU); Plateau Mt. Agel, calc., 1100 m, 7./8.1912, *Brugere* (G-BU); zw. Puget-Théniers und La Penne (2 km ESE der Kirche von Puget), im Saum von *Buxus*-Gebüsch an N-Hang, 540 m, 22.9.1984, *M. & R. Bolliger* (BERN).

**12.8. *Odontites hispidulus*** (Boiss.) Bolliger, **comb. nova**

≡ *Odontites luteus* var. *hispidulus* Boiss., Fl. Orient. 4: 475. 1879. – Holotypus: [Libanon], Bois de Beit Kachbo, 29.10.1861, *Gaillardot* (G!; Isotypi: JE!, Z!).

*Annuelles*, 15–45(70) cm hohes, reichverzweigtes Kraut; *Stengel* unten verholzend und bis 6 mm dick, dicht mit abwärts gebogenen, 0,1–0,8(1) mm langen Härchen besetzt; *Unterbau* gut entwickelt, mit 15–22 (25) Knoten, davon die oberen 8–18 mit bis 25 cm langen, schräg bis sparrig abstehenden Seitenästen (Abstehwinkel 40–70°); *Stengelblätter* 10–25 × 1,8–3,2 mm, lanzettlich bis lineal, 5–10 × so lang wie breit, entfernt gezähnt, frühzeitig abfallend; *Blütenstände* frondo-brakteos, lockerblütig, mit 15–30 *Blüten* zur Blütezeit 2–3 cm, zur Fruchtzeit bis 4,5 cm lang; *Hemzone* mit 1–4(10) Knoten; *Brakteen* lanzettlich bis eilanzettlich, oft gezähnt (mit 1–4 Zähnen) oder ganzrandig, dicht langborstig behaart (Borsten 0,3–0,8 mm lang), die unteren 4–6,5 × 1,9–2,3 mm (L:B = 2,2–2,8); *Blüten* 5–8 mm lang; *Kelch* zu Beginn der Anthese 2,5–3,5 mm lang, sich während der Fruchtreife nur wenig bis auf 4 mm verlängernd, bis auf etwa zwei Drittel geteilt, dicht langborstig behaart (Borsten bis 0,7 mm lang), mit sehr kurzen,

bis 0,08 mm langen Stieldrüsen; *Kelchzipfel* breit-dreieckig, die oberen 0,7–0,9× so lang wie breit. Kron-Tubus 3,1–3,7 mm, etwa halb so lang wie die Krone; *Helm* 3,4–4 mm; die oberen *Staubblätter* 3–3,7 mm, die unteren 3,6–4,2 mm lang; Keulenhärchen des Konnektivs sehr kurz, nur bis 0,2 mm lang; *Pollenkörner*  $\pm 17,3 \times 21$  m; *Kapsel* 4–5(–6) mm lang.

Verbreitung (Bolliger 1993: Abb. 11): Endemit des Libanon.

Standort: Ca. 1000–1600 (–2000?) m; felsige Abhänge, nicht genau bekannt.

### 12.9. *Odontites vernus*-Gruppe

*Annuell* (mit frühblühenden ästivalen und spätblühenden autumnaalen Sippen), aufrecht wachsend, 10–50 cm hoch. *Stengel* locker bis dicht mit bis 0,7 mm langen, abwärts gebogenen Borstenhaaren besetzt. *Stengelblätter* und *Brakteen* lanzettlich bis schmal-lanzettlich, mit stumpf gezähntem Rand (mit 4–16 Zähnen), selten vorwiegend ganzrandig (subsp. *himalayicus*), beidseitig borstig behaart. Infloreszenzen mit 10–30 Blüten, frondo-brakteos. *Aufblühfolge* akropetal. *Blüten* 8–12 mm lang, allogam oder autogam. *Kelch* bis auf fast die Hälfte gespalten (Kelchröhre ca. 60% der Kelchlänge), mit dreieckigen, fast gleich langen Zipfeln. *Krone* hellpurpurn, außen auf dem Helm und auf der Unterlippe dicht behaart, *Tubus* kahl, 5–6,3 mm, etwas länger als die halbe Krone, *Helm* wenig länger als die Unterlippe. *Unterlippe* bis weit über die Hälfte gespalten (Mittelzipfel = 65–72% der Unterlippen-Länge), außen im unteren Teil zwischen den einfachen Härchen mit zahlreichen Köpfechendrüsen; *Mittelzipfel* im Umriss fast rechteckig oder oben etwas spatelig verbreitert, 1,4–2× so lang wie breit, an der Spitze deutlich, aber wenig tief ausgerandet, meist nur wenig länger als die an der Spitze keilförmig verschmälerten, nicht ausgerandeten Seitenzipfel. *Staubblätter* meist nicht oder nur wenig aus der Krone herausragend, paarweise miteinander verfilzt; *Filamente* in den unteren zwei Dritteln stark dicht papillös (Papillen 0,025–0,035 mm lang und an der Basis etwa ebenso breit, Spitze oft etwas zurückgekrümmt); *Antheren* gelb, rechtwinkelig zum Filament stehend; Theken über ihre ganze Länge aufreißend, unten in eine bis 0,2 mm lange Stachelspitze verschmälert, an der Spitze mit Spiralhaaren; Konnektiv (und Thekenrücken) mit etwa 7–12 Keulenhaaren (bis 0,8 mm lang und bis 0,12 mm breit); *Fruchtknoten* mit 20–32 Samenanlagen (Fächer 10–16-samig). *Kapsel* bis 9 mm lang, ellipsoidisch, 1,8–2,4 × so lang wie breit. *Samen* 1,4–2,0 mm lang und 0,65–0,8 mm dick (L:B = 1,7–2,5).

Taxonomische Gliederung: Die *Odontites vernus*-Gruppe ist die mit Abstand am weitesten verbreitete Sippe der Gattung und besiedelt ein ausgedehntes eurasiatisches Areal, das von Marokko und Irland im Westen südostwärts bis zum westlichen Himalaya und ostwärts durch ganz Sibirien (mit Ausnahme des Nordens) bis zum Jablonoi-Gebirge östlich des Baikalsees reicht. Diesem großen Gebiet entsprechend zerfällt die Artengruppe in viele geographische und lokale Rassen, die bisher nicht gesamthaft, sondern jeweils nur in bestimmten Arealteilen taxonomisch untersucht worden sind. Neben der geographischen Variation besteht eine starke Tendenz zur Ausbildung edaphischer sowie saisonaler Ökotypen (Saisonpolymorphismus), welche die taxonomische Gliederung zusätzlich erschweren. Dank der umfangreichen und teilweise experimentellen Arbeiten von Snogerup (1977, 1982a–b, 1983) ist die *O. vernus*-Gruppe in Nordeuropa sehr gut erforscht, und auch aus Westrußland liegen biometrische Studien der dort vorkommenden Sippen vor (Smidt 1962). Ungenügend bekannt sind hingegen die Rassen von weiten mediterranen und asiatischen Gebieten des Areals, so daß unsere gegenwärtigen Kenntnisse einseitig sind. Die Gruppe ist taxonomisch vor allem deshalb schwierig zu gliedern, weil die sippenspezifischen Merkmale sehr variabel sind und ihre Ausprägung teilweise stark von den Umweltbedingungen abhängt. So konnte Snogerup (1982a) z. B. zeigen, daß die Zahl der Astpaare, die Wuchshöhe und die Länge der Infloreszenzen auch vom Wirt beeinflußt werden. Diese Schwierigkeiten erklären die auch heute noch großen Meinungsverschiedenheiten in der *O. vernus*-Taxonomie. Während einige Bearbeiter mindestens *O. vernus* (Bell.) Dumort. und *O.*

*vulgaris* Moench als eigene Spezies auffassen, so z. B. Rothmaler (1943) und Snogerup (1983), sehen andere in der *O. vernus*-Gruppe eine einzige, polymorphe Art und teilen diese in eine wechselnden Zahl von Unterarten auf (Webb & Camarasa 1972, Hartl 1972). Der hier vorgeschlagenen taxonomischen Gliederung liegt die erste Auffassung zugrunde und stützt sich hauptsächlich auf die experimentellen Ergebnisse von Snogerup (1983). Diese belegen, daß *O. vernus* eine genetisch eigenständige tetraploide Sippe verkörpert ( $2n = 40$ ), die durch hohe Inkompatibilitätsbarrieren von den Diploiden ( $2n = 18$ ) isoliert ist. Die Inkompatibilität zwischen den diploiden *O. litoralis* und *O. vulgaris* ist schwächer, doch sind auch diese beiden Arten durch verschiedene Mechanismen weitgehend isoliert (reduzierte Vitalität der Bastarde, unterschiedliche Blütezeiten und verschiedene Habitats). Hybridschwärme kommen dennoch vor, sind aber selten. Morphologisch sind diese beiden Arten sicher unterscheidbar, was ihre taxonomische Trennung auf der Artstufe zusätzlich rechtfertigt. In der Praxis ist vor allem die Unterscheidung von *O. vulgaris* und *O. vernus* schwierig, Einzel Exemplare können oft nicht zuverlässig bestimmt werden. Die Gründe hierfür liegen in der doch recht geringen genetisch-morphologischen Differenzierung innerhalb der Gruppe, sowie vor allem auch in der großen Variabilität und phänotypischen Plastizität der vorwiegend vegetativen sippenspezifischen Merkmale. In der Natur treten deshalb häufig "Zwischenformen" auf, die von Schneider (1964) in Norddeutschland als eigene Unterart (subsp. *rothmaleri*) beschrieben wurden. In Rußland konnte Smidt (1962) mit Hilfe von biometrischen Analysen zeigen, daß die dortigen Zwischenformen keine echten – introgressiven! – Übergangsformen sind, sondern Extremformen der sehr variablen *O. vulgaris*. Auf die Schwierigkeit, die beiden Sippen auf den Britischen Inseln als Arten unterscheiden zu können, weist auch Sell (1967) hin.

Die großen systematischen Schwierigkeiten drücken sich in einer entsprechend verworrenen Nomenklatur der vielen beschriebenen Kleinsippen aus. Es gibt unzählige Kombinationen, von denen hier die wichtigen berücksichtigt sind. Viele der in den Landes- und Lokalfloren verwendeten Namen beziehen sich teils auf lokale oder regionale Rassen, teils aber auch nur auf extreme Formen der sehr variablen *O. vulgaris*. Weitere experimentelle Untersuchungen werden zeigen, ob die hier als Unterarten von *O. vulgaris* aufgefaßten Sippen auch als Arten abgetrennt werden können (subsp. *siculus*, subsp. *mesatlanticus*, subsp. *himalayicus*).

Vom umfangreichen Material dieser Gruppe (viele tausende Belege in den europäischen Herbarien) konnte aus Zeitgründen nur ein kleiner Teil gesehen und revidiert werden. Der weitaus größte Teil dieses Materials gehört zu *O. vulgaris* subsp. *vulgaris*, der sich ohnehin oft nur schwer von der sympatrischen *O. vernus* abgrenzen läßt. Für das fennoskandinavische Gebiet stütze ich mich auf die breiten Untersuchungen von Snogerup (1983). Ein weiterer Mangel sind die fehlenden Typusangaben einiger heterotypischen Synonyme von *O. vulgaris*. Die Zugehörigkeit der angeführten Synonyme zu dieser Art kann trotzdem als gesichert gelten (auf Grund der Diagnosen und der Verbreitungsangaben).

Verbreitung (Abb. 32): Europa (ohne arktische und subarktische Gebiete), nördliche Teile W-Asiens (Zentral- und N-Anatolien, Armenien, NW-Persien), Mittel- und O-Sibirien ostwärts bis zur östlichen Mandschurei (möglicherweise bis zum Pazifik), in den mittelasiatischen Gebirgen (Tiën Schan, Alai, Pamir) südwärts bis zum Hindukusch und Karakorum-Gebirge (N-Afghanistan, N-Pakistan). In Nordafrika nur im Mittleren Atlas von Marokko.

### Schlüssel zu den Arten der *Odontites vernus*-Gruppe

1. Stengel meist vom Grunde an verzweigt, mit 3–12 Paaren von sparrig abstehenden und bogig aufsteigenden Ästen (Abstehwinkel 50–90°, bei der marokkanischen subsp. *mesatlanticus* 30–60°); unterste Blüte an den Knoten 10–30; Interkalarblätter vorhanden (Hemzone mit 1–12 Knoten) . . . . . *O. vulgaris*
- Stengel einfach oder nur im oberen Teil mit 1–4 Paaren von geraden, kurzen, spitzwinklig abstehenden Ästen (Abstehwinkel 20–40°, selten bis 50°); unterste Blüte an den Knoten

- 4–10; meist keine Interkalarblätter vorhanden (Hemmzone mit 0(–2) Knoten) . . . . . 2
2. Stengelblätter meist spitz, nicht fleischig; Griffel am Ende der Anthese meist aus der Krone herausragend; Pflanze der Getreidefelder . . . . . *O. vernus*
- Stengelblätter meist stumpf (Spitze abgerundet), etwas fleischig; Griffel am Ende der Anthese nicht aus der Krone herausragend; Salzwiesen an Küsten der Nord- und Ostsee . . . . . *O. litoralis*

**12.10. *Odontites vernus*** (Bellardi) Dumort., Fl. Belg.: 32. 1827 – Abb. 30.

≡ *Euphrasia verna* Bellardi, Osserv. Bot.: 58. 1788 ≡ *Odontites odontites* subsp. *vernus* (Bellardi) Wettst. in Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-Nat. Kl. 70: 321. 1901 ≡ *Odontites serotinus* subsp. *vernus* (Bellardi) Hayek, Fl. Steierr. 2: 18. 1912 ≡ *Odontites ruber* subsp. *vernus* (Bellardi) Vollmann, Fl. Bayern: 670. 1914. – Typus (n.v.): “Campi coltivati a fromento nella regione chiamata Val d’Occa inferiore”, Bellardi (TO).

= *Odontites ceretanicus* Sennen in Bol. Soc. Ibér. Ci. Nat. 29: 87. 1930. – Lectotypus: [Spanien], Llivia, champs de la plaine vers 1400 m, 27.7.1918, F. Sennen (L!).

Anmerkung: Ein Foto von einem Typusbeleg von *Odontites vernus* aus dem Herbarium TO wurde von Schneider (1964: Abb. 7) publiziert; Snogerup suchte 1982/83 jedoch vergeblich im Herbarium TO nach dieser Pflanze. Falls dieses Exemplar verschollen bleibt, muß aus dem Originalmaterial von Bellardi ein anderer Beleg ausgewählt werden (vergl. Snogerup 1983: 3).

*Stengel* 10–25 cm. *Unterbau* mit 3–10 Knoten und 1–4 Astpaaren; *Äste* schräg aufwärts gerichtet (Abstehwinkel 20–50°), meist nicht über 8 cm lang (selten bis 15 cm). *Hemmzone* mit 0 (–1) Knoten. Unterste Blüte an Knoten 6–9. *Stengelblätter* 18–31 × 1,5–6 mm, 4–12× so lang wie breit, länger als die Internodien. *Infloreszenzen* ziemlich kompakt und dichtblütig, sich während der Fruchtreife bis 5 cm verlängernd (Hauptforeszenz bis 10 cm); *Brakteen* 7,5–13 × 1,5–3,5 mm, 3,8–6(7)× so lang wie breit. *Blüten* 8,5–11 mm lang (*Kelch* 4–6 mm). *Griffel* am Ende der Anthese oft aus der Krone herausragend, bis 10 mm lang. *Kapsel* bis 7,5 mm lang und bis 4 mm breit. *Chromosomenzahl* 2n = 40. *Blütezeit* Frühsommer (Juni bis Juli).

Verbreitung (Abb. 32): Zentraleuropa und S-Skandinavien; in S-Europa (submediterrane Florenzone) zerstreut und nur in den Gebirgen; in der mediterranen Zone offenbar ganz fehlend. Die Nordgrenze der Verbreitung ist mit jener der Artengruppe (bzw. mit subsp. *vulgaris*) identisch. Die Süd- und Ostgrenze ist nicht genau bekannt.

Standort: 5–1200 m; Getreidefelder und Äcker auf frischen, nährstoffreichen Lehmböden, vor allem in Caucalidion- und in Aphanion-Gesellschaften (Centauretalia cyani-Charakterart).

**12.11. *Odontites litoralis*** (Fr.) Fr., Summa Veg. Scand. 1: 19. 1845 – Abb. 30.

≡ *Euphrasia odontites* var. *litoralis* Fr., Fl. Scan. 1: 40. 1835 ≡ *Odontites vernus* subsp. *litoralis* (Fr.) Nyman, Consp. Fl. Eur.: 551. 1881 ≡ *Euphrasia litoralis* (Fr.) Karsten, Deut. Fl.: 938. 1882 ≡ *Odontites serotinus* subsp. *litoralis* (Fr.) Hayek in Hegi, Ill. Fl. Mitt.-Eur. 6(1): 102. 1913 ≡ *Odontites ruber* subsp. *litoralis* (Fr.) Hyl., Förteckn. Skand. Växter Ed. 3: 109. 1941. – Neotypus (Snogerup 1983: 8): Fries Herb. Normale XII: 37 (UPS!; Isonotypi: C!, GB!, H!, LD!).

= *Odontitum rubrum* var. *simplex* Hartm., Handb. Skand. Fl.: 237. 1820 ≡ *Bartsia odontites* var. *simplex* (Hartm.) Wahlb., Fl. Gothob.: 65. 1820 ≡ *Odontites simplex* (Hartm.) Krok in Hartman, Handb. Skand. Fl. Ed. 11: 115. 1879. – Lectotypus (Snogerup 1983: 8): [Schweden], Uppland, Hällnäs, Ängskär, 1814, C. J. Hartman (UPS!).

= *Odontites brevifolius* H. Lindb., Sched. Pl. Finl. Exs. 21–42: 74, no. 1315. 1944. – Lectotypus (Snogerup 1983: 8): Estonia, Weder, in litore maris, H. Lindberg 1315 (H!; Isolectotypi: C!, K!, LD!, S!, UPS!).

= *Odontites litoralis* subsp. *litoralis* var. *balticus* O. A. Eklund ex Markl. in Acta Soc. Fauna Fl.



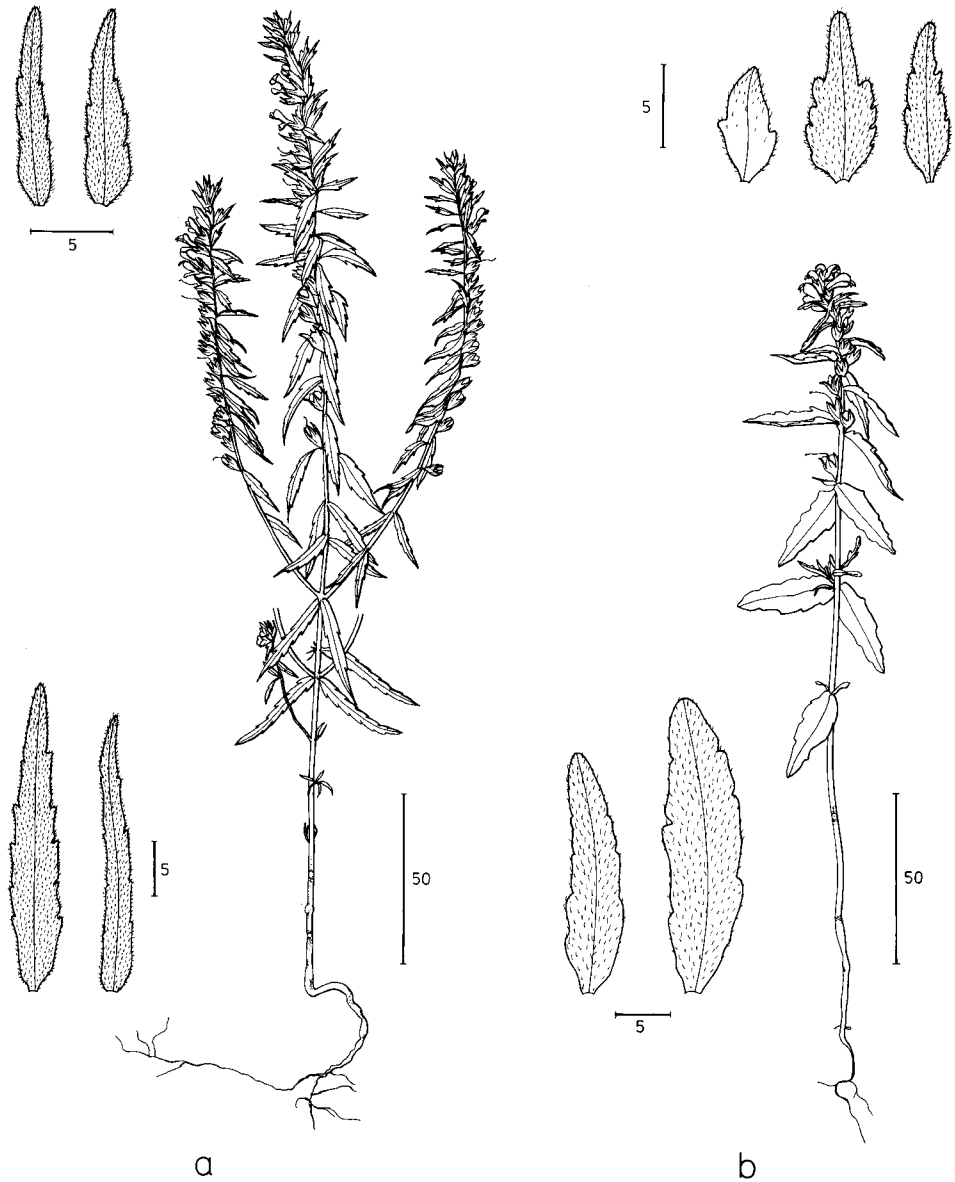


Abb. 30. *Odontites vernus* (a) und *O. litoralis* (b), Habitus mit Stengelblättern (unten) und Brakteen (oben).

Fenn. 72(16): 9. 1955. – Holotypus (siehe Snogerup 1983): Finnland, regio aboënsis, Korpo, Vidskär, 12.7.1930, *O. Eklund* (H!).

*Stengel* oft unverzweigt. *Unterbau* mit 0–6 Astpaaren, *Äste* spitzwinklig abstehend (Abstehwinkel 20–40°). *Hemmzone* meist fehlend oder mit 1(–2) Knoten. *Stengelblätter* 3–9× so lang wie breit, etwas fleischig, vorne stumpf. *Infloreszenzen* arm- und meist lockerblütig, mit 4–20 (30)

Blüten. *Brakteen* 2,5–5,5× so lang wie breit. *Blüten* 9–12 mm lang (*Kelch* 4,5–6 mm). *Kelchzipfel* breit-dreieckig (obere Zipfel 1,1–1,5 (–2,1)× so lang wie breit. *Chromosomenzahl* 2n = 18.

### Schlüssel zu den Unterarten von *Odontites litoralis*

1. Stengelblätter kürzer als die unteren Internodien; Stengel meist einfach; Krone purpur bis rosa . . . . . subsp. *litoralis*
- Stengelblätter länger als die unteren Internodien; Stengel meist mit 2–4 Paaren von Seitenästen; Krone blaßrosa . . . . . subsp. *fennicus*

#### 12.11.1. *Odontites litoralis* subsp. *litoralis*

*Stengel* 5–20 cm. *Unterbau* mit 3–7 Knoten und 0–3 Astpaaren. *Äste* meist nicht über 8 cm lang (selten bis 15 cm). *Hemmzone* meistens fehlend oder mit 1 Knoten. Unterste Blüte an Knoten 4–8. *Stengelblätter* 14–30 × 2,2–6(9) mm, die unteren meist kürzer als die Internodien. *Infloreszenzen* arm- und meist lockerblütig, mit 4–15(30) *Blüten*, sich während der Fruchtreife bis 8 cm verlängernd (Hauptfloreszenz bis 15 cm). *Krone* purpurn bis rosa. *Brakteen* 7,5–15 × 2–5 mm. *Griffel* am Ende der Anthese nicht aus der Krone herausragend, bis 8 mm lang. *Kapsel* bis 9 mm lang und 5 mm breit. *Blütezeit* Frühsommer (Juni bis Juli).

Verbreitung (Abb. 32, Snogerup 1982b, 1983): Küsten von Finnland, W-Estland, S-Schweden, S-Norwegen, Dänemark und NO-Deutschland (Rügen bis Odermündung), N und W-Schottland.

Standort: 0–100 m; Salz- und Brackwasser-Wiesen, vor allem in der *Juncus gerardi*-Zone; seltener an felsigen Küsten (Snogerup 1983), (*Asteretea tripolii*-Art).

#### 12.11.2. *Odontites litoralis* subsp. *fennicus* Markl. in Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 72(16): 5. 1955.

≡ *Odontites ruber* subsp. *fennicus* (Markl.) Á. Löve & D. Löve in Bot. Not. 114: 55. 1961 ≡ *Odontites ruber* subsp. *litoralis* var. *fennicus* (Markl.) Hartl in Hegi, Ill. Fl. Mitt. Eur. 6(1): 329. 1972. – Holotypus: Finnland, Nylandia, Borgå, *Pellinge* (Pl. Finl. Exs. no. 1311), sub nom. *O. verna* (H!; Isotypi: BG!, C!, H!, LD!, O!, S!, UPS!).

*Stengel* 15–40 (60) cm. *Unterbau* mit 6–12 Knoten. *Äste* bis ca. 11 cm lang (selten bis 15 cm). Unterste Blüte an Knoten 6–12. *Stengelblätter* 15–45 × 2,5–10(15) mm, 3,7–5,5(8) × so lang wie breit, die unteren Blätter gleich lang wie oder länger als die Internodien. *Infloreszenzen*, mit 8–20(30) *Blüten*, sich während der Fruchtreife bis 10 cm (Hauptfloreszenz bis 18 cm) verlängernd. *Krone* blaßrosa. *Brakteen* 10–25 × 2,5–8 mm. *Griffel* am Ende der Anthese nicht aus der Krone herausragend, bis 7 mm lang. *Kapsel* bis 8 mm lang und 4 mm breit. *Chromosomenzahl* 2n = 18. *Blütezeit* Sommer (Juli-August).

Verbreitung (Abb. 32): Küste von S-Finnland (Finnischer Meerbusen), westestische Inseln (Dagö und Ösel).

Standort: 0–50 m; Brackwasserwiesen, kiesige und felsige Küsten (*Asteretea tripolii*-Art).

#### 12.12. *Odontites vulgaris* Moench, Methodus: 439. 1794 – Abb. 31.

≡ *Euphrasia odontites* L., Sp. Pl. 2: 604. 1753 [= *Odontites ruber* Gilib., Fl. Lithuan. 1: 12. 1781, nom. inval., Art. 32.8] ≡ *Bartsia odontitis* (L.) Hudson, Fl. Angl. Ed. 2: 268. 1778 ≡ *Euphrasia serotina* Lam., Fl. Franç. 2: 350. 1779, nom. illeg. ≡ *Odontites serotinus* (Lam.) Dumort., Fl. Belg.: 32. 1827, nom. illeg. ≡ *Odontites ruber* Pers. ex Besser, Prim. Fl. Galic. 2: 47. 1809, nom. illeg. ≡ *Euphrasia odontites* var. *angustifolia* Coss. & Germ., Fl. Env. Paris: 97.

1842, nom. illeg.  $\equiv$  *Odontites ruber* var. *serotinus* Coss. & Germ., Fl. Env. Paris ed. 2: 372.  
 1861, nom. illeg. [ $\equiv$  *Odontites odontites* (L.) Wettst. in Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4(3b): 102. 1891, nom. inval., Art. 23.4]  $\equiv$  *Euphrasia odontites* var. *serotina* Franch., Fl. Loir-et-Cher: 443. 1885, nom. illeg.  $\equiv$  *Odontites vernus* subsp. *serotinus* Corb., Nouv. Fl. Normandie: 427. 1893 [ $\equiv$  *Odontites odontites* subsp. *serotinus* Wettst. in Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-Nat. Kl. 70: 321. 1901, nom. inval.] – Lectotypus (Snogerup 1983: 4): “*Euphrasia pratensis rubra* Bauh., Germania, Dania lc.” in herb. Burs., Hort. Sicc. XIII: no. 68 (UPS!).

$\equiv$  *Odontites serotinus* var. *canescens* Reichenb., Fl. Germ. Exc.: 359. 1831  $\equiv$  *Odontites vulgaris* subsp. *canescens* (Reichenb.) Soó in Feddes Repert. 85(7–8): 445. 1974.

$\equiv$  *Odontites rotundatus* Ball in Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 2, 4: 30. 1849.

$\equiv$  *Euphrasia divergens* Jordan in Schultz, Arch. Fl. France Allem. 2: 191. 1851.

$\equiv$  *Odontites virgatus* Lange in Willkomm & Lange, Prodr. Fl. Hisp. 2: 617. 1870.

$\equiv$  *Odontites longifolius* Corb., Nouv. Fl. Normandie: 436. 1894.

$\equiv$  *Odontites serotinus* f. *pumilus* Nordstedt in Bot. Not. 1898: 220. 1898  $\equiv$  *Odontites vernus* subsp. *pumilus* (Nordstedt) A. Pedersen in Bot. Tidskr. 58: 291. 1963  $\equiv$  *Odontites ruber* subsp. *pumilus* (Nordstedt) U. Schneider in Feddes Repert. 69: 190. 1964.

$\equiv$  *Odontites pellegrini* Sennen in Bull. Soc. Bot. France 75: 447. 1928. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Spanien], Lérida, La Seo, sites ombreux, le long du canal d’arrosage, à la base du “Serrat de Sta. Coloma”, 800 m, 29.8.1927, *F. Sennen* (BCF!).

$\equiv$  *Odontites hydrophilis* Sennen in Bol. Soc. Ibér. Ci. Nat. 29: 88. 1930. – Lectotypus (hier ausgewählt): Cerdagne, Ur et Caldégas, à la Joncasse, bords des eaux, 1180 m, 9.9.1927, *Sennen* (BCF!).

$\equiv$  *Odontites leptocheilos* Sennen in Bol. Soc. Ibér. Ci. Nat. 29: 110. 1930. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Spanien], Cerdagne, Villeneuve, Llivia, etc. abonde dans les champs, après la moisson, 1200–1400 m, *F. Sennen* (BCF!).

$\equiv$  *Odontites serotinus* var. *salinus* Kotov in Žurn Russk. Bot. Obšč. 16: 457. 1931  $\equiv$  *Odontites salinus* (Kotov) Kotov in Bot. Žurn. (Kiev) 4: 76. 1947  $\equiv$  *Odontites vulgaris* subsp. *salinus* (Kotov) Tzvelev in Fedorov, Fl. Evropeisk. Chasti SSSR 5: 284. 1981.

$\equiv$  *Odontites puigi* Sennen in Diagn. Nouv.: 45. 1936. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Spanien], Barcelone, Manlleu, coteaux, 450 m, 8.1928, *Gonzalo* (BCF!).

$\equiv$  *Odontites ruber* subsp. *rothmaleri* U. Schneider in Wiss. Z. Univ. Greifswald, Math.-Naturwiss. Reihe 12: 89. 1965.

$\equiv$  *Odontites vulgaris* subsp. *calcicola* (Schur) Soó in Feddes Repert. 85(7–8): 445. 1974.

$\equiv$  *Odontites vulgaris* subsp. *rigidus* (Griseb.) Soó in Feddes Repert. 85(7–8): 445. 1974.

*Stengel* meist vom Grunde an verzweigt, mit 3–12 Paaren von sparrig abstehenden und bogig aufsteigenden Ästen (Abstehwinkel 50–90°, bei der marokkanischen subsp. *mesatlanticus* 30–60°); *Stengelblätter* zugespitzt. *unterste Blüte* an Knoten 10–30; *Interkalarblätter* vorhanden (Hemmzone mit 1–12 Knoten). *Blüten* 8–10,5 mm lang. *Chromosomenzahl*  $2n = 18$  (20).

Variation und infraspezifische Sippen: Diese Art ist äußerst variabel, was immer als der zu Neubeschreibungen von Varietäten und Unterarten führte. Die Variabilität ist aber schwierig in taxonomische Einheiten zu fassen, weil die große morphologische Variation oft kein deutliches geographisches Verbreitungsmuster erkennen läßt. Die morphologische Abgrenzung wird durch Extremformen erschwert, die den anderen Unterarten oft sehr ähnlich sehen. Solche Formen wurden oft als eigene Sippen beschrieben. Beispiele sind *Odontites vernus* subsp. *pumilus* (Nordstedt) A. Pedersen, eine Pflanze der Ostsee-Salzwiesen, die der subsp. *litoralis* (Fries) A. Pedersen nahekommt, sowie *Odontites ruber* subsp. *rothmaleri* U. Schneider, eine in Norddeutschland häufige Sippe, die im Habitus und in der Blütezeit zu der polyploiden ästivalen subsp. *vernus* vermittelt. Im Mittelmeergebiet verbreitete, abstehend grau behaarte Rassen wurden als *Odontites vulgaris* subsp. *canescens* (Reichenb.) Soó beschrieben. Auch sie sind durch variable Zwischenformen mit der spärlicher behaarten Typusart verbunden. Wie die Arbeiten

von Snogerup zeigen, kann der systematische Wert der Kleinsippen nur nach aufwendigen experimentellen Untersuchungen zuverlässig beurteilt werden. Weil hier noch viel Grundlagenarbeit zu leisten ist, habe ich viele der bisher beschriebenen Varietäten und Unterarten nicht als eigene Taxa anerkannt, sondern als Synonyme der subsp. *vulgaris* aufgeführt.

### Schlüssel zu den Unterarten von *Odontites vulgaris*

1. Brakteen und die meisten Stengelblätter ganzrandig . . . . . subsp. *himalayicus*
- Brakteen und Blätter deutlich gezähnt . . . . . 2
2. Infloreszenzen lockerblütig-gestreckt, während der Anthese 3–6 cm lang, sich während der Fruchtreife bis 15 cm verlängernd; Brakteen bis 15 mm lang und 4,2 mm breit; Blüten 8–10,5 mm lang . . . . . 3
- Infloreszenzen dichtblütig-kompakt, während der Anthese nur 1–2 cm lang, sich während der Fruchtreife nur wenig bis auf höchstens 3–4 cm verlängernd; Brakteen klein, bis 4,8 mm lang und 1,5 mm breit; Blüten 6–8,5 mm lang; Sizilien und Balkanhalbinsel (Albanien und Thessalien) . . . . . subsp. *siculus*
3. Hemmzone mit 3–7 Paaren von Interkalarblättern; Äste im Winkel von 50–85° abstehend; formenreich, weitverbreitet von Westeuropa bis Zentralasien . . . . . subsp. *vulgaris*
- Hemmzone mit nur 1–2 Paaren von Interkalarblättern; Äste im Winkel von 30–60° abstehend; Mittlerer Atlas von Marokko . . . . . subsp. *mesatlanticus*

#### 12.12.1. *Odontites vulgaris* subsp. *vulgaris* – Fig. 31.

*Stengel* 15–50 cm. *Unterbau* mit 10–25 Knoten und (1)3–12 Astpaaren; *Äste* meist sparrig abstehend (Abstehwinkel (4) 50–85°), bis 25 cm lang. *Hemmzone* mit 3–7 Knoten (= Interkalarblatt-Paare); unterste Blüte an Knoten (8)10–30. *Stengelblätter* 18–55 × 3–12 mm, 3–8,5 × so lang wie breit, länger als die Internodien. *Infloreszenzen* meist lockerblütig, sich während der Fruchtreife bis über 15 cm verlängernd. *Brakteen* 5–13 × 1,5–4,2 mm, 2,6–4,2 (5) × so lang wie breit. *Blüten* 8–10 mm lang (*Kelch* 4–6 mm). *Griffel* am Ende der Anthese oft aus der Krone herausragend, bis 10 mm lang. *Kapsel* bis 7,2 mm lang und bis 3,5 mm breit. *Chromosomenzahl* 2n = 18 (20). *Blütezeit* Spätsommer und Herbst (Ende Juli/August bis Oktober).

Verbreitung (Abb. 32): Eurasiatisch, fast im gesamten Areal der Artengruppe (ohne Nordafrika). In Nordamerika eingeschleppt.

Standort: 50–1500 m; frische, lehmige und nährstoffreiche Böden. Fettweiden und Trittrasen (Cynosurion-Charakterart, Agr. (El.)-Rumicion-Gesellschaften), Brachfelder (Stellarietea mediae-Gesellschaft), sumpfige Gräben sowie an Ufern von Teichen und Bächen, häufig an Straßenrändern und Böschungen, auf Schutthaufen und an anderen offenen Ruderalstandorten (verschiedene Artemisietea-Gesellschaften); in Nordeuropa auch in der *Festuca rubra*-Zone der Salzwiesen (Snogerup 1983), (Asteretea tripolii-Art).

**12.12.2. *Odontites vulgaris* subsp. *mesatlanticus*** (Emb. & Maire) Bolliger, **comb. nova**  
 ≡ *Odontites mesatlanticus* Emb. & Maire in Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 22: 58. 1931. –  
 Lectotypus (hier ausgewählt): [Marokko], prope Ifrane, 1700 m, *Emberger* (MPU!; Isotypus: P!).

*Stengel* 15–45 cm; *Unterbau* mit 9–16 Knoten und (1)3–10 Astpaaren; *Äste* spitzwinklig abstehend (Abstehwinkel 30–60°), bis 12 cm lang (selten bis 20 cm). *Hemmzone* mit 1–2 Knoten. Unterste Blüte an Knoten 10–18. *Stengelblätter* 15–35 × 3–8 mm, 4–8,5 × so lang wie breit, zugespitzt, die unteren etwa so lang wie die Internodien. Infloreszenzen ziemlich lockerblütig, sich während der Fruchtreife bis 10 cm verlängernd (Hauptfloreszenz bis 15 cm). *Brakteen* 8–14 × 3–5,2 mm, 2–3 × so lang wie breit. *Blüten* 8–10,5 mm lang (*Kelch* 4,5–5 mm; obere

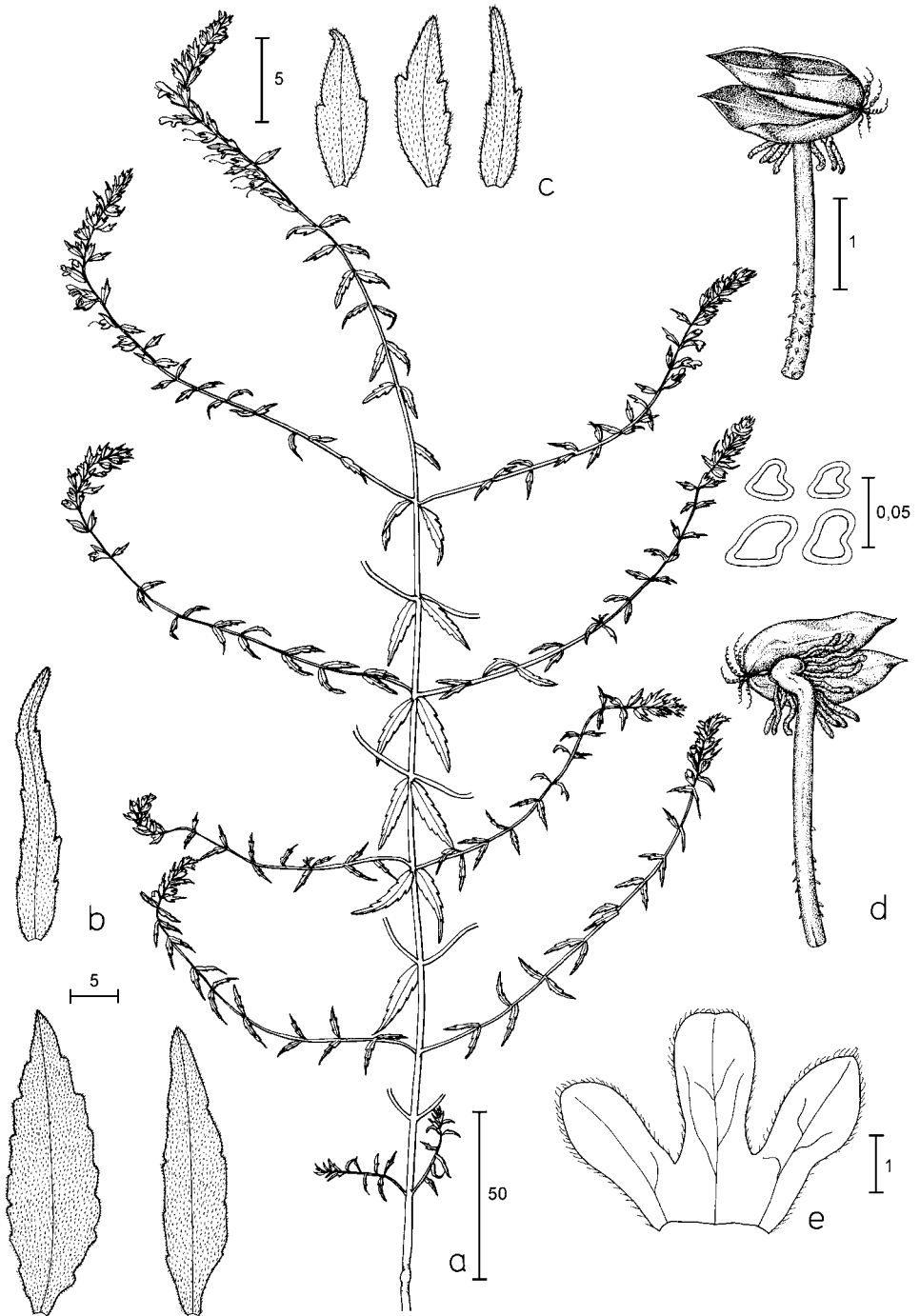


Abb. 31. *Odontites vulgaris* subsp. *vulgaris* – a: Habitus, b: Stengelblättern, c: Brakteen, d: Staubblatt und Papillen des Filaments, e: Unterlippe der Krone.

*Kelchzipfel* dreieckig, 1,5–2,1 × so lang wie breit). *Griffel* am Ende der Anthese nicht aus der Krone herausragend, bis 7 mm lang. *Kapsel* bis 7 mm lang und 3,5 mm breit. *Blütezeit* Spätsommer und Herbst (August-September).

Verbreitung (Abb. 32): Mittlerer Atlas von Marokko (Ifrane).

Standort: 1470 m; frische, hochgrasige, krautreiche Fettwiesen an Bachufern, Boden lehmig, auch im Sommer feucht bleibend (Arrhenatheretalia).

Gesehene Belege

MAROKKO: Mittlerer Atlas, zwischen Ifrane und Zaoïa d'Ifrane, im Flußtälchen der Tizguit (in der Nähe der Source Vittel), ca. 1,7 km N vom Ortsausgang von Ifrane, 27.8.1988, *Bolliger & Moser* (BERN).

#### 12.12.3. *Odontites vulgaris* subsp. *siculus* (Guss.) Bolliger, **comb. nova**

≡ *Euphrasia serotina* var. *sicula* Guss., Fl. Sic. Prodr. 2: 149. 1828 ≡ *Odontites siculus* (Guss.) Tod. ex Lojac., Fl. Sic. 2: 146. 1907 ≡ *Odontites vernus* subsp. *siculus* (Guss.) Sell in Watsonia 6: 303. 1967. – Beschrieben von Sizilien, kein Typus bezeichnet.

*Stengel* 20–60(80) cm, meist stark verzweigt. *Unterbau* mit 9–16 Knoten und (1)3–10 Astpaaren. Äste sparrig und oft fast rechtwinklig abstehend (Abstehwinkel 60–90°), bis 10 cm lang. *Hemmzone* mit 3–12 Knoten. Unterste Blüte an Knoten 15–28. *Stengelblätter* 12–25 × 3–6,5 mm, 3–5× so lang wie breit, spitz, kürzer als die Internodien. Infloreszenzen auffallend kurz und dichtblütig, während der Anthese 1–2 cm lang, während der Fruchtreife sich nur wenig verlängernd (Hauptfloreszenz bis 4 cm). *Brakteen* 2,7–4,8 × 1–1,5 mm, mit 2–4 deutlichen Zähnen, auffallend dicht und relativ lang behaart. *Blüten* 6–8,5 mm lang (*Kelch* 2,6–4,5 mm), obere *Kelchzipfel* breit-dreieckig, 0,8–1,4× so lang wie breit. *Griffel* am Ende der Anthese nicht aus der Krone herausragend, bis 6 mm lang. *Kapsel* bis 3,5 (4,5) mm lang und 2,5 mm breit. *Blütezeit* Spätsommer und Herbst (August-September).

Variation: Die albanischen und griechischen Populationen sind den sizilianischen sehr ähnlich, besitzen aber etwas größere Blüten und Früchte; das spärliche Untersuchungsmaterial erlaubt keine Aussagen über den systematischen Wert der albanisch-griechischen Festlandssippe.

Verbreitung (Abb. 32): Nicht genau bekannt: Sizilien, Albanien, N-Griechenland.

Standort: 250–1000 m; steinige Weiden und Straßenränder, Flußschotter.

Gesehene Belege

SIZILIEN: In sylvaticis Ficuzza, *Todaro* (BR, JE); in sylvaticis Mirto, *Todaro* (JE); Messina, *Borzi* (JE).

ALBANIEN: Tepelena, bei Luzat, ca. 250 m, 9.9.1961, *Meyer* (JE); Erseka, Flußschotter bei Qinoj, 1000 m, 12.9.1961, *Meyer* (JE).

GRIECHENLAND: Magnisia, 10 km NO van Volos, 800–1100 m, 21.9.1962, *Duffels & Ellis* (L).

#### 12.12.4. *Odontites vulgaris* subsp. *himalayicus* (Pennell) Bolliger, **comb. nova**

≡ *Odontites himalayicus* Pennell in Acad. Nat. Sci. Philadelphia Monogr. 5: 98. 1943. – Holotypus: [Kashmir], Baltistan, Skardu, damp soil, 2350 m, 5.8.1940, *R. R. Stewart 20401* (K!; Isotypus: M!).

*Stengel* 20–50 cm, mäßig verzweigt; *Unterbau* mit 10–18 Knoten und 4–8 Astpaaren. Äste steil aufwärts gerichtet (Abstehwinkel 20–40°), bis 10 cm lang. *Hemmzone* mit 2–4 Knoten. Unterste Blüte an Knoten 15–20. *Stengelblätter* 25–45 × 5–7 mm, 5–6,7× so lang wie breit, lanzettlich, ganzrandig oder schwach entfernt gezähnt (mit 1–2 Zähnchen), zugespitzt, die unteren länger als die Internodien. Infloreszenzen kompakt und dichtblütig, 2–4,5 cm lang, sich während der

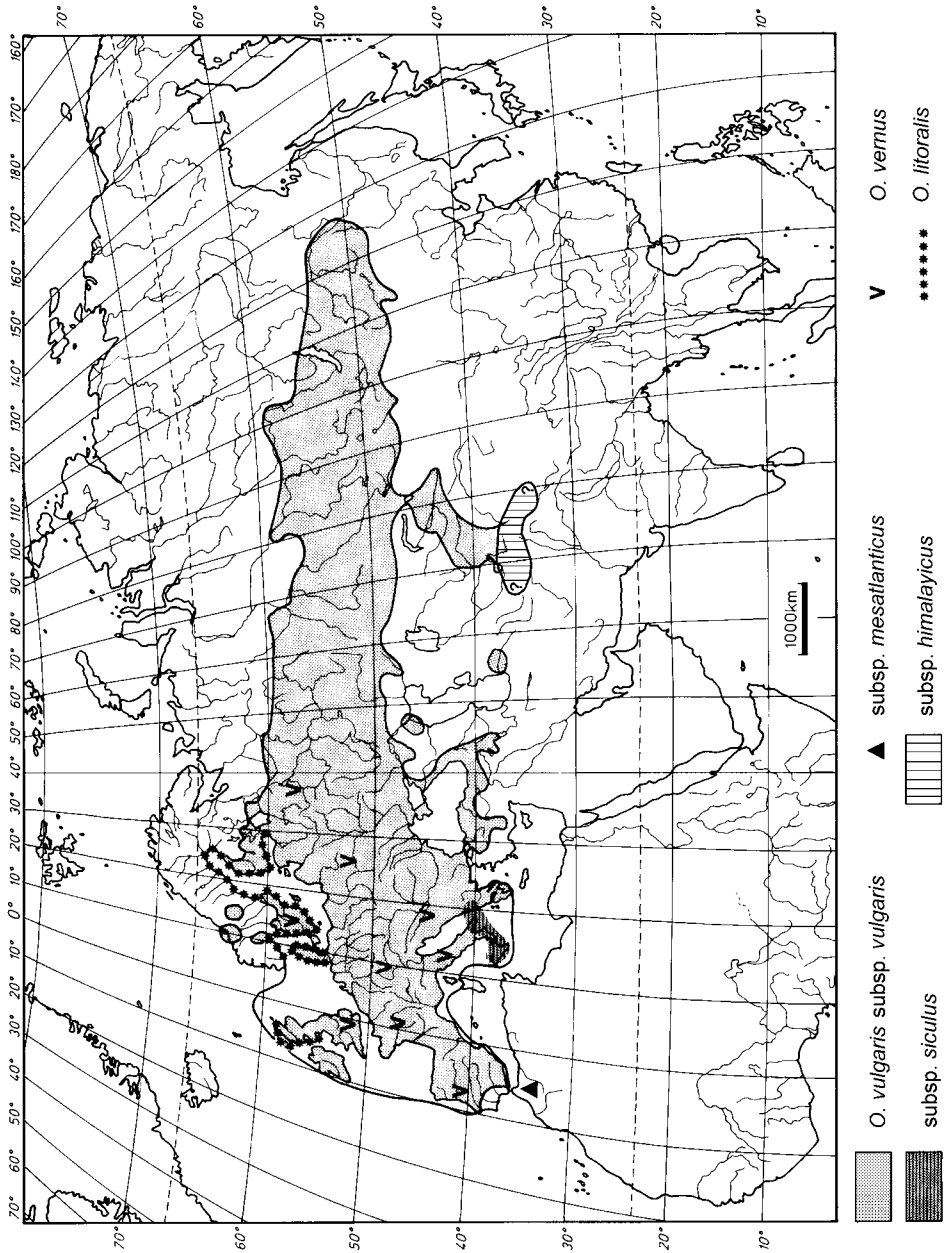


Abb. 32. Verbreitung der *Odontites vernus*-Gruppe (verändert nach Bolliger 1993).

Fruchtreife bis 6 cm verlängernd; *Brakteen* 7,5–11 × 2–3 mm, 3,7–4,1 × so lang wie breit, lanzettlich, ganzrandig.; *Blüten* 8,5–9,5 mm lang (*Kelch* 5,5–7 mm). *Bütezeit* Sommer (August–September).

Verbreitung (Abb. 32): Kaschmir und Afghanistan, nur ungenau bekannt.

Standort: 1970–2400 m; im Schotter von Gebirgsflüssen (wenig bekannt).

Gesehene Belege:

AFGHANISTAN: Ajar valley, c. 35°16' N, 67°30' E, 1975 m, *Rodenburg*, 6.7.1976 (L).

KASCHMIR: Along rivulets in the gravelly streambed of the Hushe River, 1 mile N of Saling, c. 8000 ft., 26.7.1955, *Webster & Nasir* (M).

**12.13. *Odontites jaubertianus*** (Boreau) D. Dietr., Syn. Pl. 3: 544. 1843 – Abb. 33.

≡ *Euphrasia jaubertiana* Boreau in Ann. Sci. Nat., Bot., ser. 2, 6: 254. 1836. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Frankreich], Nevers, 10.1836, A. Boreau (P!).

= *Euphrasia jaubertiana* var. *chrysantha* Boreau in Ann. Sci. Nat., Bot., ser. 2, 6: 254. 1836 ≡ *Odontites chrysanthus* (Boreau) Boreau, Fl. Centre France 1: 392. 1844.

*Annuelles*, 25–50 (80) cm hohes, aufrecht wachsendes, reichverzweigtes Kraut; ganze Pflanze weißborstig behaart. *Stengel* unten bis 3,5 mm dick; *Unterbau* mit 14–20 Knoten, davon 5–13(17) mit 6–20 (30) cm langen, schräg abstehenden Bereicherungstrieben (Abstehwinkel 40–80°). *Stengelblätter* 10–30 × 1–2,5 mm, lineal, 8–15 × so lang wie breit, ganzrandig oder mit 1–4(8) Zähnen, frühzeitig abfallend. *Blütenstände* frondo-brakteos, ziemlich lockerblütig, mit 12–20 Blüten, während der Blütezeit 2,5–5 cm lang, während der Fruchtreife sich bis 9 cm verlängernd; *Brakteen* lanzettlich oder eilanzettlich, die unteren 5–10 × 1,5–2,5 mm (L:B = 3,5–4,8), ganzrandig oder mit 1–4 Zähnen, so lang bis doppelt so lang wie der gestielte Kelch; *Aufblühfolge* akropetal; *Blüten* 8–9 mm lang, autogam; *Kelch* zu Beginn der Anthese 3–5 mm lang, obere *Kelchzähne* breit-dreieckig, fast so lang wie breit; *Krone* entweder blaßgelb und rosa überlaufen (var. *jaubertianus*) oder ginstergelb (var. *chrysanthus*), außen auf dem Helm und auf den Unterlippenzipfeln behaart; *Tube* 3,5–5 mm, wenig länger als die halbe Krone; *Helm* 3,5–4 mm, deutlich länger als die Unterlippe; *Unterlippe* 2,5–3 mm, bis über die Hälfte in drei fast gleich große Zipfel gespalten; *Mittelzipfel* fast rechteckig, vorne nur wenig verbreitert, 1,3–1,7× so lang wie breit; *Staubblätter* im Helm verborgen oder etwas aus der Krone herausragend, die oberen 1,8–2,5 mm, die unteren 2,8–3,2 mm lang; *Filamente* kurzhaarig (Härchen abwärts gebogen, 0,03–0,09 mm); *Antheren* gelb, im rechten Winkel zum Filament stehend; *Theken* bis auf etwa 70% der ganzen Länge aufreißend, am unteren Ende stachelspitzig, am Konnektiv und dorsal am Mittelnerv mit 4–8 Schlauchhaaren (0,2–0,5 mm lang) sowie am oberen stumpfen Ende mit Spiralhaaren, sonst kahl. *Pollenkörner* ± 23,4 × 28,3 µm. *Fruchtknoten* mit 18–24 Samenanlagen; *Narbe* kopfig; *Kapsel* ellipsoidisch, bis 5,4 mm lang und 2,8 mm breit (L:B = 1,7–2,7); *Samen* 1,3–1,9 × 0,7–0,9 mm (L:B = 1,8–2,8). *Chromosomenzahl*: 2n = 40.

Variation: Über die allotetraploide Entstehung von *O. jaubertianus* und seine taxonomische Gliederung siehe Bolliger & al. (1990).

Verbreitung (Bolliger & al. 1990: Abb. 7): Zentral- und W-Frankreich; nordwärts bis zur Loire, südwärts bis zur Lot, Ostgrenze im westlichen Vorland des Zentralmassivs.

Standort: 0–200 m; Brachen, Trockenrasen und Säume thermophiler Eichenwälder (Stellarietea mediae-, Agrostio-Arrhenatheretea-, Festuco-Brometea- und Rhamno-Prunetea-Gesellschaften).

Ausgewählte Belege

FRANKREICH: AUBE: Droupt-Sainte-Marie, 8.9.1896, *Hariot* (G, P, Z); Méry-s-Seine, 9.1894, *Hang* (P). — CALVADOS: Près à l'embouchure de la Dives, 9.1846, *Morière* (G, JE, P). — CHARENTE: Environs d'Angoulême, 9.1847, *Lecler* (BR, G, JE, L, NICE, P); *ibid.*, 7.9.1892, *Guillon* (G, JE, MPU, P, NICE); *ibid.*, près Ruelle, 8.1847, *Cosson* (MPU); *ibid.*, près de Casernes, 27.8.1898, *Guillon* (MPU); Charmant, 22.9.1878, *Guillon* (BR, MPU, NICE, P, Z); la



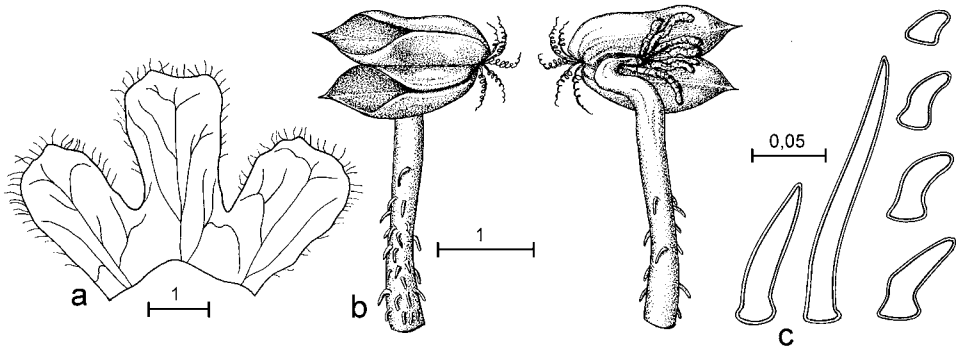


Abb. 33. *Odontites jaubertianus* – a: Unterlippe der Krone, b: Staubblatt und c: härchenförmige Papillen der Filamente.

Couronne, “La Tourette”, 17.9.1986, *Terrisse* (BERN); la Couronne, “Les Séverins”, 17.9.1986, *Terrisse* (BERN); Meaumont – Mornac, 8.9.1848, *Guillon* (MPU); St. Michel, 9.1893, *Weiller* (MPU); Nercillac près Cognac, 9.1869, *Guillon* (MPU); Roulet, Chaume de Vignac, 17.9.1986, *Terrisse* (BERN); Saint-Angeau, au SSE du village de Terrebourg, 16.9.1986, *Terrisse* (BERN); Vernat, 9.1922, *Weiller* (MPU). — CHARENTE-MARITIME: Aulnay, 9.1883, *Giraudias* (G, M, MPU, JE, P); Ceinefiesse de Royan, 8.1901, *Mauriet* (P); Crazannes, 9.1887, *Tesseron* (M); Mortagne-sur-Gironde, Ermitage (1 km E des Dorfes), 23.9.1986, *M. & R. Bolliger* (BERN); Ile d’Oléron, 4.9.1889, *Préaubert* (Z); Ile de Ré, 26.9.1906, *Strich* (JE); *ibid.*, 26.8.1910, *Hibon* (P); La Rochelle, 9.1889, *Chabert* (M); St. Denis d’Ile d’Oléron, 8.1891, *Leontonbrian* (G); Saint-Jean-d’Angély, 10.9.1879, A.W. (P). — CHER: Avord, 16.9.1949, *Prudhomme* (BR); Baugy, 10.9.1899, *Le Grand* (G); Berry, 21.8.1852, *Boreau* (G); Bourges, 13.9.1876, *Ripart* (G); *ibid.*, vignes d’Auron, 13.9.1876, *Ripart* (BR); *ibid.*, 26.8.1884, *Le Grand* (L, M); Brinay, à droite du chemin de Crèbs à Aubussay, 9.1909, *Félix* (BR); *ibid.*, pelouses calcaires sèches d’Aubussay, 15.9.1915, *Félix* (BR, G); La Chapelle Saint-Ursin, 31.8./15.9.1908, *Imbault* (BR, G, MA); *ibid.*, 30.8.1852, *Boreau* (G); *ibid.*, 29.8.1889, *Le Grand* (Z); Chavannes, 9.1861, *Ripart* (P); Guillon, 9.1888, *Grand* (MPU); entre Launay et Aubussay près Vierzon, 2.9.1949, *Prudhomme* (BR, G); Marmagne, 29.8.1849, *Boreau* (Z); *ibid.*, 27.8.1853, *Déséglise* (P); Morthomiers, 30.8.1852, *Déséglise* (G, JE, TL, P); *ibid.*, 25.8.1889, *Le Grand* (B, JENA, M); Primelles, 3.9.1889, *Le Grand* (JE, M); Semur, pr. St. Ambroise, 5.9.1889, *Legrand* (Z); St. Ambroix, 3.9.1889, *Le Grand* (B, G); St. Estey, 31.8.1908, *Imbault* (B); bois de Trunette, 3.9.1889, *Legrand* (Z). — DEUX-SÈVRES: Aiffres et Niort, 6.9.1960, *Bouby* (P); Airvault, 18.9.1909, *Simon* (MA, MPU); *ibid.*, 17.9.1914, *Simon* (MA); Clussay, 9.1841, *Boreau* (P); La Mothe-Saint-Héray, 13./15.9.1853, *Sauzé & Maillard* (BR, BORD, E, G, MPU); Thouars, 29.8.1847, *Boreau* (P). — DORDOGNE: Coteau de Monbazillac, près de Bergerac, 28.8.1848, *Merrl* (P); entre Périgueux et Coulonieix, 15.9.1905, *Humbert* (P); Eymet, 7.9.1847, *Ramond* (MPU); Plou, Forêt de Fontmoreau, Clairière du Champ-Chétif, 6.9.1907, *Imbault* (BR, Z); St. Front-de-Pradon, 1851, *Chassanet* (BR); St. Martin, au dessus de Bergerac, 9.8.1846, *Martel* (MPU). — EURE: Bois-Jérôme, 12.9.1898, *Toussaint & Hoschedé* (MA); *ibid.*, 20.9.1899, *Toussaint* (B, BCF). — GIRONDE: Blaye, 1848, *Marichat* (P). — INDRE: Châteauroux, bois de Girengne, 1.9.1868/9.1864, *Le Grand et Chastaingt* (B, G, GOET, JE, LISE, M, P); La Fierté, 8.7.1891, *Chédeau* (G); Taillis de Girengne près Châteauroux, 9.9.1867, *Loret* (P). — INDRE-ET-LOIRE: Rives près Abilly, 9.1850, *Delaunay* (G); Betz, 17.9.1854, *Delaunay* (G); Chinon, 16.9.1879, *Tourlet* (G, L, Z); *ibid.*, 9.–10.1883, *Tourlet* (BR, G, NICE, P). — ISÈRE: Villeurbanne, 1851, *Jordan* (LISE). — LOIR-ET-CHER: Cour-Cheverny, 9.8.1857, *Mas* (P); Marolles près Nevert, 18.9.1860, *Bornet* (MPU); *ibid.*, 18.9./13.10.1860, *Mathonnet* (BR, G, JE, MPU, TL); Montigny près Blois, 10.1848, *Desvaux* (G, M). — LOIRET: Chapelle Mesmin, 30.8.1899, *Cosnier* (G); entre Girolles et Treilles, 21.8.1869, (P); Orléans, *Bernet* (G); prope Treilles, 28.8.1871, *Gillot*

(BR, MPU, P, Z). — LOT-ET-GARONNE: Chaumes à Saint-Maurin, Canton de Beauville, 9.1875–76, *Arnaud* (B, GOET, JE, L, NICE, MPU, M, P, Z). — MAINE-ET-LOIRE: Champigny près Saumur, 18.9.1853, *Revelière* (G, MPU); Milly, 16.9.1881, *Bouvet* (NICE); Montreuil-Bellay, 16.9.1849, *Chédeau* (G, GOET, MPU). — MARNE: Vert-la-Gravelle, 1888, *Devauversin* (M). — NIÈVRE: Champs d'Ardennai près Nevers, 5.10.1847, *Barnet* (BR); Nevers, 1.9.1836, *Boreau* (P); *ibid.*, 5.10.1847, *Bornet* (B, G, JE, MPU, P, TL); Varennes la Nevers, 20.9.1849, *Boreau* (P). — SAÔNE-ET-LOIRE: Laizé, près Mâcon, 9.1879, *Lacroix* (G, Z). — Seine-et-Marne: Ecuelles, Moret-s-Loing, 28.8.1960, *Legros* (P); Moret, 8.1841, *Cosson* (G); *ibid.*, 9.1891, *Jaubert* (G, MPU, P); *ibid.*, 21.9.1922, *Duclos* (P); *ibid.*, Montigny, 9.1847, *Cosson* (P); Veneux-Nadon, 5.9.1920, *Le Brun* (P). — SEINE-ET-OISE: Les grands-jardins près Bazemont, 9.1907, *Humbert* (RAB); entre Vaux et Ste Colombe près Bazemont, 9.1908, *Humbert* (P). — VIENNE: Chapelle Montreuil, *de Lacroix* (P); Lusignan, 8.1842, *Lloyd* (JE); Poitiers, 12.9.1856, *Genevier* (G); St. Romain, 9.1860, *Chabulleau* (BR).

**12.14. *Odontites kaliformis*** (Willd.) Pau in Bol. Soc. Aragonesa Ci. Nat. 6: 28. 1907 – Abb. 34  
 ≡ *Euphrasia kaliformis* Willd., Enum. Pl.: 635. 1809. – Holotypus: *Pourret* (B-W 11179!).  
 = *Odontites recordonii* Burnat & Barbey, Not. Voy. Bot. Baléar.: 42. 1882. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Spanien], Regnum Valentinum, dunes du Lac Albufera, 6.1881, *Boissier* (G!).  
 = *Odontites eliassennenii* Pau in Bol. Soc. Aragonesa Ci. Nat. 6: 28. 1907.

*Annuelles*, bis 50(65) cm hohes, aufrecht wachsendes Kraut. *Stengel* wie die ganze Pflanze angedrückt kurzhaarig (Haare weiß, 0,2 mm lang), ohne Stieldrüsen, unten bis 3,2(4,2) mm dick, verzweigt, *Unterbau* mit 15–25(30) Knoten, davon 10–20(25) mit bis bis 25 cm langen, schräg abstehenden Seitenästen (Abstehwinkel 35–60 [75]°). *Stengelblätter* 17–27 × 2–3,2 mm, lineal oder lineal-lanzettlich, 6–8(12)× so lang wie breit, die unteren meist schwach gezähnt (mit 1–6 undeutlichen Zähnen), frühzeitig abfallend. *Blütenstände* frondo-brakteos, dichtblütig, mit 10–40 Blüten, 1,5–8 cm lang; *Hemmzone* mit 7–15 Knoten; *Brakteen* lanzettlich, ganzrandig, so lang wie bis wenig länger als der gestielte Kelch, die unteren *Brakteen* 4,5–7,5 × 1,2–1,7 mm (L:B = 3,5–5,5). *Aufblühfolge* akropetal. *Blüten* 5–7 mm lang, protogyn. *Kelch* zu Beginn der Anthese 2,7–4,5 mm lang (Fruchtkelche bis 4,8 mm), bis auf etwa zwei Drittel der Länge geteilt (Kelchröhre 60–70% der Kelchlänge), dicht behaart, Stieldrüsen spärlich und höchstens 0,14 mm lang (Köpfchen aus maximal 10 Zellen bestehend); *Kelchzipfel* dreieckig (L:B der oberen Zipfel = 1,1–1,6; L:B der unteren Zipfel = 1,4–2,0). *Krone* blaßrosa oder rosa-weiß (Unterlippenwülste weinrot oder braunviolett), untere Tubushälfte kahl, sonst kurzhaarig (Haare warzig, ± 0,05–0,1 mm); Tubus 3,1–5 mm lang (= 60–70% der Kronen-Länge), so lang wie oder wenig länger als der Kelch; *Helm* 2–3 mm lang, meist gleich lang wie oder wenig länger als die Unterlippe, selten kürzer als diese, deutlich ausgerandet (Ausrandung 10–25% der Helmlänge); *Unterlippe* 2–3,5 mm lang, bis über die Hälfte in drei Zipfel gespalten (verwachsender basaler Teil 20–40% der Unterlippen-Länge); *Mittelzipfel* fast rechteckig, oben nur wenig verbreitert, 1,2–2,1× so lang wie breit, an der Spitze wenig ausgerandet (Ausrandung ± 10% der Zipfel-Länge), 1,1–1,3× so lang wie die kurz-rechteckigen Seitenzipfel, diese an der Spitze abgerundet oder undeutlich ausgerandet. *Staubblätter* weit aus der Krone herausragend, die oberen 2,2–2,8 mm, die unteren 3,1–4 mm lang; *Filamente* papillös; *Antheren* rötlich, 1,4–1,7 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; Theken auf der ganzen Länge aufreißend, stachelspitzig, am Konnektiv mit wenigen bis ca. 0,3 mm langen Schlauchhaaren sowie am oberen stumpfen Ende mit Spiralhaaren, sonst kahl. *Pollenkörner* ± 19 × 25 µm. *Fruchtknoten* mit 14–26 Samenanlagen (Fächer 6–13-samig); *Griffel* bis 6 mm lang; *Kapsel* ellipsoidisch, 3,5–4,3 × 1,7–2,3 mm (L:B = 1,7–2,2). *Samen* 0,8–1,3 × 0,5–0,6 mm (L:B = 1,6–2,3).

Variation: Trotz seines relativ kleinen, ganz auf Spanien beschränkten Areals ist *O. kaliformis* eine sehr formenreiche Art. Um die systematische Bedeutung dieser Formen beurteilen zu können, wurden Stichproben an Pflanzen erhoben, die von 10 Populationen aus verschiedenen

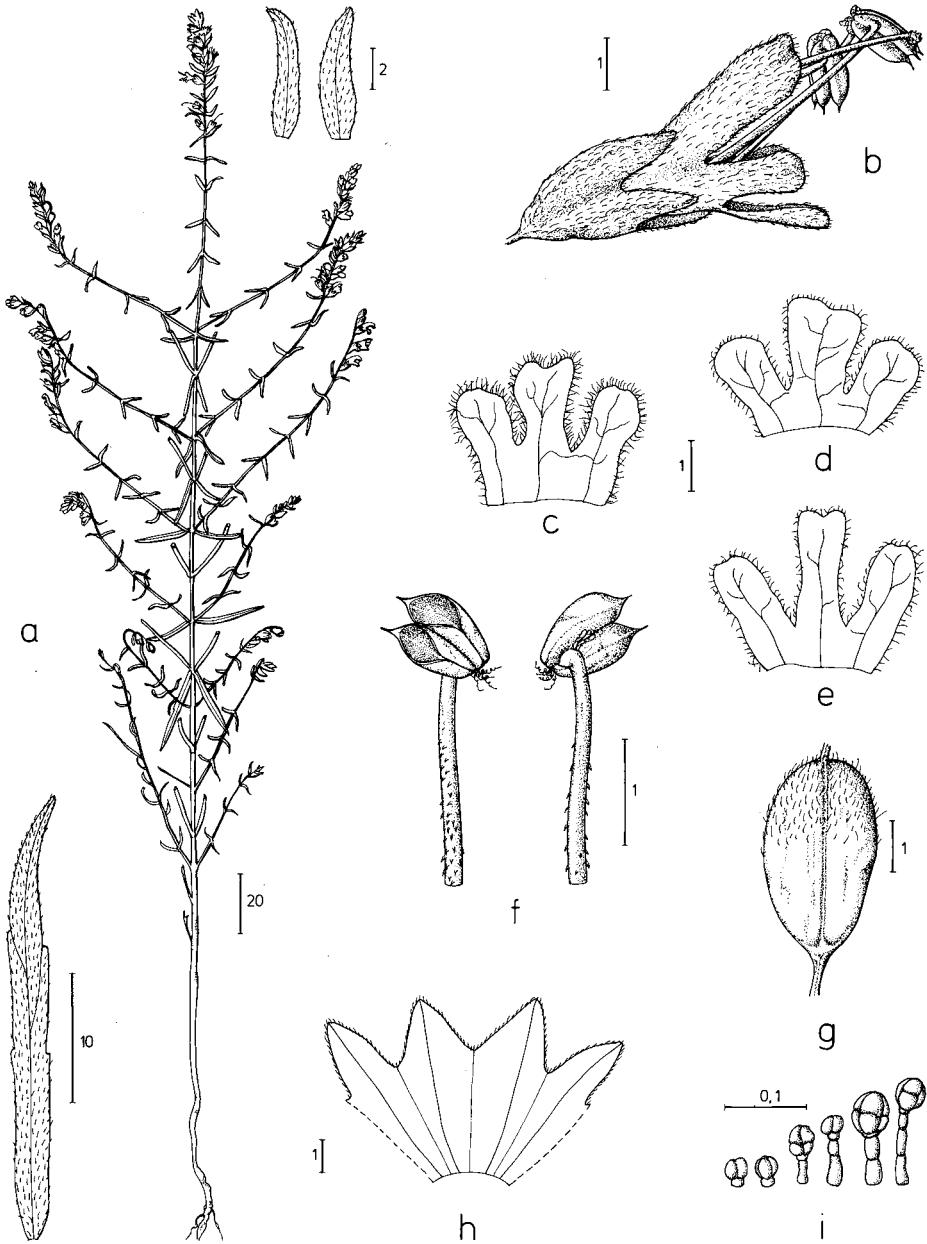


Abb. 34. *Odontites kaliformis* – a: Habitus mit Stengelblatt und Brakteen, b: Blüte, c-e: Unterlippen von v verschiedenen Populationen, f: Staubblatt, g: Kapsel, h: Kelch mit Kurzdrüsen (i).

Gebieten des Artareals stammen. Für jede Stichprobe wurden 10 Blüten präpariert, gezeichnet und die verschiedenen Blütenteile ausgemessen. Für jedes Merkmal wurde sodann der Mittelwert und die Standardabweichung berechnet; in Tab. 5 sind die wichtigsten Ergebnisse zusam-

Tab. 5. Variation von *Odontites kaliformis* (Mittelwerte von 12 Populationen und 13 Merkmalen).

Herkunft der Populationen: 1: Valencia, Dehesa de la Albufera, 2.8.1908, *Moroder* (M); 2: Valencia, El Salev, 2.10.1979, *Villar* (JACA); 3: Valencia, Sierra de la Murta, Pied Cavall Vernat, *Borja* (MAF); 4: Tarragona, Monticule de San Pere, 1.10.1926 (M, MA); 5: Tarragona, Sierra de la Musara, 11.9.1984, *Bolliger* (BERN); 6: Castellon, Benicarlo, 10.1908, *Sennen* (M, MA, MAF); 7: Cuenca, Cabrejas, 3.9.1966, *Rivas Goday & Borja* (MA, MAF); 8: Burgos, Ameyugo, 13.9.1906, *Elias* (B); 9: Burgos, Bozoo (Villanueva Soportilla), 24.9.1985, *Alejandre* (BERN); 10: Alava, Valdegovía, Batxicabo, 18.9.1985, *Alejandre* (BERN); 11: Huesca, Apies, 11.9.1977, *Montserrat* (JACA); 12: Guadalajara, Reñera, 29.9.1969, *R. Goday & al.* (MAF).

Populationen	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Länge Krone (MM)	5.8	6.8	6	5.5	6.2	6.3	6.6	6.4	5.8	5.1	5.6	7
L Tubus (mm)	3.5	3.9	3.6	3.5	3.5	3.7	4.1	3.9	3.6	3.3	3.4	3.7
L Unterlippe (mm)	2.3	3.3	2.1	1.8	2.5	2.3	2.3	2.2	2.1	2	1.9	2.8
L Tubus: L Krone	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.7	0.6	0.6	0.5
L Mittelzipfel (mm)	1.7	2.4	1.3	1.2	1.8	1.6	1.5	1.5	1.3	1.3	1.4	1.8
L: B Mittelzipfel	1.7	2.1	1.6	1.5	1.5	1.9	1.5	1.3	1.3	1.1	1.1	1.1
L MiZi: L Unterlippe	0.7	0.7	0.6	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.6	0.7	0.6
L Seitenzipfel	1.4	2	1.1	1	1.5	1.3	1.3	1.3	1.1	1.1	1.1	1.5
L: B Seitenzipfel	1.6	1.9	1.4	1.4	1.5	1.8	1.5	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1
L obere KeZipfel (mm)	1.6	2.1	1.8	1.2	1.6	1.4	1.5	1.7	1.2	1.6	1.3	2.1
L: B obere KeZipfel	1.3	1.4	1.4	1	1	1.2	1	1.3	0.9	1.1	0.9	1.3
L untere KeZipfel (mm)	1.5	1.9	1.7	1.1	1.5	1.4	1.5	1.7	1.1	1.5	1.3	1.9
K: B untere KeZipfel	1.9	2	2	1.4	1.5	1.6	1.7	1.8	1.2	1.4	1.3	1.7

mengefaßt. Sie zeigen, daß zwar einerseits in mehreren Merkmalen signifikante Unterschiede zwischen geographisch entfernten Populationen bestehen, daß aber andererseits in jedem variablen Merkmal die Extremformen durch eine fließende Reihe von Übergangsformen miteinander verbunden sind. Besonders variabel ist zum Beispiel die Form der Unterlippenzipfel. Vergleicht man in bezug auf dieses Merkmal Pflanzen vom locus classicus von *O. kaliformis* (Albufera, Prov. Valencia) mit Pflanzen vom Originalfundort von *O. eliasennii* (Ameyugo, Provinz Burgos), so stellt sich tatsächlich ein signifikanter Unterschied heraus, indem die Valencia-Pflanzen deutlich schlankere Zipfel aufweisen (L:B des Mittelzipfels:  $m = 1,7$ ) als jene von Ameyugo (L:B = 1,3). Allerdings ist nicht zu übersehen, daß auch innerhalb der Provinz Valencia in diesem Merkmal große Unterschiede bestehen, indem z. B. die Pflanzen von El Salev (Pop. 2) hier einen Mittelwert von 2,1 erreichen, und damit von den Albufera-Pflanzen gleich stark differieren wie die geografisch weit entfernten "eliasennii"-Pflanzen von Ameyugo. Alle anderen Merkmale, vor allem auch die absolute Größe der Blütenteile, weisen geringere oder gar keine signifikanten Unterschiede auf, so daß, aufs Ganze gesehen, die Gemeinsamkeiten zwischen den 12 verglichenen Populationen mehr ins Gewicht fallen als die Unterschiede. Aus diesem Grunde verzichte ich auf eine taxonomische Gliederung von *O. kaliformis* in verschiedene Unterarten.

Verbreitung (Abb. 35): NO-Spanien (Oberlauf des Ebro: La Rioja, Nordrand des Ebrobeckens, Küstengebiet von Valencia bis Tarragona, Oberlauf des Tajo zwischen Guadalajara und Cuenca).

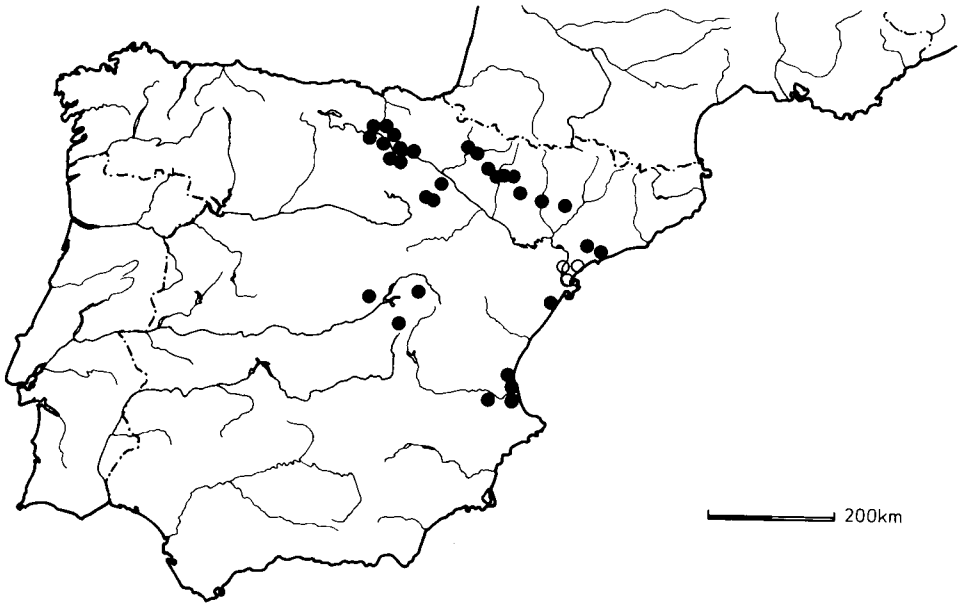


Abb. 35. Verbreitung von *Odontites kaliformis* nach Herbarbelegen (Punkte) und Literaturangaben (Kreise).

Standort: (100)300–700(900) m; trockene, steinige Zwergstrauch- und Dornbusch-Heiden, Xerogarriguen (Rosmarinetales-Gesellschaften).

#### Ausgewählte Belege

SPANIEN: ALAVA: Elciego, 470 m, 22.9.1984, *Montserrat & Uribe-Echebarria* (JACA); Labastida, 460 m, 14.9.1985, *Alejandre* (BERN); Laguardia Rellanos, 500 m, *Alejandre* (BERN); Lantaron, 520 m, 7.9.1985, *Alejandre* (BERN); Mabaridas, El Monte, 520 m, 14.9.1985, *Alejandre* (BERN); Moreda, 530 m, 20.9.1984, *Morante* (JACA); Oyon, El Alto, 500 m, 14.9.1985, *Alejandre* (BERN); Ribera Alta, Paul, 640 m, 24.9.1985, *Alejandre* (BERN); Salinas de Añana, 620 m, 30.8.1985, *Alejandre* (BERN); Salinillas, 17.9.1908, *Elias* (MA); Samaniego, 540 m, 14.9.1985, *Alejandre* (BERN); Valdegavia, 540–560 m, 18.9.1985, *Alejandre* (BERN); Zambraña, Berganzo, 600 m, 1.9.1985, *Alejandre* (BERN); *ibid.*, Mte Cabrera, 480 m, 1.9.1985, *Alejandre* (BERN). — BURGOS: Ameyugo, friches, 13.9.1906, *Elias* (B, JE, L, MPU); *ibid.*, 560 m, 2.9.1909, *Elias* (MA, MPU); Bozoo, Portilla, 640 m, 24.9.1985, *Alejandre* (BERN); *ibid.*, San Pedro, 600 m, 24.9.1985, *Alejandre* (BERN); *ibid.*, Villanueva Sopotilla, 510 m, 24.9.1985, *Alejandre* (BERN); Condado de Trebino, La Puebla de Arganzon, 520 m, 14.9.1985, *Alejandre* (BERN); Encio, 610 m, 7.9.1985, *Alejandre* (BERN); Santa Gadea del Cid, Vallejo de Canalejas, 600 m, 24.9.1985, *Alejandre* (BERN). — CASTELLON: Benicarlo, 10.1908, *Sennen* (B, L, M, MA, MAF). — CUENCA: Cerro del Tobar sobre Hoyo de las Casas, 12.9.1947, *Caballero* (MA); Subida a Cabrejas, 3.9.1966, *Borja & Rivas Goday* (MA, MAF). — GUADALAJARA: Baja Alcarria, cerca de Renera, 29.9.1969, *Rivas Goday, Borja Carbonell & Ladero* (MAF). — HUESCA: Agüero, 700 m, 12.9.1979, *P. & G. Montserrat* (JACA); Albelda, 29.8.1972, *Montserrat* (JACA); Apiés, vers Santa Eulalia de la Peña, 700 m, 11.9.1977, *Montserrat* (BR, G, JACA, M); entre Huerto y Sesa, 400 m, 15.8.1977, *Montserrat* (JACA); Selgua, 5.10.1916, *Font Quer* (BCF). — LLEIDA: Catalogne, Seo d'Urgel, route d'Organya, 650 m, 12.9.1908, *Soulié* (MPU). — LOGROÑO: Abalos, Solanas, 600 m, 14.9.1985, *Alejandre* (BERN); Cenicero, Riba Rey, 660 m, 7.9.1985, *Alejandre* (BERN); Huercanos, 530 m, 7.9.1985, *Alejandre* (BERN); Najera, 540 m, 7.9.1985, *Alejandre* (BERN); San Vicente de la Sonsierra, Ribas de Tereso, 585 m, 14.9.1985,

*Alejandre* (BERN). — NAVARRA: Fitero, 700 m, 9.10.1976, *Segura Zubizarreta* (M); Yesa, 600 m, 13.8.1964, *Montserrat* (JACA). — SORIA: San Felices, 900 m, 21.9.1974, *Segura Zubizarreta* (M); *ibid.*, Romerales, 800 m, 28.9.1985, *Alejandre* (BERN). — TARRAGONA: Serra de la Mussara, ca. 2 km SE von Arboli (14 km NW von Reus), 900 m, 11.9.1984, *Bolliger* (BERN); Monticule de “S. Pere”, 1.10.1926, *Teodoro* (BCF, G, MA, MAF); Tarragone, 1.10.1926, *Teodoro* (M); Les Vensalles ca. Ulldacona, 150 m, 22.9.1977, *Montis* (JACA). — VALENCIA: Dehesa de la Albufera, 15.8.1908, *E. & F. Moroder* (JE, M, MA, MAF, MPU); *ibid.*, loco dicto “Mallae”, 21.7.1907, *Pau* (MA); Alcira Valentice, 25.10.1908, *Moroder* (MA); Benicarlo, 10.1908, *Sennen* (JE); El Salev, 2.10.1979, *Villar* (JACA); in collibus calcareis Bicorp, 10.1914, *Vicioso* (MA); Sierra de Corbera, 10.1945, *Borja* (MA); Sierra de la Murta, al pie del “Cavall-remat”, en el lugar denominado “La Cabreta”, cerca de Corbera d’Alcira, 7.10.1945, *Borja* (BCF, MA, MAF); Valencia, 14.9.1940, *Dolores Fernandez* (MAF). — ZARAGOZA: Claros del queijical à 9 km de Biel, 620 m, 14.10.1969, *Montserrat* (JACA); Concilio, 590 m, 29.9.1979, *P. & G. Montserrat* (JACA); Zaragoza zw. Urries nach Ruesta, etwa 4 km von Ruesta, 700 m, 13.9.1984, *Bolliger* (BERN).

### 12.15. *Odontites pyrenaicus*-Gruppe

*Annuell*; *Stengelblätter* gezähnt; *Aufblühfolge* akropetal; *Blüten* relativ groß, 7–12 mm lang, protogyn; *Kelche* (und Brakteen) mit zahlreichen bis 0,7 mm langen Stieldrüsen, Drüsenköpfchen ellipsoidisch, 1,4–1,8× so lang wie breit, aus maximal 90–200 Zellen bestehend; *Krone* gelb, außen kurzhaarig sowie innen auf der *Unterlippe* kurzdrüsig; *Filamente* papillös; *Theken* mit Spiralhaaren und Keulenhaaren (ohne Barthaare); *Fruchtknoten* mit 8–14 Samenanlagen; *Chromosomenzahl*  $2n = 24$ .

### Schlüssel zu den Arten der *Odontites pyrenaicus*-Gruppe

1. Brakteen deutlich gezähnt, die unteren 2–5,5× so lang wie breit . . . . . *O. cebennensis*
- Brakteen ganzrandig, die unteren 4–7,5× so lang wie breit . . . . . *O. pyrenaicus*

**12.16. *Odontites cebennensis*** Coste & Soulié in Bull. Soc. Bot. France 52: 659. 1906. – Abb. 36, 38.

Lectotypus (hier ausgewählt): [Frankreich], Aveyron, coteaux rocaillieux et boisés du calcaire jurassique, au-dessus de Verrières-de-Saint-Bauzély, entre 700 et 800 m, 4./20.9.1905, *Soulié* (MPU!; Isolectotypi: G, MA).

= *Odontites broussei* Sennen in Bull. Soc. Bot. France 73: 659. 1927. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Spanien], Cerdagne, pâturages abruptes, 1550 m, 22.8.1916, *Sennen* (G!; Isolectotypus: M!).

= *Odontites duffourii* Sennen in Bull. Soc. Bot. France 73: 659. 1927. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Spanien], “Les Escaldes et Dorres”, Taillis entre 1450 et 1500 m, 31.8.1918, *Sennen* (M!).

= *Odontites gonzali* Sennen in Bull. Soc. Bot. France 73: 659. 1927. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Spanien], Collsacabra, pentes du “Bach”, 1000 m, 13.9.1926, *Gonzalo* (BCF; Isolectotypi: M!, MAF!).

= *Odontites lanceolatus* var. *olotensis* Pau ex Cadevall, Fl. Catalunya 4: 273. 1932 ≡ *Odontites lanceolatus* subsp. *olotensis* (Pau ex Cadevall) O. Bolòs & Vigo in Collect. Bot. 14: 99. 1983. – Holotypus: Herb. Pourret Nr. 4334, *Pourret* (MAF!).

*Annuelles*, bis 60 cm hohes, aufrecht wachsendes Kraut. Ganze Pflanze weißborstig behaart (Haare < 0,8 mm lang). *Stengel* unten bis 5 mm dick, verzweigt, *Unterbau* mit 10–20 Knoten, davon 3–12 mit bis 35 cm langen, schräg abstehenden Seitenästen (Abstehwinkel 30–60°).

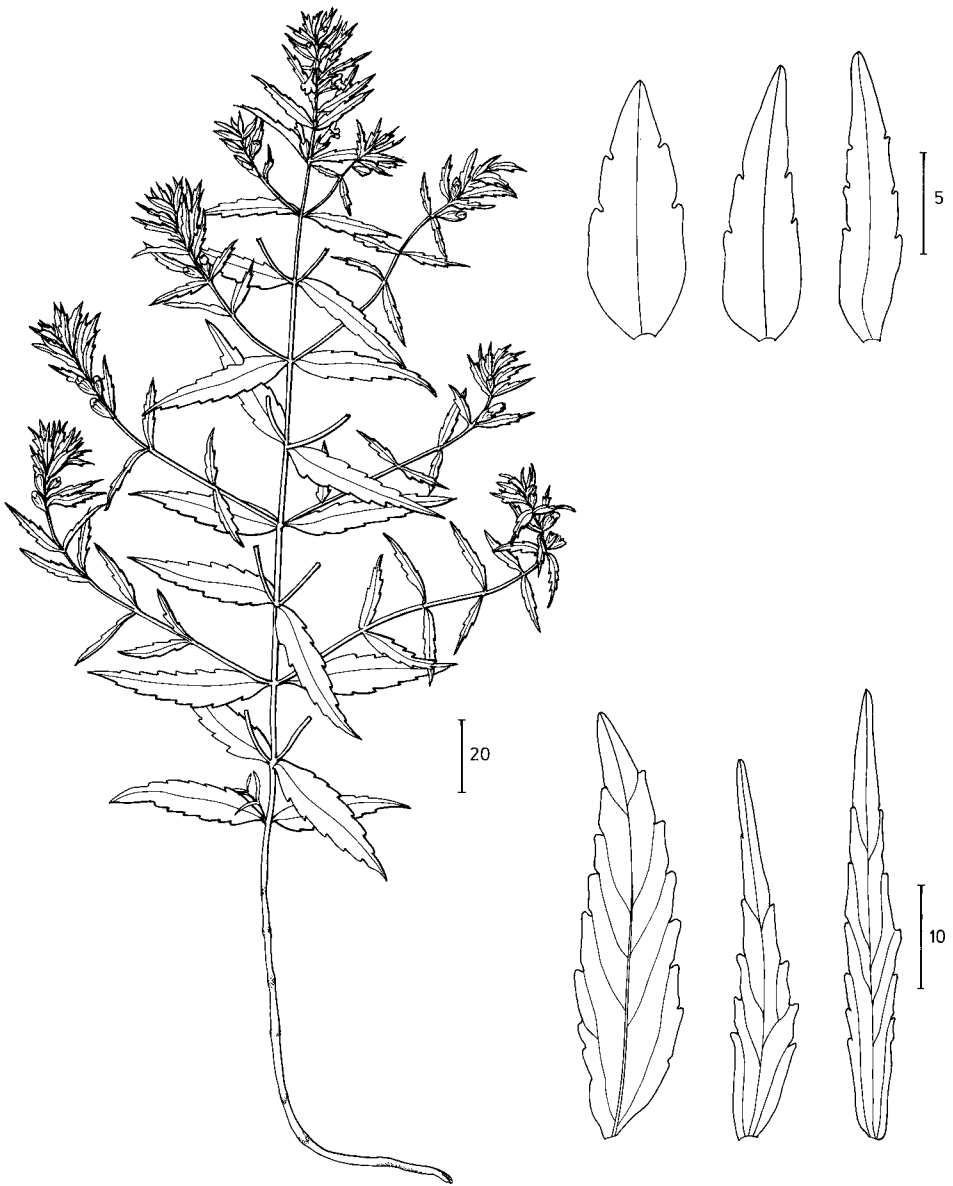


Abb. 36. *Odontites cebennensis* – Habitus mit Stengelblättern und Brakteen.

*Stengelblätter* 20–70 × 4–10 mm, lanzettlich, 4,5–7× so lang wie breit, deutlich gezähnt (mit 5–14 Zähnen), frühzeitig abfallend. *Blütenstände* frondo-braktes bis frondos, unten lockerblütig (unterste Blüten oft etwas abgesetzt), oben dichtblütig, mit 17–30 Blüten, 4,5–7 (–11) cm lang; *Hemmzone* mit 1–7 Knoten; *Brakteen* lanzettlich oder oval-lanzettlich, gezähnt, länger als der gestielte Kelch (1,7–3× so lang), am Rande mit oder ohne Stieldrüsen, die unteren *Brakteen* 10–20 × 2,5–5 mm (L:B = 2–5,5). *Aufblühfolge* akropetal. *Blüten* 8–12 mm lang, protogyn.

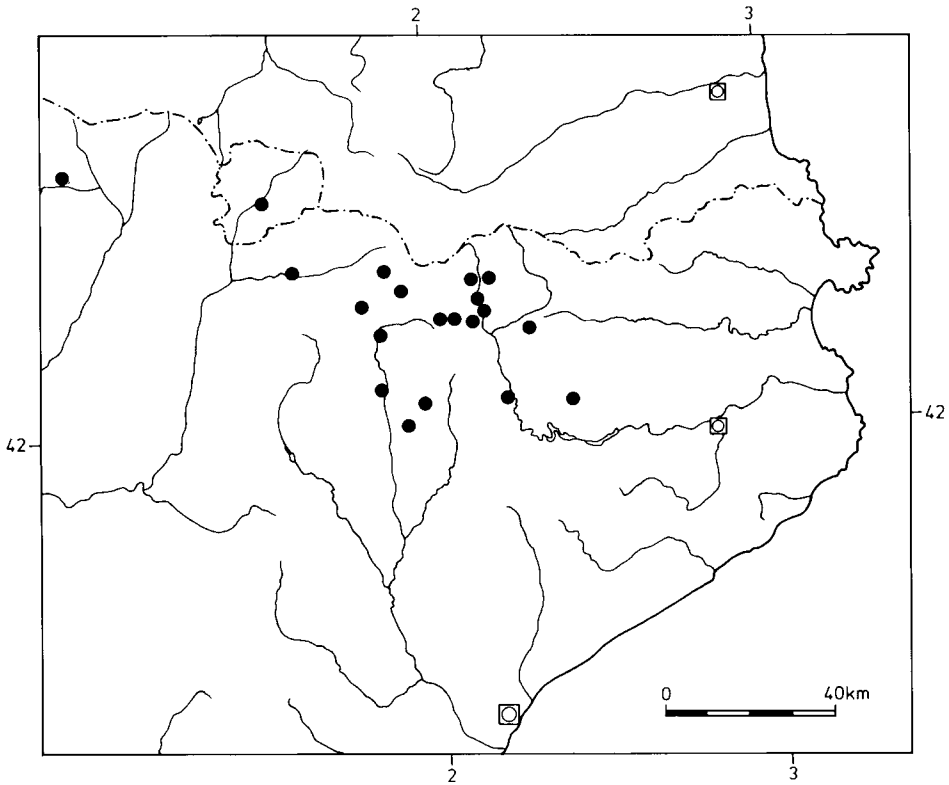


Abb. 37. Verbreitung von *Odontites cebennensis* in NO-Spanien nach Herbarbelegen. Nicht dargestellt ist das einzige Vorkommen der Art in den Cevennen von S-Frankreich (Causses de Millau).

*Kelch* zu Beginn der Anthese 4,2–7 mm lang (Fruchtkelche bis 9 mm), bis maximal auf die Hälfte gespalten (Kelchröhre 50–60% der Kelchlänge), mit vielen Stieldrüsen (Drüsen bis 0,8 mm lang, Köpfchen ellipsoidisch, bis 0,17 mm lang, 1,4–1,8× so lang wie breit, aus maximal 200 Zellen bestehend); *Kelchzipfel* dreieckig (L:B der oberen Zipfel: 0,8–1,2(1,4); L:B der unteren Zipfel: 1,3–2,0). *Krone* hellgelb, (Helm heller als die Lippe, Unterlippenwülste dunkelgelb), mit Ausnahme der unteren kahlen Tubushälfte kurzhaarig (Haare warzig, ± 0,1 mm, an den Rändern der Zipfel bis 0,5 mm lang), am Rande am Übergang zwischen Helm und Unterlippe außerdem drüsig behaart; *Tubus* 5,5–8 mm lang (= 60–70% der Kronen-Länge), so lang wie oder wenig länger als der Kelch; *Helm* 3–4 mm lang, gleich lang wie bis wenig länger als die Unterlippe (100–135% der Unterlippen-Länge), leicht ausgerandet (Ausrandung 5–12% der Helmlänge); *Unterlippe* 2,7–4,2 mm lang, bis über die Hälfte in drei Zipfel gespalten (verwachsener basaler Teil 30–40% der Unterlippen-Länge); *Mittelzipfel* leicht spatelförmig verbreitert, 1–1,3× so lang wie breit, an der Spitze meist deutlich ausgerandet (Ausrandung 7–13% der Zipfel-Länge), 1,1–1,2× so lang wie die fast quadratischen Seitenzipfel, diese an der Spitze abgerundet oder undeutlich ausgerandet. *Staubblätter* weit aus der offenen Krone herausragend, die oberen 2,8–3,5 mm, die unteren 4,5–5,5 mm lang; *Filamente* papillös; *Antheren* gelb bis hellbraun, 2–2,4 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; Theken auf der ganzen Länge aufreißend, am unteren Ende stachelspitzig, am Konnektiv und dorsal am Mittelnerv mit bis 0,6 mm langen Schlauchhaaren sowie am oberen stumpfen Ende mit Spiralhaaren, sonst kahl. *Pollenkörner* ± 21 × 26 µm. *Fruchtknoten* mit 8–12 Samenanlagen (Fächer 4–6-samig);



Griffel bis 8 mm lang. Kapsel obovoid, 4–6,2 × 3–4 mm (L:B = 1,2–1,8). Samen 1,4–1,8 × 0,6–1 mm (L:B = 1,8–2,8).

Verbreitung (Abb. 37): Katalonien, am Südrand der Pyrenäen von Andorra ostwärts bis in die Gegend von Olot (Cerdaña, östliche Sierra del Cadi, Oberlauf des Llobregat und des Ter). Außerdem ein Vorkommen in den französischen Cevennen (Causse de Millau im Dép. Aveyron).

Standort: (600)750–1300(1700) m; Hauptverbreitung im Flaumeichengürtel auf skelettreichen Kalkböden (*Quercetalia pubescentis*); im Saum und in Lichtungen wärmeliebender Flaumeichenwälder mit Buchs (*Buxo-Quercetum pubescentis*: *Quercus pubescens*, *Buxus sempervirens*, *Pinus silvestris*; hier oft in *Brachypodium pinnatum*-Rasen), in lichten Kiefernwäldern (*Deschampsio-Pinion*), an steilen, felsigen Abhängen zwischen Sträuchern und kleinen Kiefern (*Corylus avellana*, *Pinus silvestris*), in Trockenrasen (*Mesobromion* und *Xerobromion erecti*) sowie in trockenen Weiden (z. B. *Ononidion striatae*).

#### Ausgewählte Belege

ANDORRA: Les Escaldos, 1450 m, 8.8.1918, *Sennen* (G); Les Escaldes et Dorres, 1450–1500 m, 31.8.1918, *Sennen* (BR, G, L, M, P).

FRANKREICH: AVEYRON: Coteaux calcaires boisés au-dessous de Verrières, 4. + 20.9.1905, *Soulié* (MA, MPU); Millau, St.-Estève, 27.9.1897, *Fourès* (MPU); *ibid.*, coteaux de St. Estève, 24.9.1905, *Fourès* (B, BR, G); *ibid.*, 27.8.1905, *Puech* (B); *ibid.*, au-dessous de Verrières, 700–800 m, 4./20.9., 18.10.1905, *Soulié* (MPU); *ibid.*, Rognous, 8.1949, *Terré* (BR); sur les Pentes du Causse Noir, cum *Aster amellus*, *Aphyllanthes*, *Anthericum ramosum*, *Melampyrum cristatum*, 3.10.1980, *Fabre* (JACA).

SPANIEN: BARCELONA: An der Strasse von Baga nach Greixa, etwa 2 km nach Baga (Tal des Rio Bastaren), ca. 950 m, 18.9.1984, *Bolliger* (BERN); an der Strasse von Campdevanol nach La Pobla de Lillet, etwa 2,5 km vor La Pobla, ca. 1000 m, 18.9.1984, *Bolliger* (BERN); Collsacabra à Pruit, 15.9.1922, *Gonzalo* (G, P); *ibid.*, pentes du Bach, 1000 m, 13.9.1926, *Gonzalo*, (G, MA); Gavarros (Sierra del Cadi); 1700 m, 11.8.1911, *Sennen* (JE, M, P); Guardiola de Berguedà 800 m, 1.10.1984, *Soriano* (BCC, BERN); St. Maurici de la Quar (Berguedà), 900 m, 14.9.1984, *Carreras & Vigo* (BCC, BERN); entre Obiols et La Portella, 650 m, 27.10.1984, *Carreras & Vigo* (BCC, BERN); zw. Sant Quirze de Besora und Ripoll, etwa 1 km N von Montesquiu, 600 m, 10.9.1984, *Bolliger* (BERN); an der Strasse von Serchs nach Berga, etwa 1 km nach Serchs, ca. 750 m, 18.9.1984, *Bolliger* (BERN). Gerona, El Baell (Val de Ribes), 1200 m, 30.8.1984, *Vigo* (BCC, BERN); zw. Campdevanol und La Pobla de Lillet, etwa 2,2 km nach Campdevanol, 800 m, 17.9.1984, *Bolliger* (BERN); zw. Gombreny und Sta. Maria de Lillet, etwa 1,5 km vor der Puerto de Marolla, ca. 1000 m, 18.9.1984, *Bolliger* (BERN); Sierra del Nevà (Camprodon), 6.9.1921, *Cuatrecasas* (MAF); Olot, La Salut, 9.1901, *Bolòs* (VE); an der Strasse von Olot nach Ripoll, Südfuss der Sierra de Puig Estela, etwa 1,5 km nach Vallfogona, ca. 950 m, 18.9.1984, *Bolliger* (BERN); zw. Ribas de Freser und Bruguera, etwa 2 km S von Ribas (Tal des Rio Freser), 1200 m, 10.9.1984, *Bolliger* (BERN); Ripoll au Catllar, 700–1000 m, 9.1910, *Sennen* (BR, G, JE, L, M); zw. Ripoll und Ribas de Freser, etwa 5 km N von Ripoll (Tal des Rio Freser), ca. 800 m, 10.9.1984, *Bolliger* (BERN); *ibid.*, bei der Strassenbrücke über den Rio Freser, 4 km S von Ribas, 850 m, 17.9.1984, *Bolliger* (BERN). — LLEIDA: Cerdagne, Gorges du Llo, 1550 m, 22.8.1916, *Sennen* (G, L, M); Gorges de Llo, 1470 m, 11.8.1927, *Sennen* (B, JE); près de Das (La Cerdanya), 1330 m, 8.10.1984, *Soriano* (BCC, BERN); Espot, 1500 m, 17.8.1981, *Carrillo & Ninot* (JACA); an der Strasse von Sea de Urgel nach Puicerda, zw. Balneario San Vicente (= Banos de San Vicente) und Pont de Bar, 900 m, 17.9.1984, *Bolliger* (BERN).

**12.17. *Odontites pyrenaicus* (Bubani) Rothm.** in *Cavanillesia* 7: 120. 1935 – Abb. 38a-b, d-f, i, 39, 46.

≡ *Euphrasia pyrenaica* Bubani, Fl. Pyren. 1: 278. 1897. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Spanien], Pyren. merid. Aragon prope l’Ainsa et la Buerda, 19.9.1850, *Bubani* (GE!).

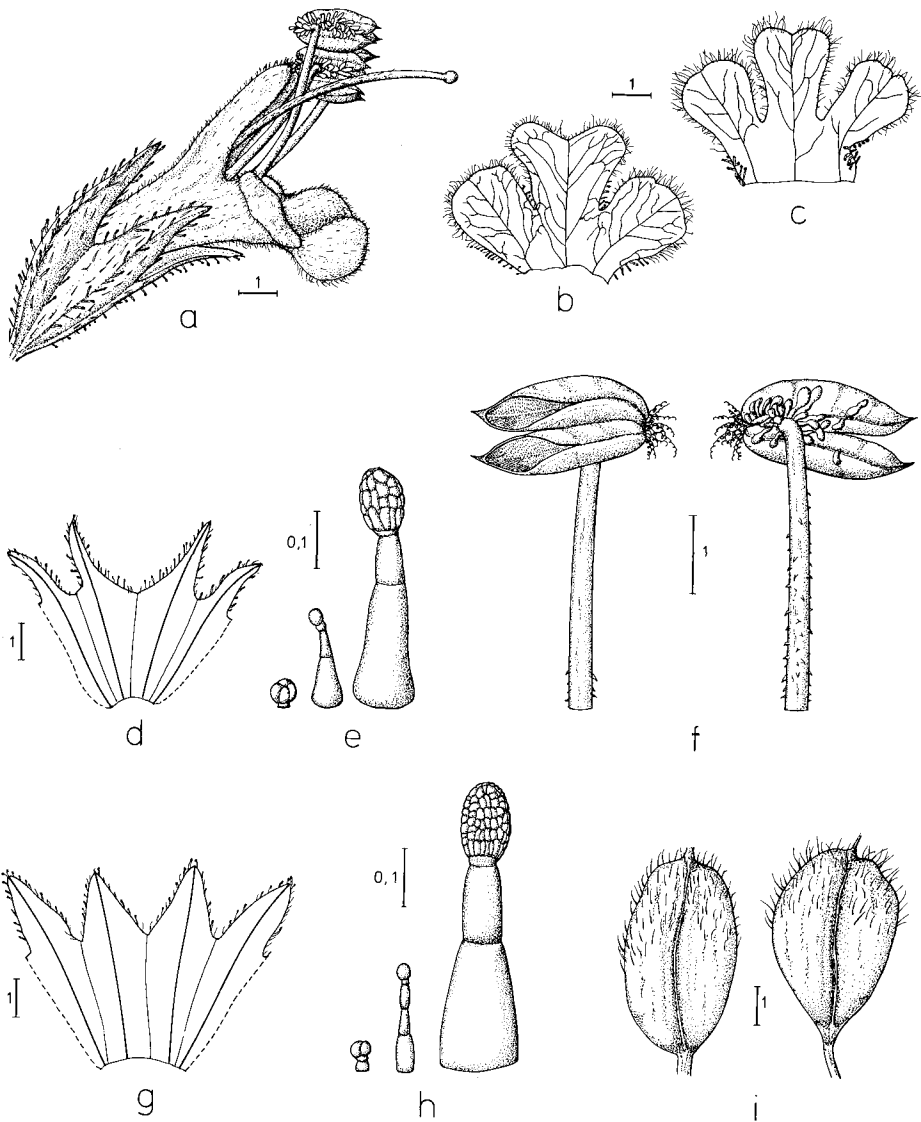


Abb. 38. Blütenorgane von *Odontites pyrenaicus* subsp. *pyrenaicus* und von *O. cebennensis* – a: Blüte von *O. pyrenaicus*, b, c: Unterlippen von *O. pyrenaicus* (b) und *O. cebennensis* (c), d: Kelch von *O. pyrenaicus* mit Kurzdrüsen und mit Stieldrüse (e) und Staubblatt (f), g: Kelch von *O. cebennensis* mit Kurzdrüsen und mit Stieldrüse (h), i: Kapseln von *O. pyrenaicus* (links) und *O. cebennensis* (rechts).

*Annuelles*, bis 40 cm hohes, aufrecht wachsendes Kraut; ganze Pflanze weißborstig behaart (Haare < 0,7 mm lang, an den Trieben rückwärts gerichtet und fast anliegend, an den Blättern vorwärts gerichtet und schräg abstehend). *Stengel* unten bis 3 mm dick, meist verzweigt, *Unterbau* mit 10–20 Knoten, davon 1–10 mit bis 24 cm langen Seitenästen. *Stengelblätter* 16–38 × 1,3–2,5 mm, lineal-lanzettlich, ganzrandig oder mit 2–4 undeutlichen Zähnen. *Blütenstände* frondo-brakteos, mit 8–17 Blüten, zu Beginn der Anthese ziemlich kompakt, während der

Fruchtreife sich etwas verlängernd; *Hemmzone* mit 4–9 Knoten; *Brakteen* lanzettlich oder oval-lanzettlich, meist ganzrandig, am Rande mit oder ohne Stieldrüsen. *Aufblühfolge* akropetal. *Blüten* 7–10 mm lang, protogyn. *Kelch* zu Beginn der Anthese 3,5–5,5 mm lang (Fruchtkelche bis 6,5 mm), bis maximal auf die Hälfte in 4 Zipfel gespalten (Kelchröhre 50–65% der Kelchlänge), mit zahlreichen Stieldrüsen (Drüsen bis 0,55 mm lang, Köpfchen ellipsoidisch, bis 0,12 mm lang, 1,4–1,8× so lang wie breit, aus maximal 90 Zellen bestehend); *Kelchzipfel* dreieckig (L:B der oberen Zipfel: 1–1,5; L:B der unteren Zipfel: 1,4–2,3). *Krone* gelb, mit Ausnahme der der unteren kahlen Tubus-Hälfte kurzhaarig (Haare 0,05–0,2 mm lang), am Rande am Übergang zwischen Helm und Unterlippe außerdem drüsig behaart; Tubus 6–7,5 mm lang (= ± 70% der Kronen-Länge); *Helm* 3–3,3 mm lang, kürzer bis gleich lang wie die Unterlippe (75–100% der Unterlippen-Länge), deutlich ausgerandet (Ausrandung 12–24% der Helm-Länge); *Unterlippe* 3–3,8 mm lang, bis über die Hälfte in drei Zipfel gespalten (verwachsener basaler Teil 30–40% der Unterlippen-Länge); Mittelzipfel spatelförmig verbreitert, 0,75–1× so lang wie breit, an der Spitze meist deutlich ausgerandet (Ausrandung 5–18% der Zipfel-Länge), 1,1–1,3× so lang wie die fast quadratischen, halbkreisförmig abgerundeten Seitenzipfel. *Staubblätter* weit aus der offenen Krone herausragend, die oberen 3,5–4,5, die unteren 5–5,6 mm lang; *Filamente* papillös; *Antheren* gelb bis hellbraun, 1,7–2,2 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; Theken auf der ganzen Länge aufreißend, am unteren Ende stachelspitzig, am Konnektiv und dorsal am Mittelnerv mit bis 0,6 mm langen Schlauchhaaren sowie am oberen stumpfen Ende mit Spiralhaaren, sonst kahl. *Pollenkörner* ± 22 × 27 µm. *Fruchtknoten* mit 10–14 Samenanlagen (Fächer 5–7-samig); *Griffel* 6–8 mm lang. *Kapsel* verkehrt-eiförmig, ellipsoidisch oder im Umriß fast rechteckig, 5–7,2 × 2,5–4,3 mm, 1,7–2,3× so lang wie breit. *Samen* 1,5–2 × 0,7–0,8 mm. *Chromosomenzahl*: 2n = 24.

Verbreitung (Abb. 40): Zentraler Südabhang der Pyrenäen; vom Yesa-Stausee (Oberlauf des Aragon westlich von Jaca, Prov. Huesca) ostwärts bis zum Rio Noguera (Prov. Lleida).

### Schlüssel zu den Unterarten von *Odontites pyrenaicus*

1. Brakteen im unteren Teil der Floreszenz 5–7,5 × so lang wie breit, 1,6–2,5× so lang wie der Kelch, Kapseln 5–6 × 2,5–3,5 mm . . . . . subsp. *pyrenaicus*
- Brakteen 4–5,5× so lang wie breit, 1,3–1,7× so lang wie der Kelch; Kapseln 6–7,2 × 3,3–4,3 mm . . . . . subsp. *abilianus*

#### 12.14.1. *Odontites pyrenaicus* subsp. *pyrenaicus* – Abb. 38a-b, d-f, i, 39a

*Stengel* 20–40 cm, Seitenäste meist schräg aufwärts gerichtet (Abstehwinkel 38–55°); *Brakteen* im unteren Teil der Floreszenz 10–16 mm lang, 5–7× so lang wie breit; Hauptfloreszenz 4–7 cm, Floreszenzen der oberen Seitenäste 3,5–6,5 cm lang; *Blüten* 7–9 mm lang; *Kapsel* 5–6 × 2,5–3,5 mm.

Verbreitung (Abb. 40): Von der Sierra de Guara (Huesca) ostwärts bis zum Rio Noguera (Gegend von Pobra de Segur).

Standort: (600)800–1400(1850) m; Säume, Straßenböschungen und Lichtungen in trockenen Kiefernwäldern (Deschampsio-Pinion, oft mit *Buxus*); nach Montserrat (1980) auch in den sekundären Schwarzkiefernwäldern bis 1500 m (*Pinus nigra* subsp. *salzmannii*) und auf sonnigen Kalkschutthalden im Picrido-Stipetum calamagrostis bis 1850 m.

#### Ausgewählte Belege

SPANIEN: HUESCA: Barbaruéns, 18.10.1979, P. & G. Montserrat & Gomez (JACA, M); Bojado del Cotiella, pista entre Lavasar y Saravillo, 1450 m, 25.8.1979, Montserrat (JACA); an der Straße von Campo nach Benasque, etwa 0,7 km S von El Run (Tal des Rio Esera), 960 m, 15.9.1984, Bolliger

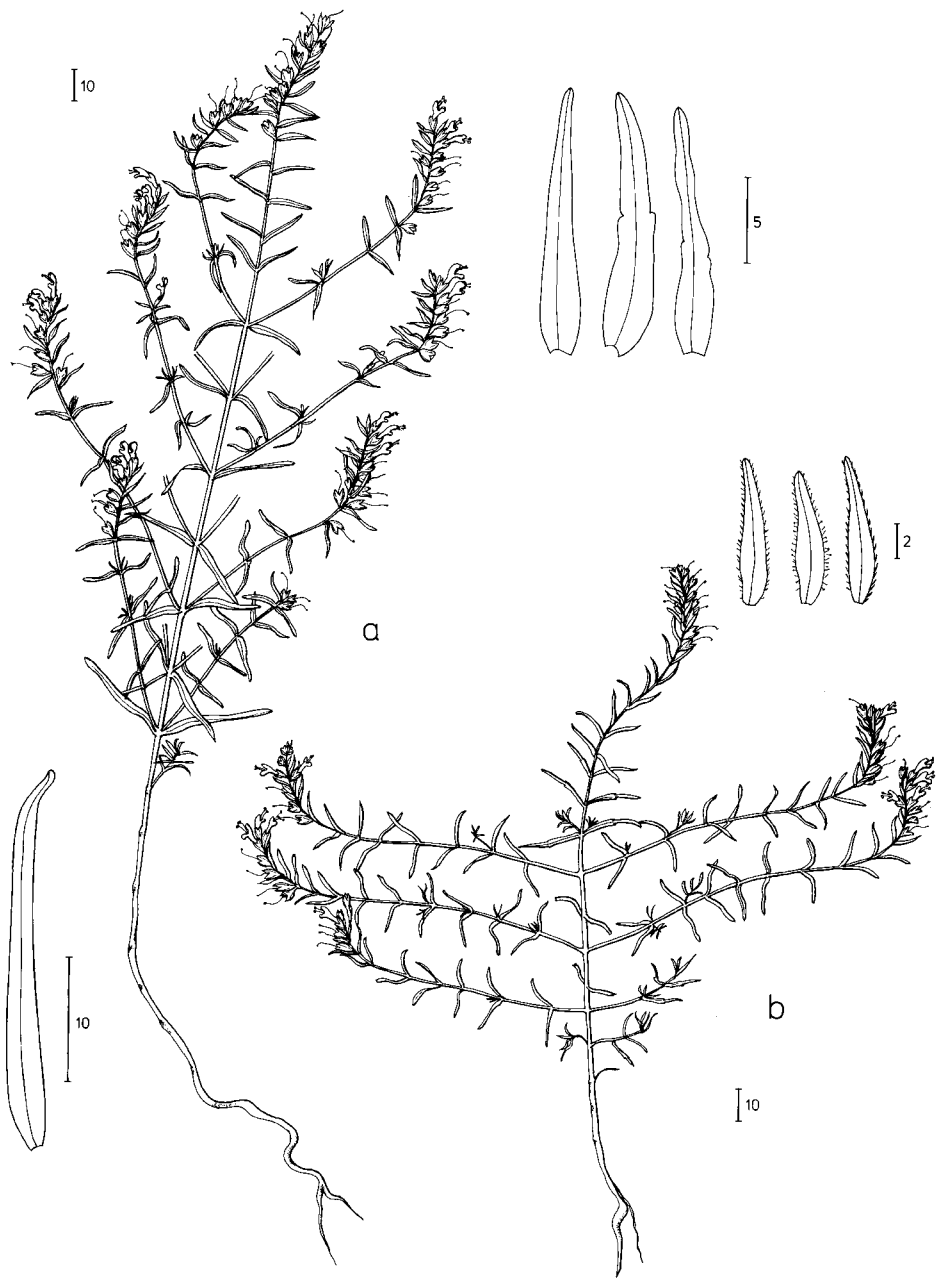


Abb. 39. *Odontites pyrenaicus*, blühende Pflanzen mit Stengelblättern und Brakteen – a: subsp. *pyrenaicus*, b: subsp. *abilianus*.

(BERN); Laspûna, versant ouest de la Peña Montanesa, 1400 m, 15.8.1979, P. & G. Montserrat (BR, M); ibid., parte W Peña Montanesa, 1360 m, 15.8.1979, P. & G. Montserrat (JACA); Peña, bajado del Cdo. Cereza, ca. 1350–1400 m, 18.10.1979, Montserrat (JACA); entre Plan et Serveto,

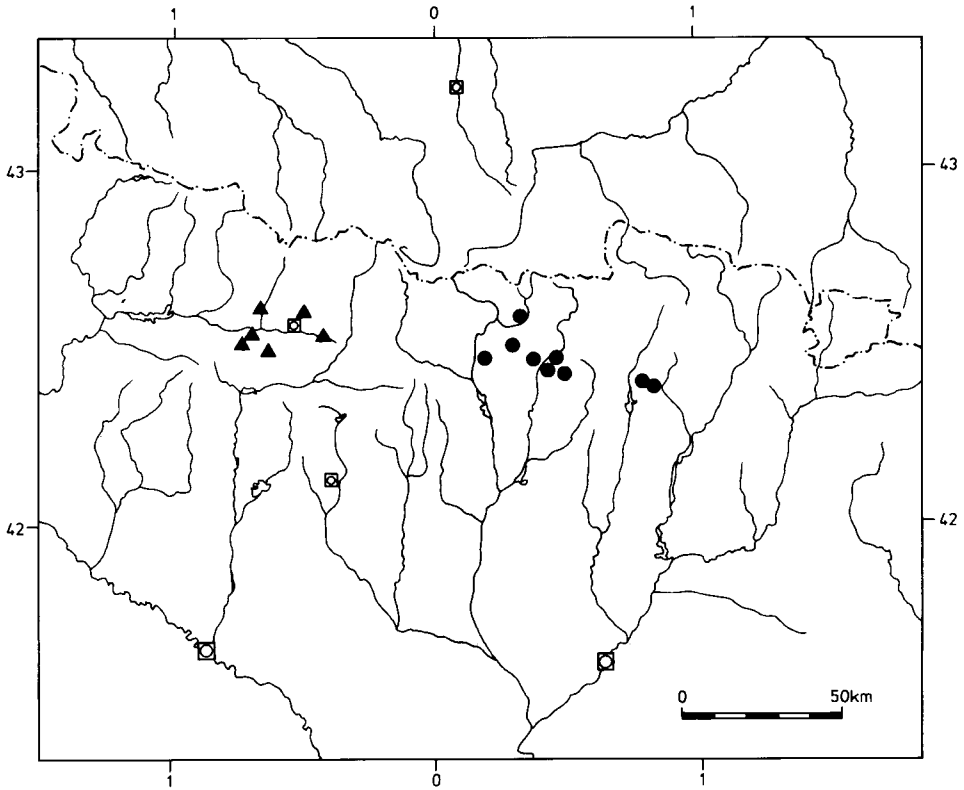


Abb. 40. Verbreitung von *Odontites pyrenaicus* in N-Spanien nach Herbarbelegen – subsp. *pyrenaicus* (●) und subsp. *abilianus* (▲).

1250 m, 4.9.1908, *Soulié* (MPU); entre El Run et Campo, 900 m, 15.8.1912, *Soulié* (MPU); Saravillo, derrubios en la pista de Lavasar, 1200 m, 25.8.1979, *Montserrat*, (JACA); Campo au Turbon, 1200–1800 m, 17.8.1912, *Soulié* (MPU); W-Abhang des Turbon, von Campo nach Vilas de Turbo, etwa 3 km vor Egea, 1000 m, 15.9.1984, *Bolliger* (BERN); etwa 1 km E von Aguascalidas, im Tälchen des Rio Riatvo, 850 m, 15.9.1984, *Bolliger* (BERN); Ybon de Plau, umbria del Cotiella, ca. 1100–1300 m, 21.8.1980, *Montserrat* (JACA). — LLEIDA: An der Straße von Pont de Suert nach Sarroca de Bellera, etwa 1 km nach der Abzweigung nach Malpas, 1100 m, 16.9.1984, *Bolliger* (BERN); zw. Pont de Suert und Sarroca de Bellera, bei Viu de Llerata, 1325 m, 16.9.1984, *Bolliger* (BERN).

**12.14.2. *Odontites pyrenaicus* subsp. *abilianus*** Monts. in Bol. Soc. Brot., ser. 2, 53: 589. 1980. – Abb. 39b.

Holotypus: [Spanien], Jacetania, vallibus oscensibus, prope Bernués, 1000-1100 m, loco dicto Valpregona, *Montserrat* (JACA!).

*Stengel* 10–25(30) cm, Seitenäste meist sparrig und zuweilen fast senkrecht abstehend (Abstehwinkel  $\pm$  50–80°); untere *Brakteen* 6–11 mm lang, 4–5,5× so lang wie breit; Floreszenzen kürzer und kompakter als bei der Typus-Unterart; Hauptfloreszenz 2,5–4 cm, Infloreszenzen der oberen Seitenäste 1,6–4 cm lang; *Blüten* 7,5–10 mm lang; *Kapsel* 6–7,2 × 3,3–4,3 mm.

Verbreitung (Abb. 40): Gegend von Jaca (Oberlauf des Aragon am Nordfuß der Sierra de la Peña und der Peña Oroel).

Standort: 800–1100 m; Schutthaufen an Straßenrändern in Garriguen mit *Pinus* und *Buxus*, Aphyllanthion-Gesellschaften auf mergeligen Böden in degradierten *Quercus faginea*-Wäldern mit *Buxus sempervirens*.

#### Ausgewählte Belege

SPANIEN: HUESCA: Bosques de Batiellas, 800–850 m, 19.10.1977, *Montserrat-Marti* (JACA); Bernués de Jaca, 1050 m, 19.9.1969, *Montserrat* (G, LISE, MAF); Bernués, Valpregona, 950 m, 2.11.1986, *Montserrat* (JACA); Fragonal en Tresas Bajas, 950 m, 21.10.1978, *Villar* (JACA); Jaca, 900 m, 23.9.1979, 23.9.1979, *Montserrat-Marti* (M); *ibid.*, Monte de Charés, 1020 m, 10.10.1969, *Montserrat* (JACA); entre Jaca et Saviñanigo, 900 m, 30.8.1907, *Soulié* (MPU); Ladera, 950 m, 2.11.1986, *Montserrat* (JACA); Larbesa, 900 m, 23.9.1979, *Montserrat-Marti* (JACA); supra Larbesa, 960 m, 19.12.1984, *Montserrat* (JACA); Monte de Larbesa, 900 m, 23.9.1979, *Montserrat* (JACA); am Strässchen von San Juan de la Pena nach Bernués (etwa 5,5 km nach San Juan), 1100 m, 14.9.1984, *Bolliger* (BERN); Santa Cruz de la Seròs, 840 m, 24.9.1979, *Montserrat-Marti* (JACA).

### 12.18. *Odontites bocconii*-Gruppe

*Mehrfährige Halbsträucher* mit aufrechten, 20–50 (90) cm langen Trieben. *Stengel* von der Basis an reichverzweigt, meist mit vielen basalen sterilen Trieben und einem oder mehreren Blütentrieben; *Stengel* und Triebe kahl oder auf jeweils zwei gegenüberliegenden Seitenflächen angedrückt kurzhaarig (Härchen ca. 1 mm lang); *Stengel* unten bis 6 mm, Seitentriebe 1–3 mm dick; *Unterbau* der Seitentriebe mit bis zu 30 Knoten, davon die oberen 4–20 mit schräg aufwärtsgerichteten Blütentrieben 2. Ordnung (Abstehwinkel 30–50°). *Stengelblätter* lineal oder lineal-lanzettlich, zugespitzt, ganzrandig, bei den Unterarten verschieden groß, am Rande und unterseits auf der Mittelrippe kurzborstig behaart, sonst kahl (Borsten ca. 0,2 mm lang); die unteren und mittleren *Stengelblätter* bald abfallend, die sterilen Seitentriebe deshalb schopfig beblättert; *Blütenstände* frondo-brakteos, dichtblütig, mit 10–20 Blüten, 2–5 cm lang; *Hemzone* mit 2–5 Knoten; *Brakteen* ei-lanzettlich, lanzettlich oder schmal-elliptisch, bei den Unterarten verschieden in Größe und Form, ganzrandig, am Rande wimperig behaart; *Aufblühfolge* akropetal; *Blüten* 9–11 mm lang, protogyn; *Kelch* zu Beginn der Anthese 4–6 mm lang, sich während der Fruchtreife nur wenig verlängernd (Fruchtkelche bis 6,5 mm), bis auf etwa zwei Drittel der Länge geteilt (Kelchröhre 60–70 % der Kelchlänge), oft fast kahl oder vor allem auf den Adern und am Rande der *Kelchzipfel* kurzhaarig (Haare 0,05–0,3 mm lang), Stieldrüsen oft fehlend oder spärlich am Rande der *Kelchzipfel* und auf den Hauptadern, bis 0,27 mm lang (Köpfchen ellipsoidisch, bis 80 µm lang und 62 µm breit, 1–1,4× so lang wie breit); *Kelchzipfel* schmal- bis breit-dreieckig oder fast oval, bei den Unterarten verschieden in Form und Größe. *Krone* hellgelb, kahl; *Tube* 4–6,4 mm lang (= ca. 50% der Kronen-Länge), so lang wie oder länger als der Kelch; *Helm* 3,7–5,5 mm lang, deutlich länger als die Unterlippe, nicht oder nur sehr leicht ausgerandet; *Unterlippe* 3–5 mm lang, bis über die Hälfte in drei Zipfel gespalten (verwachsener basaler Teil 30–50% der Unterlippen-Länge); *Mittelzipfel* spatelförmig bis fast rundlich, 0,8–1,3× so lang wie breit, an der Spitze deutlich ausgerandet (Ausrandung 6–20% der Zipfel-Länge), nur wenig länger als die ebenfalls spatelförmigen oder rundlichen bis fast halbkreisförmigen Seitenzipfel, diese an der Spitze abgerundet oder etwas ausgerandet. *Staubblätter* aus der Krone herausragend oder teilweise im Helm eingeschlossen, die oberen 2,3–3,7 mm, die unteren 3,5–5 mm lang; *Filamente* kahl (selten an der Basis mit einzelnen kurzen Härchen), *Antheren* gelb oder gelbbraun, 1,4–1,9 mm lang, im rechten oder stumpfen Winkel zum Filament stehend (dabei die zugespitzte unteren Theken-Enden schräg vorwärts gerichtet; Theken auf der ganzen Länge aufreißend, unten stachelspitzig, am oberen stumpfen Ende mit Spiralhaaren und dorsal im unteren, zugespitzten Teil mit bis ca. 0,25 mm langen Schlauchhaaren, sonst meist kahl. *Pollenkörner* ± 23 × 29 µm. *Fruchtknoten* mit 8–10(12) Samenanlagen

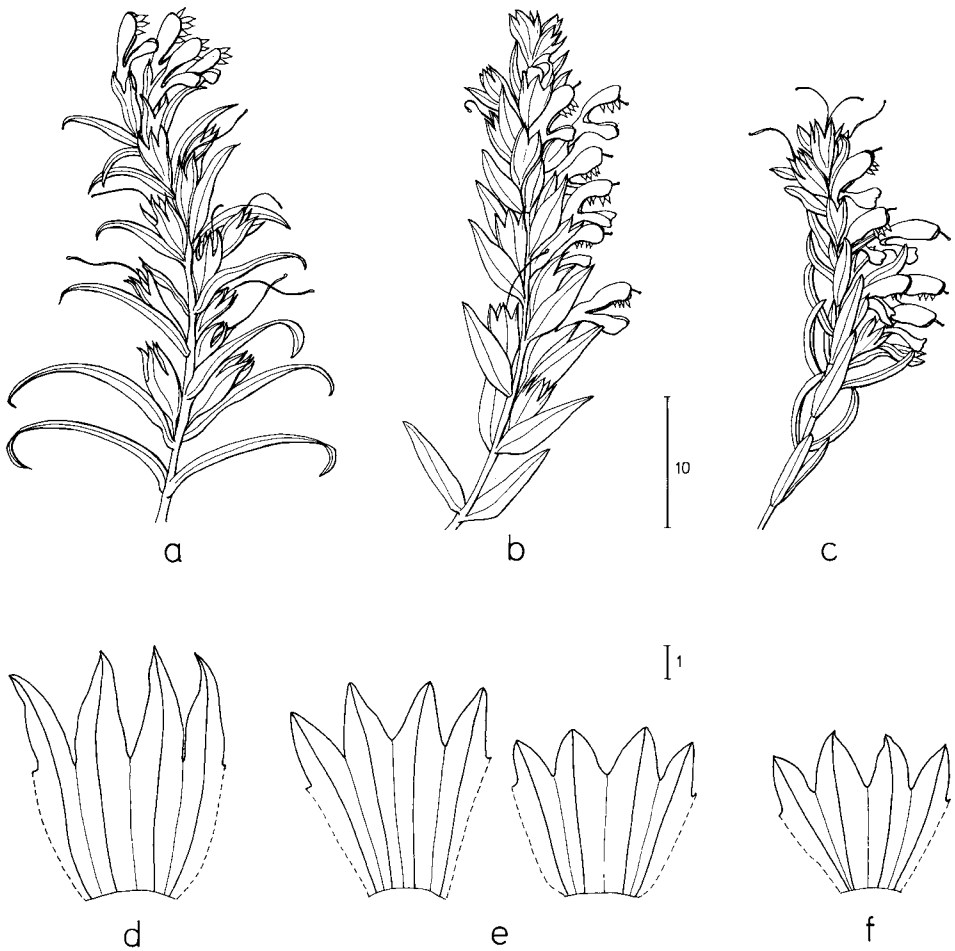


Abb. 41. *Odontites bocconii*-Gruppe – Blütenstände mit Kelchen. a, d: *O. bocconii*, b, e: *O. linkii* subsp. *linkii* (e links: Peloponnes, e rechts: Kreta), c, f: *O. linkii* subsp. *cypricus*.

(Fächer 4–6-samig); Griffel bis 9 mm lang; Kapsel obovoid, 5–7,2 × 2–2,9 mm (L:B = 2,3–2,6); Samen 2,1–3,1 × 0,8–1,1 mm (L:B = 2,3–3,9).

Verbreitung (Abb. 43, 44): Sizilien (*O. bocconii*), S-Griechenland, Kreta, Zypern (*O. linkii*).

Standort: Kollin-montan, 300–1600 m. Steinig felsige Rasen und Kalkfelsen, im Parnassos- und Parnis-Gebirge vor allem in der montanen Tannen-Stufe an felsigen Hängen mit *Abies cephalonica*.

Variation und taxonomische Gliederung: Der Formenkreis von *O. bocconii* ist sehr variabel vor allem in der Wuchshöhe, in der Größe der Blätter und Blüten, in der Größe und Form der Brakteen sowie in der Form der Kelchzipfel. Bisher hat sich keine einheitliche Auffassung über die taxonomische Gliederung der Artengruppe durchgesetzt. Strittig war bisher vor allem die Frage, ob die kretischen Populationen als eigenes Taxon (*O. creticus* Boiss.) vom griechischen *Odontites linkii* Heldr. & Sart. ex Boiss. abgetrennt werden müssen. Greuter (1973) betont zwar

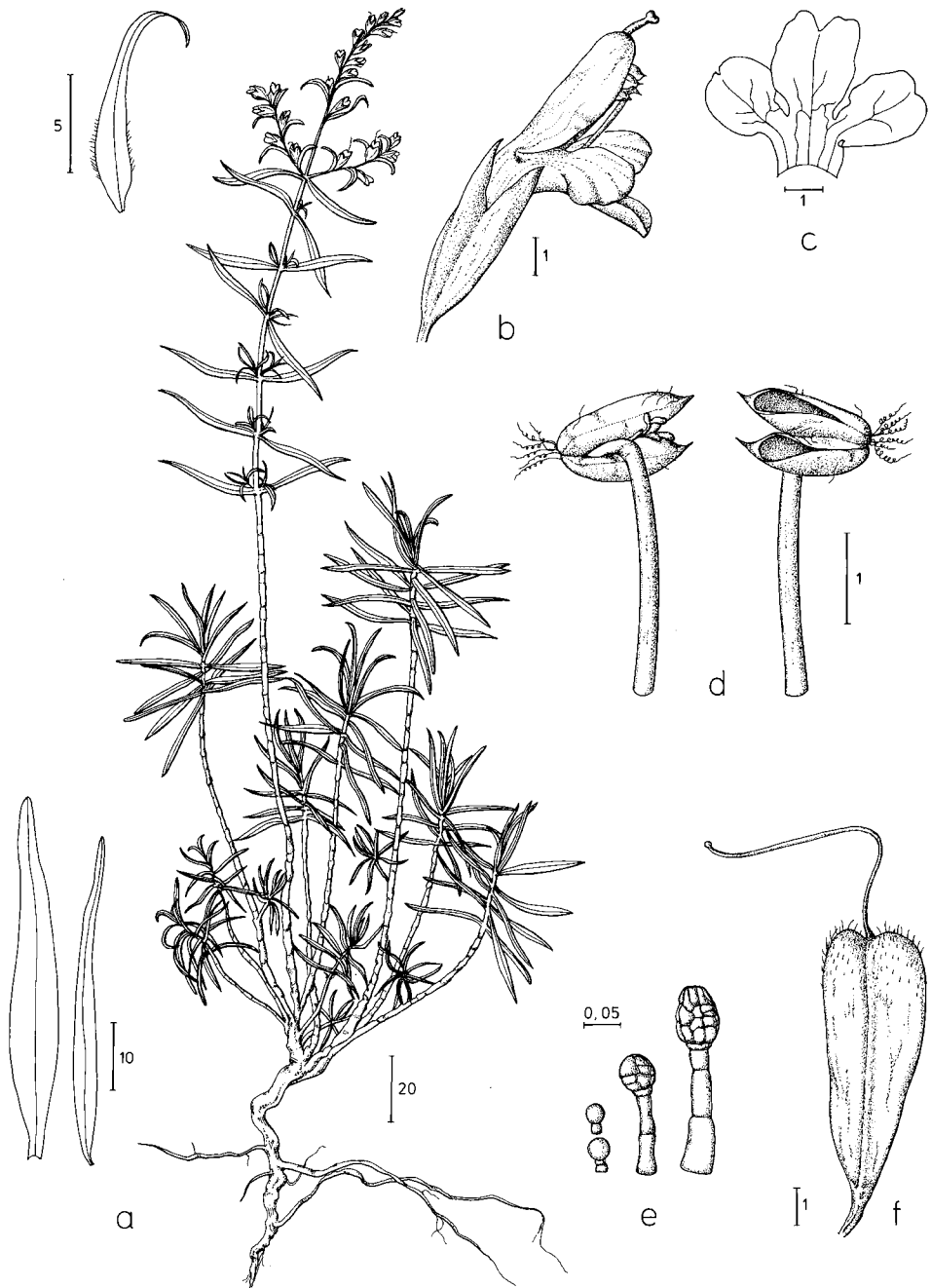


Abb. 42. *Odontites bocconii* – a: Habitus mit Stengelblatt und Braktee, b: offene Blüte, c: Unterlippe, d: Staubblatt, e: Kelchdrüsen, f: Kapsel.



die große Ähnlichkeit der beiden Sippen, trennt aber dennoch die kretischen Populationen von der griechischen Typus-Art als eigene Unterart ab (*O. linkii* subsp. *creticus*), wobei er als einziges Differentialmerkmal die oval-dreieckförmigen Kelchzipfel der kretischen Sippe erwähnt (gegenüber den schlank-dreieckigen Zipfeln von subsp. *creticus*). Die Überprüfung dieses Merkmals an einem umfangreichen Herbarmaterial zeigte, daß tatsächlich die kretischen Pflanzen konstant breit-dreieckige bis fast oval-dreieckige Kelchzipfel besitzen, während andererseits auf dem griechischen Festland sowohl breit-dreieckige als auch schmal-dreieckige Zipfel vorkommen, ohne daß freilich ein geographisch differenziertes Verbreitungsmuster der beiden Formen erkennbar wäre. Die kretischen Formen liegen somit innerhalb der wesentlich größeren Variationsamplitude der griechischen Populationen. Eine Abtrennung der kretischen Pflanzen allein auf Grund dieses Merkmals scheint mir deshalb nicht gerechtfertigt, weshalb die griechischen und die kretischen Pflanzen hier in einem Taxon vereinigt werden, wie dies auch in der Bearbeitung von Webb & Camarasa (1972) geschehen ist. Die biometrische Untersuchung des Formenkreises hat ergeben, daß die sizilianische Sippe die eigenständigste Sippe darstellt und deshalb zu Recht als eigene Art (*O. bocconii*) von *O. linkii* abgetrennt wird. Innerhalb des *O. linkii* ist die kleinblättrige, auf Zypern beschränkte subsp. *cyprius* morphologisch einheitlich, während die griechisch-kretische subsp. *linkii* in allen Merkmalen am stärksten variiert.

### Schlüssel zu den Arten der *Odontites bocconii*-Gruppe

1. Brakteen im unteren Teil der Infloreszenz meist deutlich länger als die Blütenkelche ((1,1)1,4–2,2× so lang), oft sichelförmig zurückgekrümmt, 7–20 mm lang, 4,5–12× so lang wie breit; Stengelblätter groß, (20)30–60 mm lang und bis 7 mm breit; Kelchzähne schmal-dreieckig, die oberen 1,4–2× so lang wie breit, die unteren 1,8–2,5× so lang wie breit; Unterlippe der Krone 4,2–5,2 mm lang; (Sizilien) . . . . . *O. bocconii*
- Brakteen so lang wie oder nur wenig länger als der Kelch (0,9–1,3× so lang), nicht sichelförmig zurückgekrümmt; die meisten Brakteen nicht über 8 mm lang, 2,7–5,5× so lang wie breit; Stengelblätter kleiner, bis 45 mm lang und bis 3–4 mm breit; Kelchzähne breit-dreieckig bis fast oval, die oberen 0,8–1,4× so lang wie breit, die unteren 1,1–1,7× so lang wie breit; Unterlippe 2,3–4,5 mm lang (Griechenland, Kreta, Zypern) . . . . . *O. linkii*

**12.19. *Odontites bocconii*** (Guss.) Walp., Repert. Bot. Syst. 3: 400. 1844 – Abb. 41a+d, 42.

≡ *Euphrasia bocconii* Guss., Cat. Pl. Boccadifalco: 76. 1821 ≡ *Lasiopera bocconii* (Guss.) K. Presl, Fl. Sicul. 1: 34. 1826. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Sizilien], in *Nebrodius* in *locis dictis Monte Scalone, Acqua del canale, et in fissuris rupium borealium montis Busamari* (vulgo Basambra) ubi praecipue luxuriat, *Gussone* (NAP!).

*Stengel* 30–90 cm lang. *Blätter* der basalen sterilen Seitentriebe (20)30–60 × 2–7 mm, *Blätter* der Blütentriebe 12–30 × 1,3–2,7 mm. *Brakteen* im unteren Teil der Floreszenzen meist deutlich länger als die Blütenkelche, meist sichelförmig zurückgekrümmt, 7–20 × 1,2–2,7 mm (L:B = 4,5–12). L:B der oberen *Kelchzipfel* 1,4–2, L:B der unteren *Kelchzipfel* 1,8–2,5. *Krone* 9–12 mm, *Helm* 5–5,4 mm, *Unterlippe* 4,2–5,2 mm. Obere *Staubblätter* 3–3,6 mm, untere *Staubblätter* 4,5–5,3 mm.

Verbreitung (Abb. 43): Sizilien.

Ausgewählte Belege

SIZILIEN: Monte Gallo, prope Panormum, 26.10.1855, *Tineo* (G); *ibid.*, 1860, *Citarda* (JE); *ibid.*, *Todaro* (BR, RO); prope Gibilmessa, 26.9.1855, *E. & A. Huet du Pavillon* (G); *ibid.*, 1846, *Philipp* (GOET); *ibid.*, *Gussone* (G); Palermo, *Todaro* (G); Montescuro, Filaga (Prizzi), 23.11.1986, *Marceno* (BERN); Santijima, *Nicotra* (G, W, Z).

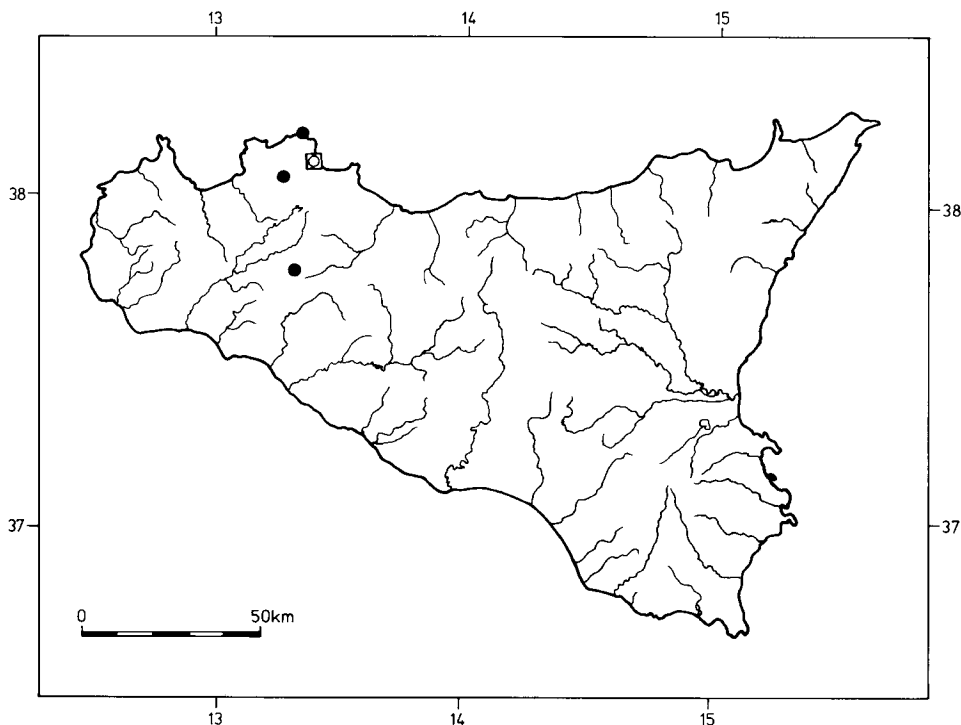


Abb. 43. Vorkommen von *Odontites bocconii* auf Sizilien (nach Herbarbelegen).

**12.20. *Odontites linkii*** Heldr. & Sart. ex Boiss., Diagn. Pl. Orient. 3: 177. 1856 – Abb. 41b-c, e-f. Typus: [Griechenland], “in regione inferiori Parnassi propè Rachova”, 8.1855, *Guicciardi* (ex Heldreich) (Isotypi: B!, L!). = *Odontites creticus* Boiss, Fl. Orient. 4: 477. 1879 ≡ *Odontites linkii* subsp. *creticus* (Boiss.) Greuter in Ann. Mus. Goulandris 1: 51. 1973. – Typus: [Griechenland], “in Creta ad Omalo districtus Sphakia”, *Sieber* (Isotypus: W!).

**Schlüssel zu den Unterarten von *Odontites linkii***

- 1. Die meisten Stengelblätter 20–40 mm lang und bis 4 mm breit; Blätter der Blütenriebe 10–20(25) mm lang und bis 2,5 mm breit; (Griechenland) . . . . . subsp. *linkii*
- Stengelblätter 10–20 mm lang und bis 3 mm breit; Blätter der Blütenriebe kurz, bis 10 mm lang und bis 1,6 mm breit; (Zypern) . . . . . subsp. *cyprius*

**12.20.1. *Odontites linkii* subsp. *linkii*** – Abb. 41b, e.

*Stengel* bis 50 cm hoch. *Blätter* der basalen sterilen Triebe 15–45 × 1,2–4 mm, Blätter der Blütenriebe 7–25 × 1,1–2,5 mm. Untere *Brakteen* nicht oder nur wenig länger als der Kelch, 5,5–8,8 × 1,2–2,3 mm (L:B = 2,7–5,5). L:B der oberen *Kelchzipfel* 0,8–1,4, L:B der unteren *Kelchzipfel* 1,2–1,8. *Krone* 6–11 mm, *Helm* 3,7–5,3 mm, *Unterlippe* 2,3–4,5 mm. Obere *Staubblätter* 2,3–3 mm, untere *Staubblätter* 3,5–4 mm.

Verbreitung (Abb. 44): Mittel- und S-Griechenland (Olymp-, Pilion-, Parnassos- und Parnis-Gebirge, Peloponnes, Kreta, Karpathos).

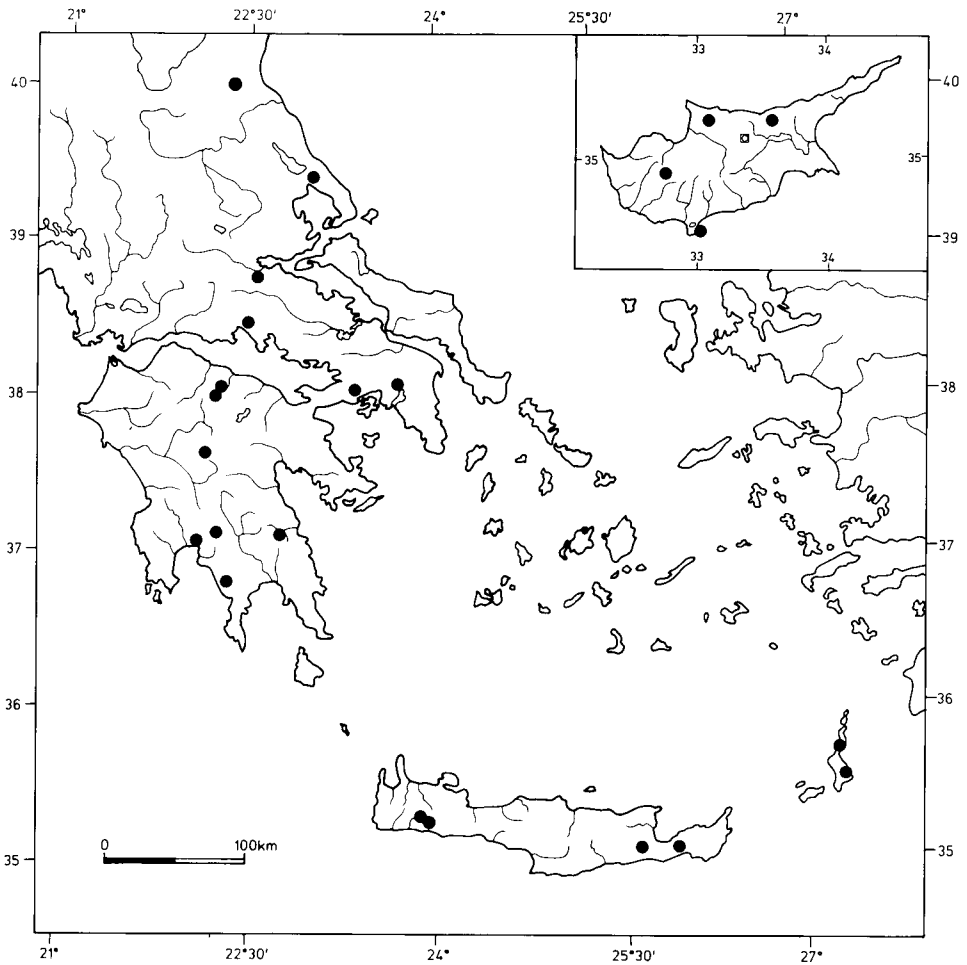


Abb. 44. Verbreitung von *Odontites linkii* (nach Herbarbelegen).

#### Ausgewählte Belege

GRIECHENLAND: AHAÏA: Kalavrita/Megaspileo, 900–950 m, 27.10.1971, *Stamatiadou* (ATH, C); Vouraikos-Schlucht nördlich von Kato Zahlorou, 550–600 m, Kalkfeshwände, 6.10.1987, *Greuter & Zimmer* (B). — ARKADÍA: Ep. Kinouria: Parnon, beim Kloster Eloni, Kalkfeshwände, 550 m, 7.4.1979, *Greuter & Merxmüller* (B, M). — ATTIKÍ: Aharnes, in elatioribus meridionalibus montis Parnis, 1050 m, 29.8.1978, *Greuter* (BR, M); in reg. infer. abietina m. Parnassi (= Párnis), 2500'–4000', 25.8.1856, *Heldreich* (BR, G, GOET, JE); Ráchova, 1908, *Tunta* (JE); *ibid.*, prope deversorium Xénia, 950–1000 m, 6.11.1966, *Greuter* (B, G, M); *ibid.*, oberhalb Agia Trias, 24.9.1981, *Döbbeler* (M); in declivibus meridio-occidentalibus montis Parnis, 800 m, 21.9.1971, *Phitos* (M); in regione abietina m. Gerania Megarae, 10./23.5.1911, *Tuntas* (WU-Hal). — FTHIÓTIDA: Rochers calcaires des gorges de l'Aspos entre Bralos et Lamia, 300–400 m, 1.9.1906, *Maire & Tetitmingin* (WU-Hal). — FOKÍDA: Delphi, 600 m, 25.10.1975, *Kramer* (Z); ad basin montis Parnassi in rupibus prope Delphi, 6–700 m, 4.7.1926, *Bornmüller* (B, Z). — KARPATHOS: Berg Kollas, S-Flanke oberhalb Apéri, SE-exponierte Feshwände, 650–900 m,

14.5.1982, *Raus* (B); *ibid.*, Ostflanke oberhalb Mertonas, Spalten in senkrechter Kalkfelswand, 600 m, 18.5.1984, *Raus* (B). — KRITI: Lefká Óri, Weg zur Linoseli Quelle W von Kakiskala, Kalkfelswände, 1475 m, 22.9.1984, *Risse* (B); supra hiatus Kakiskala prope fontem Linoseli, 1450 m, 11.10.1966, *Greuter* (M); Talkessel v. Samariá unterhalb der Kapelle Aj. Nicolaos am Saumpfad zum Xyloskala-Pass, 580 m, 15.4.1961, *Greuter* (Z); Xilkoskalo-Pass, 1250 m, 27.9.1975, *Merxmüller & Podlech* (M); Potamos-Schlucht, Kalkfelswände, 750–1100 m, 19.9.1983, *Risse* (B); Lassithi, bei den Mühlen von Psichró zw. Joánnis und Schinokápsala, 300 m, 7.5.1962, *Greuter* (Z); Psichró, inter Aj. Joanis et Schinokapsala, 450 m, 28.9.1966, *Greuter* (B, M); in faucibus inter Christós er Metaxochóri, 650 m, in rupium calcareum praeuptarum fissuris parce, 27.10.1966, *Greuter* (G). — MAGNISÍA: In m. Pelio reg. media pr. Makrinitza, in rupibus, 2.9.1882, *Heldreich* (WU-Hal); Thessalischer Olymp, 500 m, 18.10.1976, *Strid & al.* (C). — MESSINÍA: Kalamata, 300 m, *Greuter* (C); Tayegetos, Osthänge des Langada-Passes, 580 m, 7.10.1975, *Merxmüller & Podlech* (M); Tayegetos, rochers calcaires dans la Langada de Trypi, 700–800 m, 29.10.1906, *Maire & Petitmengin* (WU-Hal); Districtu Alagonia, prope Megali-Anastasova, 28.9.1898, *Zahn* (B, G, JE, M, MA, W, Z). — VIOTÍA: supra pagum Arahova, 1100 m, as rupes calcareae praeuptas meridiem spectantes, 17.7.1977, *Greuter & al.* (G). — THES-SALÍA: Berg Profitis Ilias 1 km südl. Olimbos, Felsbänder und Spalten in kompaktem Kalkge-stein, 500–700 m, 29.4.1983, *Raus* (B).

**12.20.2. *Odontites linkii* subsp. *cyprius* (Boiss.) Bolliger, **comb. nova** – Abb. 41c, f.**

≡ *Odontites cyprius* Boiss., Fl. Orient. 4: 477. 1879. – Lectotypus (hier ausgewählt): In insulá Cypro prope Prodromo, Evrico, ad prom. Capo Gallo et ad radices montis Troodos, Ky (G!).

*Stengel* bis 50 cm hoch. *Blätter* der basalen sterilen Triebe 10–20(30) × 1,2–3 mm, *Blätter* der Blütentriebe 5–10 × 1–1,6 mm. *Untere Brakteen* nicht oder nur wenig länger als der *Kelch*, 4–7 × 1,3–1,7(2) mm (L:B = 2,7–4,5(5,2)). L:B der oberen *Kelchzipfel* 1,1–1,4, L:B der unteren *Kelchzipfel* 1,4–1,7. *Krone* 6,5–8,3 mm, *Helm* 3,9–4,3 mm, *Unterlippe* 2,8–3,6 mm. Obere *Staubblätter* 2,3–2,8 mm, untere *Staubblätter* 3,6–4 mm.

Verbreitung (Abb. 44): Zypern.

Gesehene Belege

ZYPERN: Kyrenia, near Halefka, N. side of Mt. Taila above the Halefka to Kjarcka road, 762 m, 6.9.1940, *Davis* (B, M); near Myrtou, 305 m, 14.10.1940, *Davis* (B); Prodromos, in phrygana, 1372 m (ascending to 1676 m), 21.10.1940, *Davis* (B); in littore australi ad capo Gatto nec non prope Prodromo, 1862, *Kotschy* (W).

**12.21. *Odontites maroccanus* Bolliger, **nom. nov.** (vide *O. brevifolius* H. Lindb. (1944)) – Abb. 45.**

≡ *Odontites violaceus* var. *brevifolius* Emb. & Maire in Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 22: 59. 1931. – Holotypus: [Marokko], Moyen Atlas, pâturages pierreux à Ifrane, 1700 m, 9.1929, *Emberger* (MPU!).

*Annuelle*, flach auf dem Boden ausgebreitetes Pflänzchen mit niederliegenden, 5–15 cm langen Sprossen. *Stengel* schon an der bis 1,1 mm dicken Basis reichverzweigt, dicht abstehend behaart (Haare starr, meist gerade, fast senkrecht abstehend oder schräg aufwärts gerichtet, bis 0,5 mm lang); die an der Basis entspringenden Seitenäste oft unverzweigt, selten mit bis zu sechs Paar Seitentrieben 2. Ordnung. *Stengelblätter* lineal, ganzrandig, 7–18 × 0,9–1,5 mm, 7–15×so lang wie breit, überall dicht borstig behaart (Haare starr, weiß oder oben oft hyalin, schräg abste- hend, 0,25–0,7 mm lang); *Blütenstände* frondo-brakteos, am Anfang kompakt und dichtblütig, 1–2 cm lang, während der Fruchtreife sich bis 4,5 cm verlängernd, mit 12–22 Blüten, *Hemmzone* mit 3–8 Knoten; *Brakteen* ei-lanzettlich oder lanzettlich, ganzrandig, die unteren 5–7(9) × 1–1,5(1,8) mm (L:B = 3,5–6,5), wie die Stengelblätter überall dicht weißborstig behaart, gleich

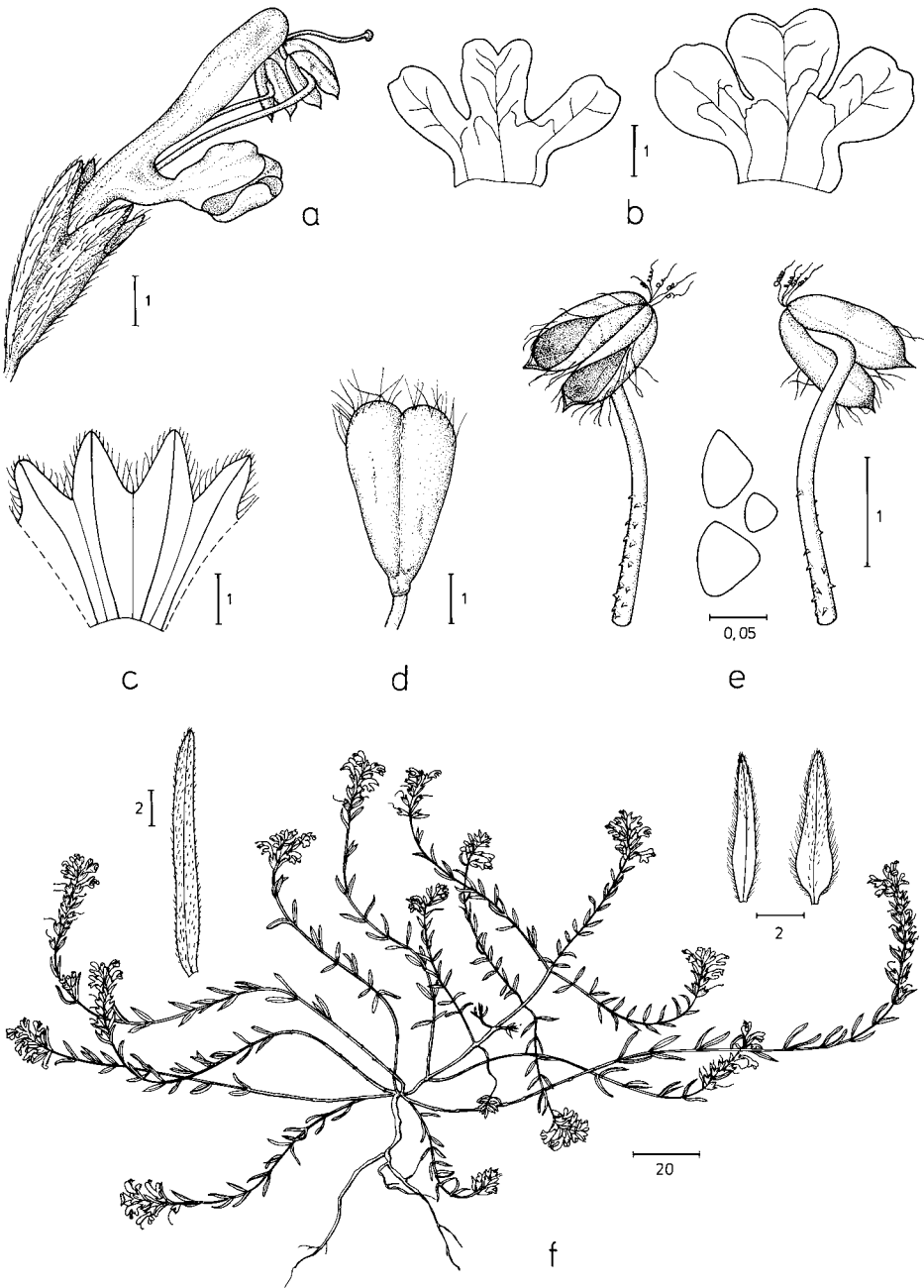


Abb. 45. *Odontites maroccanus* – a: Blüte, b: Unterlippen, c: Kelch, d: Kapsel, e: Staubblatt mit Papillen, f: Habitus mit Stengelblatt (links) und Brakteen (rechts).

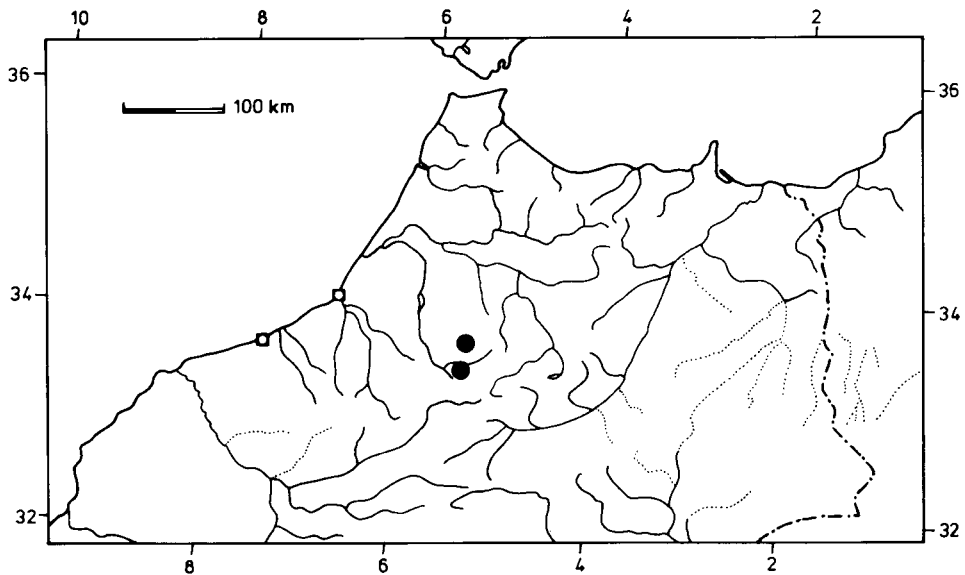


Abb. 46. Verbreitung von *Odontites maroccanus* im Mittleren Atlas von Marokko (nach Herbarbelegen).

lang oder länger als der gestielte Kelch; *Aufblühfolge* akropetal; *Blüten* 6,5–8 mm lang; *Kelch* zu Beginn der Anthese 3–4 mm lang, sich während der Fruchtreife nur wenig bis 5 mm verlängern, bis auf etwa zwei Drittel, selten bis fast auf die Hälfte geteilt (Kelchröhre 55–70% der Kelchlänge), dicht borstig behaart, ohne Stieldrüsen; *Kelchzipfel* dreieckig, die oberen etwas größer, aber in der Form wenig verschieden von den unteren, 1,1–2,1× so lang wie breit. *Krone* purpurrot, fast kahl (im obersten Teil des Tubus sowie am Grunde der Unterlippe mit 0,07–0,17 mm langen einfachen Haaren, Köpfchendrüsen fehlend); *Tubus* 5–6 mm lang (= 53–61% der Kronen-Länge), deutlich länger als der Kelch (1,2–1,6× so lang wie dieser); *Helm* 3,5–4 mm lang, deutlich länger als die Unterlippe (1,3–1,5× so lang wie diese), leicht ausgerandet; *Unterlippe* 2,4–3,1 mm lang, bis auf mindestens die Hälfte in drei Zipfel gespalten, ganz kahl (ohne Drüsen); *Mittelzipfel* oben nur wenig verbreitert, im Umriß fast rechteckig, 0,8–1,1× so lang wie breit, an der Spitze deutlich ausgerandet, gleich lang wie oder nur wenig länger als die 1–1,5× so lang wie breiten, ebenfalls ausgerandeten Seitenzipfel. *Staubblätter* (zumindest die unteren) weit aus der Krone herausragend, die oberen oft teilweise im Helm eingeschlossen, 2,5–3 mm, die unteren 3,5–4,5 mm lang; *Filamente* im unteren Drittel papillös (Papillen mit auffallend großem Durchmesser, 0,03–0,05 mm lang, an der Basis 0,03–0,07 mm breit); *Antheren* meist purpurrot, 1,2–1,5 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; 3,5–4,5 mm; *Theken* auf der ganzen Länge aufreißend, unten mit kurzer, ca. 0,1 mm langer Stachelspitze, am oberen stumpfen Ende mit Spiralhaaren sowie ventral mit bis 0,4 mm langen warzigen Haaren. *Pollenkörner*  $\pm 27,5 \times 32 \mu\text{m}$ . *Fruchtknoten* mit 4 Samenanlagen (Fächer 2-samig); *Griffel* bis 9 mm lang; *Fruchtkapsel* obovoid, an der Spitze deutlich ausgerandet, 3–4 × 1,9–2,3 mm (L:B = 1,5–1,8); *Samen* 1,3–1,8 × 0,5–0,8 mm (L:B = 2,5–3,2).

Verbreitung (Abb. 46): Endemit des zentralen Mittleren Atlas von Marokko (Gegend von Ifrane, Dayet Achlef, Monte Benij bei Timhadit). Nach Emberger kommt die Art auch im Hohen Atlas vor (bei Tirsal 2200 m).

Standort: 1600–2500 m; steinige Weiden und Rasen auf Kalk, Kalkfelsen, Rasen in lichten Zederwäldern.

## Gesehene Belege

MAROKKO: Moyen Atlas, Anoccur, 10.1913, *Pitard* (G); Ifrane, pâturages écorchés, 1700 m, 9.1929 (RAB); *ibid.*, dans les pâturages, 1650 m, 17.8.1931, *coll. ignot.* (RAB); *ibid.*, pelous es près l'Oued Tizguit, 1600 m, 12.9.1936, *Gattefossé* (G, MPU); *ibid.*, Pelouses du cedretum, 1600 m, 12.9.1936, *Gattefossé* (B); Timhadit, crêtes calcaires de l'Ari Benij, 2400 m, 3.8.1924, *Jahandiez* (G, JE, M, MA, P, RAB, Z); Haut Atlas, près Tirsal, 2200 m, 5.8.1931, *coll. ignot.* (RAB).

**12.22. *Odontites powellii*** Maire in Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 15: 389. 1924 – Abb. 47.

Lectotypus (hier ausgewählt): Versant sud du Taghzeft, 1900 m, 16.8.1920, *Powell 4* (MPU!).

*Annuelles*, auffallend großes, 40–80(110) cm hohes, aufrecht wachsendes Kraut. *Stengel* entweder rot oder gelbgrün, unten 2–6 mm dick und verholzend, dicht bis zerstreut borstig behaart (Haare 0,1–0,5 mm), oben verkahlend; *Unterbau* mit 16–22(25) Knoten, davon 7–12(15) mit bis 45 cm langen, meist verzweigten, sparrig abstehenden Bereicherungstrieben (Abstehwinkel 50–80°), diese spärlich behaart oder ganz kahl. *Stengelblätter* 30–85 × 4–16 mm, lanzettlich, 5–8(12)× so lang wie breit, mit 2–6 undeutlichen Zähnen, spärlich borstig behaart (die oberen nur am Rande und auf den Adern behaart), frühzeitig abfallend. *Blütenstände* frondo-brakteos, kompakt und dichtblütig, mit 12–20 Blüten, 1,5–3(4) cm lang; *Hemzone* mit 0–8 Knoten; *Brakteen* breit-lanzettlich bis rhombisch, ganzrandig, etwa so lang wie der gestielte Kelch, am Rande steifborstig behaart (Haare bis 0,25 mm), sonst kahl, die unteren *Brakteen* 3,5–6 × 1,5–2,2 mm (L:B = 2–3). *Aufblühfolge* basipetal. *Blüten* 7–9 mm lang, oft autogam. *Kelch* zu Beginn der Anthese 3,5–4,5 mm lang, bis auf höchstens zwei Drittel geteilt (Kelchröhre 65–75 % der Kelchlänge), in der unteren Hälfte fast kahl, oben vor allem an den Rändern der Kelchzipfel und auf den Hauptadern spärlich mit kurzen, bis 0,2 mm langen Borstenhaaren sowie mit vereinzelt bis mäßig vielen Stieldrüsen (Drüsen bis 0,45 mm lang, Köpfechen kurz-kegelförmig, bis 0,15 mm lang, 1–1,2× so lang wie breit, aus maximal 60 Zellen bestehend); *Kelchzipfel* dreieckig, die oberen deutlich breiter als die unteren (L:B der oberen Zipfel: 0,7–1; L:B der unteren Zipfel: 0,9–1,3). *Krone* hellgelb, Helm meist auffallend heller als die Unterlippe, fast kahl (zwischen den Zipfeln der Unterlippe mit bis 0,15 mm langen Drüsenhaaren); *Tube* 3,5–4,5 mm lang (= ± 50% der Kronen-Länge), etwa so lang wie der Kelch; *Helm* 4–5 mm lang, länger als die Unterlippe (125–145% der Unterlippen-Länge), an der Spitze wenig ausgerandet; *Unterlippe* 3–3,8 mm lang, bis weit über die Hälfte in drei Zipfel gespalten (Mittelzipfel = 62–78% der Unterlippen-Länge); *Mittelzipfel* stark spatelförmig verbreitert, breiter als lang (0,6–0,8× so lang wie breit), an der Spitze tief ausgerandet (Ausrandung 20–40% der Zipfel-Länge), deutlich länger als die fast kreisförmigen, meist nicht oder nur undeutlich ausgerandeten Seitenzipfel (1,2–1,5× so lang wie diese). *Staubblätter* ± im Helm verborgen, die oberen 1,8–2,8 mm, die unteren 3–4 mm lang; *Filamente* der kurzen oberen *Staubblätter* kahl, bei den unteren langen spärlich papillös, Papillen 0,02–0,04 mm lang, an der Basis 0,02–0,025 mm dick; *Antheren* gelb bis hellbraun, 1,8–2,4 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; *Theken* auf der ganzen Länge aufreißend, am Konnektiv mit einigen bis 0,6 mm langen Schlauchhaaren (diese nur wenig verschieden von den übrigen Barthaaren), am oberen stumpfen Ende mit zahlreichen Spiralhaaren, sowie vor allem ventral im unteren, stachelspitzigen Teil mit bärtigen, bis 0,6 mm langen weißen Haaren. *Pollenkörner* ± 21,5 × 27 µm. *Fruchtknoten* mit 8(10) Samenanlagen (Fächer meist 4-samig); *Griffel* bis 8 mm lang, in der Knospe eingekrümmt, so daß die kopfige Narbe zwischen die sich frühzeitig öffnenden Theken zu liegen kommt (Autogamie), später aus der Krone herausragend. *Kapsel* obovoid, deutlich bis 2 mm tief ausgerandet, kürzer als bis etwa gleich lang wie der Kelch, 3,3–4,2 × 2,1–2,5 mm (L:B = 1,3–1,7). *Samen* 1,6–1,9 × 0,7–0,9 mm (L:B = 1,8–2,6).

Variation: Innerhalb einer Population können große Unterschiede in der Stengelfarbe auftreten: Individuen mit rotem Stengel wachsen oft unmittelbar neben Individuen mit gelbgrünem Stengel. Dieser Farbdimorphismus des Stengels veranlaßte Sauvage zur Unterscheidung von zwei

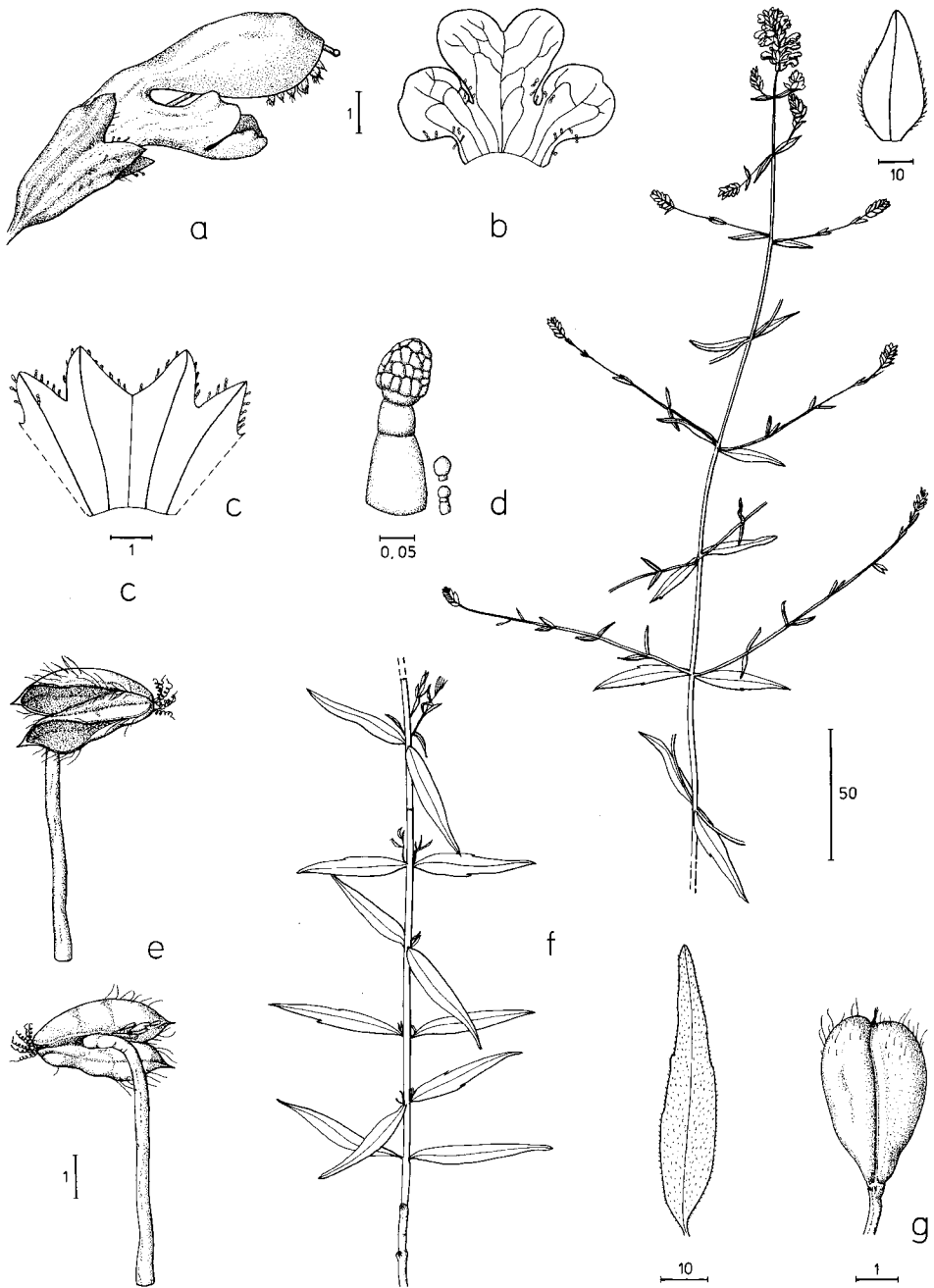


Abb. 47. *Odontites powellii* – a: Blüte, b: Unterlippe, c: Kelch mit Stieldrüse (d), e: Staubblatt, f: Habitus mit Stengelblatt und Braktee (Stengel halbiert), g: Kapsel.



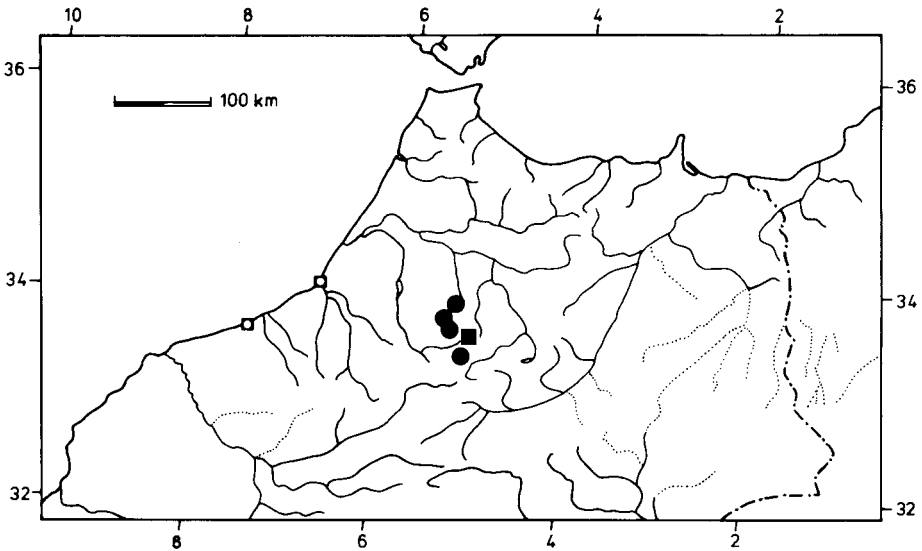


Abb. 48. Verbreitung von *Odontites powellii* (●) und *O. vulcanicus* (■) im Mittleren Atlas von Marokko (nach Herbarbelegen).

Formen: forma *rubricaulis* und forma *flavicaulis* (nom. ined., in sched. 5.10.1956, Moyen Atlas, Forêt de Jaaba, MPU). Zwischen den verschiedenfarbigen Individuen einer Population konnten keine anderen Merkmalsunterschiede festgestellt werden. Es ist auch nicht bekannt, ob die Farbunterschiede genetisch fixiert sind (1-Gen-Mutationen?).

Verbreitung (Abb. 48): Endemit des Mittleren Atlas von Marokko (Provinz Ifrane).

Standort: 1400–2200 m; im Saum und in Lichtungen flachgründiger Steineichenwälder (*Quercetum rotundifoliae*) sowie auf schattigen Absätzen von Kalkfelswänden; in Waldnähe auch in trockenen, steinigen Zwergstrauchheiden (*Rosmarinetalia*).

#### Gesehene Belege

MAROKKO: Prope Azrou, in quercetis infra Tioumbiline, 1550 m, 9.8.1924, *Maire* (P); Dj. Bouachfal (Prov. Demnat), 4.8.1882, *Jhrotsin* (P); Ifrane, Hänge unweit der Biologischen Station in etwa 1700 m, 2.9.1960, *Höpflinger* (G); an der Straße von Ifrane nach Zaouïa d'Ifrane, 1475 m, 23.8.1988, *Bolliger & Moser* (BERN); ca. 600 m N vom nördlichen Ortsausgang von Ifrane, 27.8.1988, *Bolliger & Moser* (BERN); Inunouzer, 7., *Mouret* (P); prope Ito, in dumetis quercinis infra Aouinet-el-Djedik, 1400–1450 m, 30.7.1924, *Maire* (P); Forêt de Jâba, partie inférieure, dans les trouées du taillis de chêne vert, 1300 m, 5.10.1956, *Sauvage* (BR, G, MPU); Col du Taghzeft, 2200 m, 25.7.1924, *Jahandiez* (G, JE, L); Tizi-n-Taghzeft, rocailles calcaires du versant S.E., 2100 m, 10.8.1924, *Maire* (G, MPU, P).

#### 12.23. *Odontites vulcanicus* Bolliger in Bot. Jahrb. Syst. 112: 116. 1990 – Abb. 49.

Holotypus: Marokko, Prov. Ifrane, Krater von Michlifène, 1800 m, 25.8.1988, *M. Bolliger & D. Moser* (BERN!; Isotypi: B!, G!, K!, M!, MPU!, Z!).

*Annuelles*, 15–50(65) cm hohes, aufrecht wachsendes, reichverzweigtes Kraut. *Stengel* unten 1–4 mm dick, wie die Seitenäste dicht weißhaarig (Haare 0,2–0,5 mm lang, rückwärts gebogen). *Unterbau* mit 13–22 Knoten, davon die oberen 5–13(16) mit schräg abstehenden, bis 28 cm langen Seitentrieben (Abstehwinkel 40–65°). *Stengelblätter* 20–60 × 2,5–8 mm, lanzettlich,

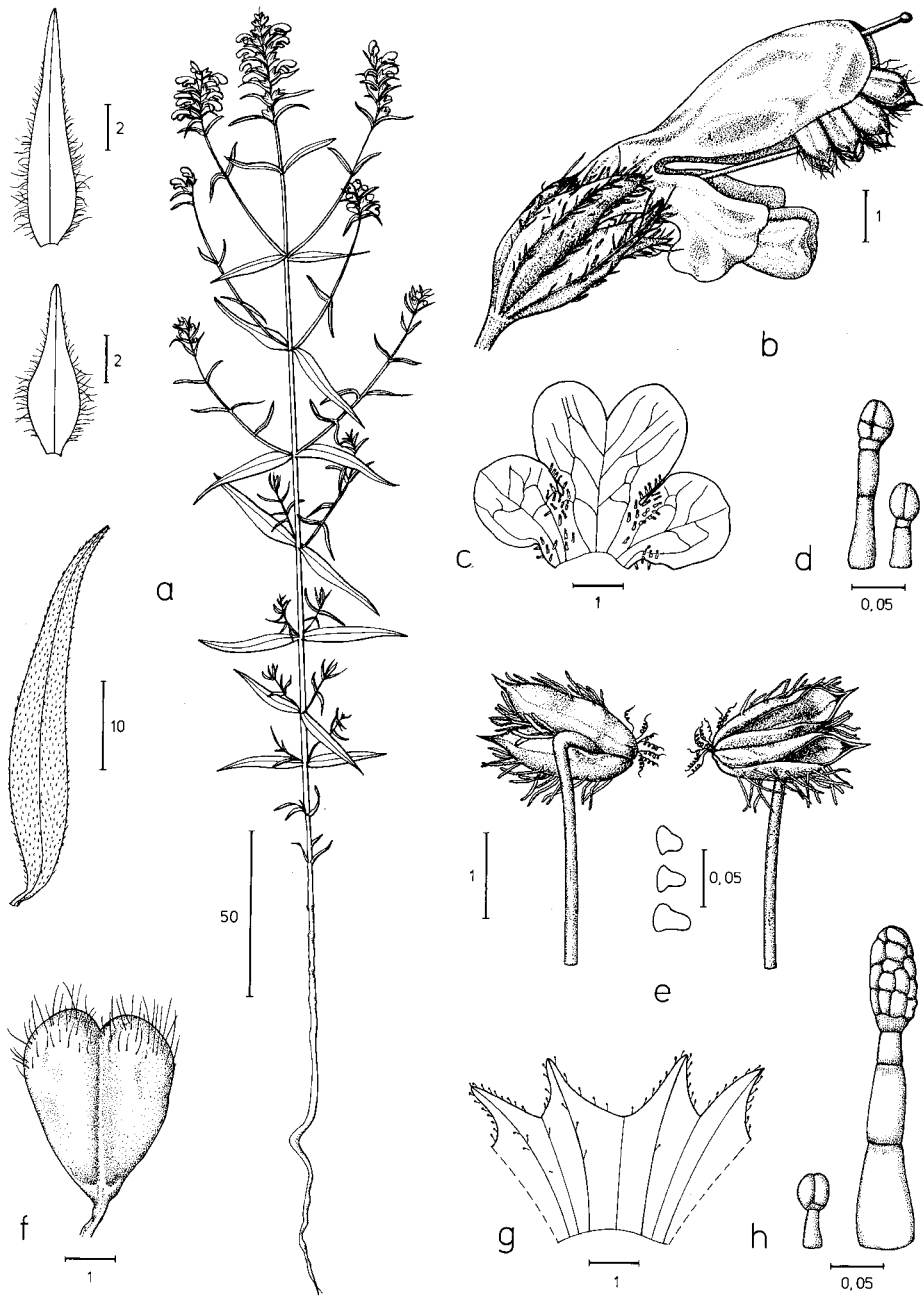


Abb. 49. *Odontites vulcanicus* – a: Habitus mit Stengelblatt und zwei Brakteen, b: Blüte, c: Unterlippe mit Drüsenhärchen (d), e: Staubblatt mit Papillen, g: Kelch mit Kurzdrüse und Stieldrüse (h).

6–11× so lang wie breit, meist ungezähnt oder die unteren mit 1–4 undeutlichen Zähnen, 2–6 cm lang, beidseits regelmäßig behaart (Haare auf den Blattflächen bis 0,3 mm, auf der Mittelrippe und an den Blatträndern bis 0,6 mm lang); wenigstens die unteren Blätter frühzeitig abfallend. *Blütenstände* kurz und kompakt, 1,5–2,5 cm lang, mit 10–24 *Blüten* (Fruchtstände bis 4 cm lang). *Hemmzone* 0–8 Knoten umfassend. *Brakteen* ei-lanzettlich oder lanzettlich, ganzrandig, am Rande auffallend lang-wimperig behaart (einfache Wimperhaare bis 0,9 mm lang) sowie mit bis 0,4 mm langen Stieldrüsen, Blattoberseiten kahl, Unterseiten kurzhaarig (Haare ca. 0,1 mm) und mit Stieldrüsen; alle Brakteen deutlich länger als der gestielte Kelch, die unteren 6–13 × 1,5–2,5 mm (L:B = 3,5–6,5). *Aufblühfolge* akropetal. *Blüten* 8–10 mm lang, gelb (gingstergelb), autogam. *Kelch* zu Beginn der Anthese 3,1–3,8 mm lang (Fruchtkelche bis 4,6 mm), bis auf etwa zwei Drittel der Länge geteilt (Kelchröhre 60–70% der Kelchlänge), meist auffallend verschiedenfarbig: *Kelchröhre* unten farblos-weißlich, oben hellbraun bis olivgrün, Kelchzipfel grün; Kelch unten fast kahl, in der oberen Hälfte vor allem auf den Hauptadern mit zahlreichen 0,1–0,2 mm langen weißen Borstenhaaren sowie mit bis 0,5 mm langen Stieldrüsen, (Köpfchen ellipsoidisch bis zylindrisch, 0,08–0,13 mm lang, 1,5–2,2× so lang wie breit, aus max. 32 Zellen bestehend), Zipfel außerdem am Rande bis 0,5 mm lang wimperig behaart; *Kelchzipfel* dreieckig (L:B der oberen Zipfel: 0,8–1,0; L:B der unteren Zipfel: 1,1–1,5). *Krone* gelb (gingstergelb), fast kahl (Unterlippe mit kurzen Köpfchendrüsen sowie am Übergang Tubus-Helm/Unterlippe mit einigen kurzen Härchen); Tubus 4,3–5,5 mm lang, etwa halb so lang wie die ganze Krone, länger als der Kelch (1,1–1,4× so lang), im obersten Drittel außen kurzhaarig (Haare bis 0,05 mm lang), sonst kahl; *Helm* 4,2–5,1 mm lang, *Unterlippe* 3,3–4,2 mm lang, bis weit über die Mitte in drei Zipfel geteilt (Mittelzipfel = 70–80% der Unterlippen-Länge), vor allem in den Zipfelbuchten mit zahlreichen, bis 0,15 mm langen Drüsenhäärchen, unten am Rande wie die Oberlippe mit einigen Wimperhäärchen, sonst kahl; *Mittelzipfel* breit-spatelförmig, breiter als lang, 0,7–0,9× so lang wie breit, an der Spitze bis 0,9 mm tief ausgerandet, viel länger (1,4–1,6×) wie die halbkreisförmig abgerundeten Seitenzipfel, diese ebenfalls breiter als lang (0,8–0,8× so lang wie breit). *Staubblätter* teilweise im Helm verborgen, die oberen 2,6–3,5 mm, die unteren 3,8–4,8 mm lang; *Filamente* unten spärlich papillös (Papillen bis 0,03 mm lang); *Antheren* hellgelb, 0,4–0,6 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; Theken auf der ganzen Länge aufreißend, unten in eine bis 0,2 mm lange Stachelspitze verschmälert; am oberen stumpfen Ende mit Spiralhaaren, im unteren Teil und am Konnektiv weißbärtig behaart (Haare bis 0,7 mm lang, am Konnektiv etwas verbreitert); Pollenkörner 24 × 28 µm. *Fruchtknoten* mit 8 (selten 10) Samenanlagen (Fächer in der Regel 4-samig); *Griffel* bis 9 mm lang; Fruchtkapsel obovoid, 3,5–4,2 × 2,6–3,2 mm (L:B = 1,1–1,4); *Samen* 1,6–1,9 mm × 0,7–0,8 mm (L:B = 2–2,6).

Verbreitung (Abb. 48): Endemit des Mittleren Atlas von Marokko (Prov. Ifrane).

Standort: 1800 m; Lichtungen in Zedern-Steineichenwäldern auf Basalt (*Cedrus atlantica*, *Quercus rotundifolia*, *Juniperus oxycedrus*).

#### 12.24. *Odontites lapiei* Batt. in Bull. Soc. Bot. France 56(S.E.): lxx. 1910 – Abb. 50.

Lectotypus (hier ausgewählt): [Algerien], A. Djurdjura occidental, Haizer Ras Tachgagalt, 2100 m, *G. Lapié* (MPU!).

Anmerkung: Von dieser Art konnten nur die zwei winzigen, knapp 5 cm großen Pflänzchen mit wenigen Blüten des Typusbelegs untersucht werden. Verschiedene Merkmale sind deshalb schlecht bekannt, vor allem die Größe und die Wuchsform, die Größe der Stengelblätter, die Ausgestaltung der Blütenstände sowie die Morphologie der reifen Samen. Trotz dieser Kenntnislücken besteht kein Zweifel, daß *O. lapiei* eine eigenständige Art verkörpert, die durch ihre spezifische Merkmalskombination gut gekennzeichnet ist.

*Annuelles*, 5–15(–?) cm hohes Pflänzchen mit > 4 Paar Seitenästen. *Stengel* und Zweige abstehend behaart (Haare weiß, 0,2–0,4 mm). *Stengelblätter* lineal, 7–12(?) × 1–1,5(?) mm, 7–10×(?)

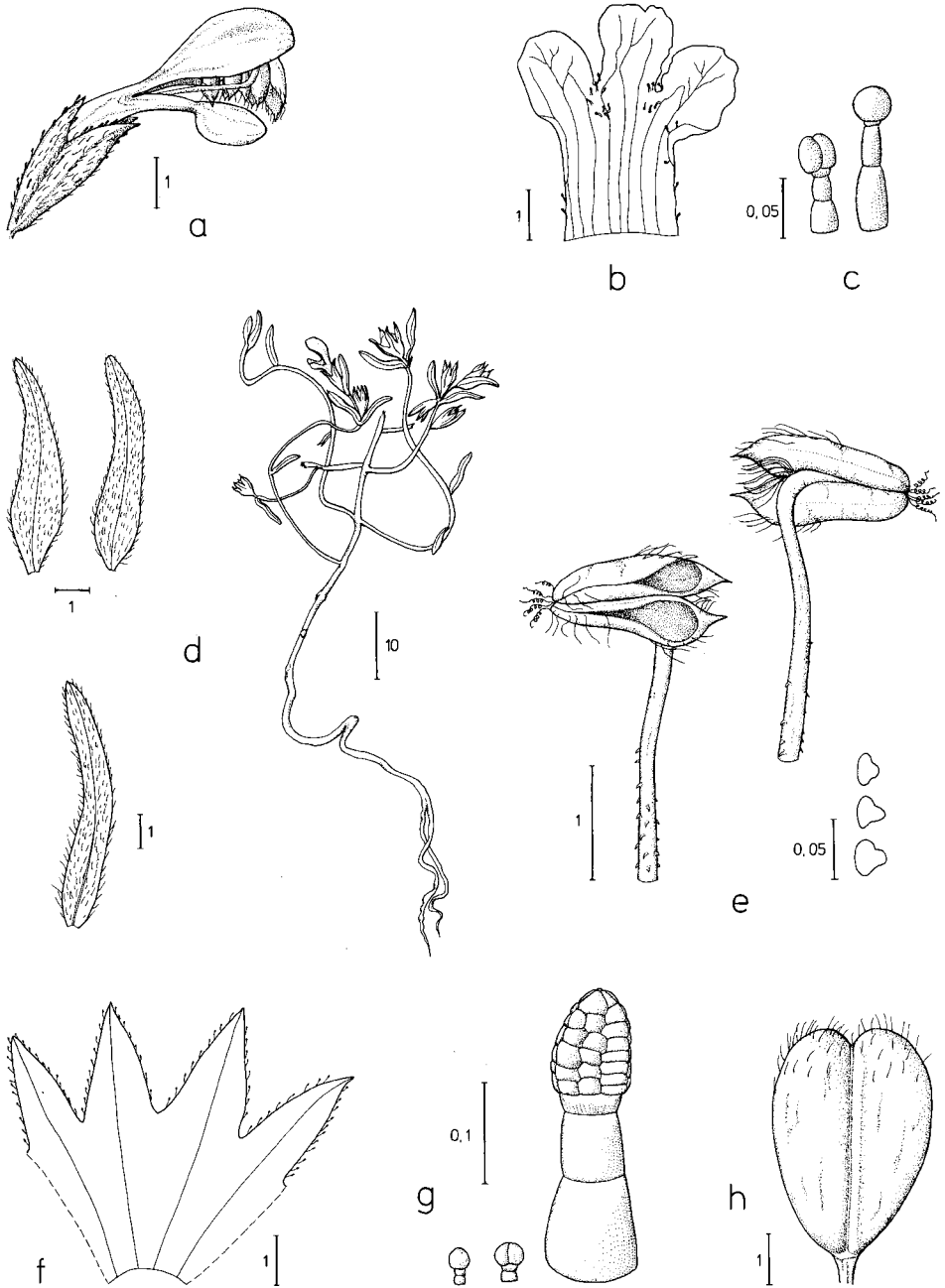


Abb. 50. *Odontites lapiei* – a: offene Blüte, b: Unterlippe mit Kurzdrüsen (c), d: Habitus der rudimentären Typus-Pflanze mit Stengelblatt und Brakteen, e: Staubblätter mit Papillen, f: Kelch mit Kurzdrüsen und Stieldrüse (g), h: Kapsel.

so lang wie breit, beidseits  $\pm$  abstehend behaart. *Brakteen* lineal bis ei-lanzettlich, ganzrandig, die unteren  $4,5-7 \times 0,8-1,5$  mm (L:B = 4,3-7,2), beidseits dicht borstig behaart (Haare 0,1-0,3 mm, am Rande oft wimperig abstehend und bis 0,5 mm lang). *Aufblühfolge* akropetal. *Blüten* 8-10,5 mm; *Kelch* zu Beginn der Anthese 4-6 mm lang, bis auf etwa die Hälfte oder noch tiefer geteilt (Kelchröhre 40-55% der Kelchlänge), überall dichtborstig behaart, vor allem an den Zipfelrändern und auf der Bauchseite mit vielen 0,2-0,4 mm langen Stieldrüsen (Drüsenköpfchen kurz-kegelförmig,  $87-145 \times 76-98$  m,  $1,1-1,5 \times$  so lang wie breit, aus maximal 70 Zellen bestehend); *Kelchzipfel* dreieckig, die oberen 1,5-1,8 $\times$ , die unteren 1,8-2,5 $\times$  so lang wie breit. Krone blaßpurpur, fast kahl. Tubus 4-5,6 mm lang, etwa halb so lang wie die Krone, kürzer als bis gleich lang wie der *Kelch*, zuoberst mit einigen 1-2-zelligen Härchen; *Helm* 4,5-5,5 mm, länger als die Unterlippe (= verwachsener basaler Teil der Unterlippe ( $1,1-1,3 \times$  so lang wie diese), ausgerandet; *Unterlippe* 4-5 mm lang, bis auf höchstens 60% ihrer Länge in drei Zipfeln gespalten (Mittelzipfel 36-40% der Unterlippen-Länge); Mittelzipfel leicht trapezförmig bis fast quadratisch, ca.  $1,1 \times$  so lang wie breit, an der Spitze nicht oder nur undeutlich ausgerandet, gleich lang wie oder nur wenig länger als die vorne abgerundeten Seitenzipfel. *Staubblätter* teilweise in der Oberlippe eingeschlossen, die oberen 2,5-3 mm, die unteren 3,5-4 mm lang; *Filamente* in der unteren Hälfte papillös (Papillen breit-kegelförmig, 0,02-0,03 mm lang, an der Basis 0,02-0,03 mm dick); *Antheren* gelb oder hellbraun, 1,7-2,1 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; Theken auf der ganzen Länge aufreißend, unten mit kurzer, ca. 0,1 mm langer Stachelspitze, am oberen stumpfen Ende mit Spiralhaaren, unterer zugespitzte Hälfte und Konnektiv bärtig behaart. *Fruchtknoten* mit 8 Samenanlagen (Fächer 4-samig); Fruchtkapsel obovoid, an der Spitze deutlich ausgerandet, ca.  $1,4-1,6 \times$  so lang wie breit.

Verbreitung (Abb. 52): Endemit des Djurdjura-Gebirges in N-Algerien (Kabylei im östlichen Kleinen Atlas).

### 12.25. *Odontites purpureus*-Gruppe

*Annuell oder kurzlebig-ausdauernd*; Blätter lineal, ganzrandig; *Aufblühfolge* basipetal; *Blüten* klein bis mittelgroß, 5,5-11 mm lang, meist autogam; *Kelch* mit zahlreichen bis 0,6 mm langen Stieldrüsen, Drüsenköpfchen kegelförmig bis ellipsoidisch,  $1,1-2(2,5) \times$  so lang wie breit, aus bis zu 120 Zellen bestehend; *Krone* purpurrot, fast kahl; *Unterlippe* in den Zipfelbuchten mit kleinen Köpfchendrüsen; *Filamente* papillös; *Antheren* mit 3 Haartypen; *Theken* mit Spiral- und Barthaaren, Konnektiv mit Keulenhaaren; *Fruchtknoten* mit 12 (10) Samenanlagen.

### Schlüssel zu den Arten der *Odontites purpureus*-Gruppe

1. Blüten 7,5-11 mm; Kelch 4-7 mm, bis auf etwa die Hälfte geteilt (Kelchröhre = 50-58% der Kelchlänge); (N-Algerien) . . . . . *O. discolor*
- Blüten 5-7,5 mm; Kelch 2,5-4 mm, nur bis auf etwa 2/3 der Länge geteilt (Kelchröhre = 60-75% der Kelchlänge) . . . . . 2
2. Brakteen breit ei-lanzettlich oder rhombisch,  $2,2-2,7 \times$  so lang wie breit, kürzer bis so lang wie die Kelche; (S-Spanien, Nordafrika) . . . . . *O. squarrosus*
- Brakteen lanzettlich,  $3,5-5,6 \times$  so lang wie breit, deutlich länger als die Kelche; (NO-Algerien) . . . . . *O. purpureus*

**12.26. *Odontites discolor*** Pomel in Bull. Soc. Climatol. Alger 11[Nouv. Mat. Fl. Atl.]: 301. 1874 - Abb. 51.

Lectotypus (hier ausgewählt): [Algerien], Souk-Ahras, 11.1873, *Reboud* (MPU!).

Anmerkung: Von dieser Art existiert nur sehr wenig Herbarmaterial, bestehend aus einem kümmerlichen Pflänzchen aus der Gegend von Souk-Ahras (Lectotypus) sowie aus zwei zwergwüchsigen Exemplaren vom Dj. Dir Tebetta (alles Material im Herbarium Pomel, MPU). Eine umfassende morphologische Analyse ist deshalb nicht möglich. Nicht oder nur ungenügend bekannt ist vor allem die Ausprägung folgender Merkmale: Größe der Pflanze (nach Quézel & Santa (1963) bis 80 cm!), Wuchsform, Größe und genaue Form der Stengelblätter, Größe der Kapsel (nach Quézel & Santa (1963) bis 11 mm lang!), Größe und Morphologie der Samen. Das bestehende Material erlaubt aber doch eine genaue Untersuchung der meisten taxonomisch wesentlichen Blütenmerkmale.

In derselben Publikation beschreibt Pomel einen *O. ciliatus* aus der Gegend von Bône (= Annaba) an der Mittelmeerküste. Auch von dieser Art liegt nur sehr wenig Material vor, nämlich ausschließlich der von Fradin gesammelte Typus-Beleg (Herbarium Pomel, MPU!). Der morphologische Vergleich von *O. discolor* und *O. ciliatus* zeigt eine große Übereinstimmung in fast allen wesentlichen Merkmalen (Aufblühfolge, Blütenfarbe, Samenzahl, Behaarung der Staubblätter usw.). Kleine Unterschiede betreffen die Behaarung der Brakteen und Kelche, die Blütengröße sowie den Schnitt der Unterlippe, die bei beiden Taxa auffallend wenig tief geteilt ist. Auf Grund der wesentlichen Übereinstimmungen werden die beiden Sippen als geographische Rassen einer Stammart aufgefaßt und entsprechend taxonomisch als Unterarten eingestuft.

*Annuelles*, 5–40(–80?) cm hohes, aufrecht wachsendes, reich verzweigtes Kraut. *Stengel* unten bis über 2 mm dick, dicht anliegend behaart (Haare 0,2–0,5 mm lang, abwärts gerichtet), mit > 10 Seitenast-Paaren. *Stengelblätter* lineal, ganzrandig, am Rande (bei subsp. *discolor* auch unterseits) dichtborstig behaart, oberseits kahl. *Blütenstände* frondo-brakteos, mit > 10 Blüten. *Brakteen* ei-lanzettlich, ganzrandig, am Rande (bei subsp. *discolor* auch auf der Unterseite) dicht anliegend kurzborstig behaart, Oberseite kahl (Borsten 0,1–0,3 mm, an der Basis der *Brakteen* bis 0,5 mm lang); die unteren Brakteen länger als der gestielte Kelch, 3,5–8 × 1,5–2,5 mm (L:B = 2,1–3,8). *Aufblühfolge* basipetal. Blüten und Kelche bei den Unterarten verschieden lang (Blüten: 7,5–11 mm; Kelch: 4–7 mm), autogam. *Kelch* bis auf die Hälfte geteilt (Kelchröhre 50–58% der Kelchlänge), überall dicht und meist anliegend behaart und vor allem auf der Bauchseite (ventral) mit sehr vielen bis 0,5 mm langen Stieldrüsen (Köpfchen kurz-kegelig, 1,1–1,5× so lang wie breit, aus bis zu 120 Zellen bestehend); *Kelchzipfel* dreieckig, die oberen etwas länger und deutlich breiter als die unteren (L:B der oberen Zipfel: 1,2–1,7; L:B der unteren Zipfel: 1,7–2,2). *Krone* purpurrot, fast kahl (Unterlippe mit kurzen Köpfchendrüsen); Tubus etwa halb so lang wie die ganze Krone, kürzer als der Kelch; *Helm* deutlich länger als die Unterlippe (1,4–1,5× so lang); Unterlippe bei den Unterarten verschieden tief, höchstens aber bis ca. zwei Drittel in drei Zipfeln gespalten (Mittelzipfel = 24–40% der Unterlippen-Länge), an den Zipfelbuchten sowie randlich am Grunde mit 0,07–0,2 mm langen Köpfchendrüsen; Mittelzipfel im Umriß trapezförmig bis fast rechteckig oder quadratisch gleich lang wie breit oder breiter als lang (L:B = 0,65–1,0), an der Spitze deutlich ausgerandet, meist etwas länger als die Seitenzipfel (1,1–1,3× so lang), diese fast halbkreisförmig, an der Spitze abgerundet oder nur undeutlich ausgerandet. *Staubblätter* teilweise im Helm verborgen, bei den Unterarten verschieden lang. *Filamente* in den unteren zwei Dritteln papillös (Papillen stumpf, 0,02–0,03(0,05) mm lang, an der Basis 0,02–0,04 mm breit); *Antheren* gelb oder hellbraun, 1,5–1,9 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; Theken auf der ganzen Länge aufreißend, unten in eine bis 0,16 mm lange Stachelspitze verschmälert; oberes stumpfes Ende mit Spiralhaaren, unterer Teil weißbärtig behaart (Haare bis 0,5 mm lang); Konnektiv mit vielen bis 0,7 mm langen Schlauchhaaren. *Pollenkörner* ± 24 × 28,2 µm. *Fruchtknoten* mit 12(10) Samenanlagen (Fächer (5)6-samig); Fruchtkapsel verkehrt-eiförmig (obovoid), deutlich ausgerandet, 1,6–2× so lang wie breit.

Verbreitung (Abb. 52): Endemit von NO-Algerien (östlicher Kleiner Atlas: Monts de la Medjerda, Edough-Gebirge westlich von Bône (= Annaba)).

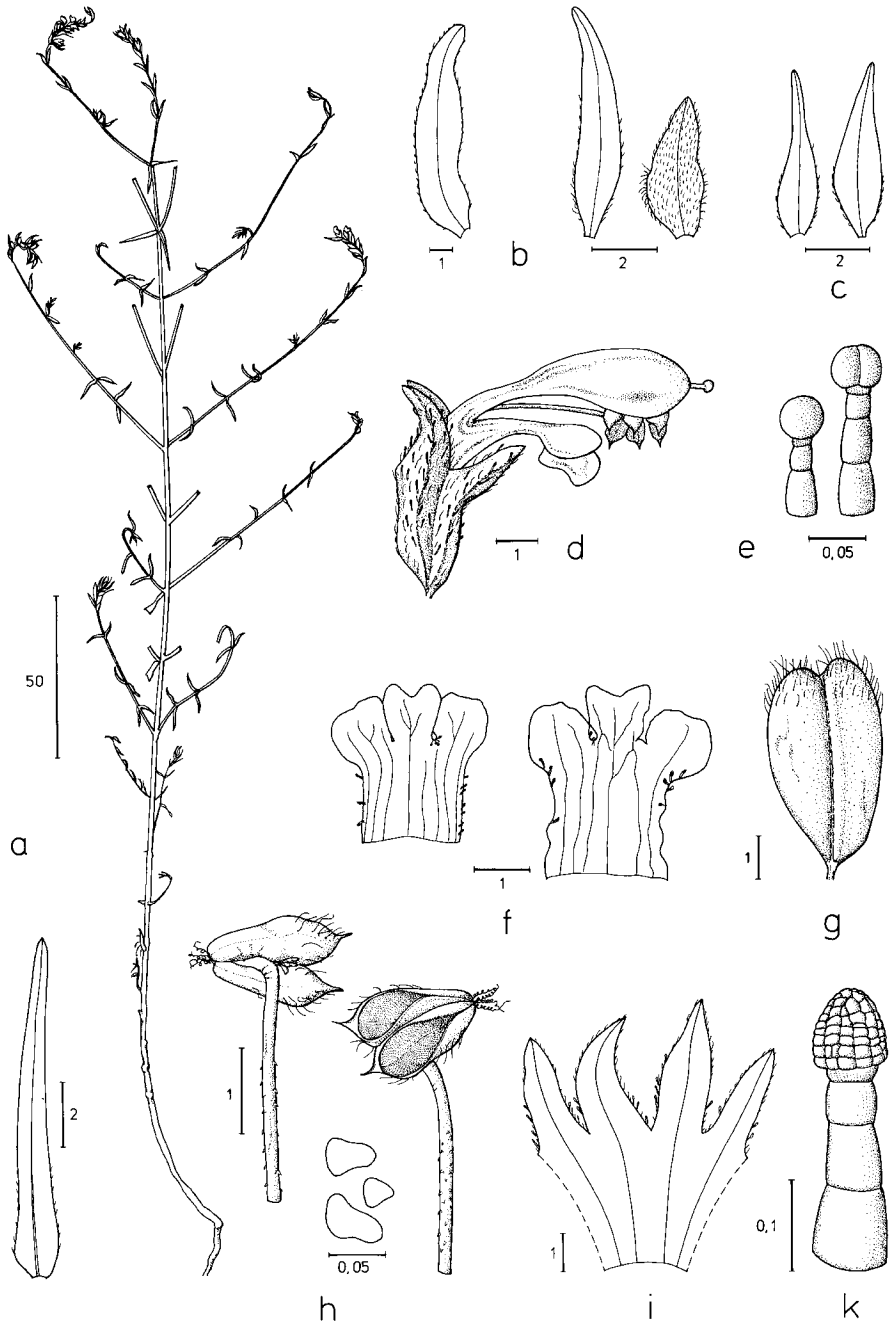


Abb. 51. *Odontites discolor* – a: Habitus mit Stengelblatt und Brakteen, c: Brakteen von subsp. *ciliatus*, d: offene Blüte mit Drüsenhärchen (e), f: Unterlippen (links: subsp. *ciliatus*, rechts: subsp. *discolor*), d: Kapsel, h: Staubblätter mit Papillen, i: Kelch mit Stieldrüse (k).

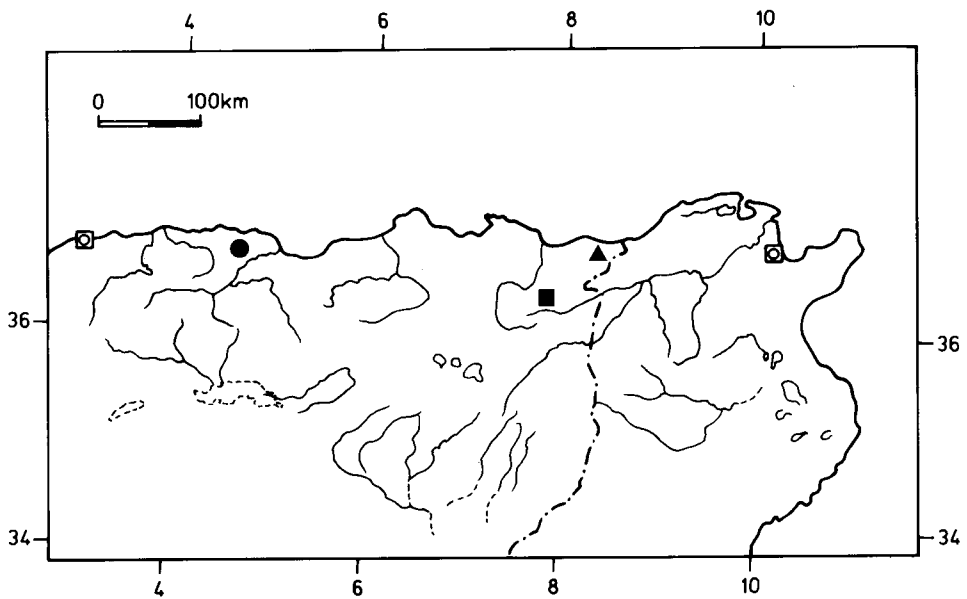


Abb. 52. Vorkommen von *Odontites lapiei* (●), *O. discolor* subsp. *discolor* (■) und subsp. *ciliatus* (▲) in NO-Algerien

### Schlüssel zu den Unterarten von *Odontites discolor*

1. Blätter und Brakteen unterseits dicht borstig behaart; Blüten 8–11 mm lang . . . subsp. *discolor*
- Blätter unterseits kahl, nur am Rande behaart; Blüten 7,5–8,2 mm lang . . . subsp. *ciliatus*

#### 12.26.1. *Odontites discolor* subsp. *discolor*

Blätter und Brakteen am Rande und unterseits dicht mit einfachen Borstenhaaren besetzt, oberseits kahl. Blüten 8–11 mm lang. Kelch 6–7 mm lang, überall dicht und meist anliegend borstig behaart; Tubus 4,5–5,5 mm, Helm 4,5–5,3 mm lang. Unterlippe 3,5–4 mm lang, bis auf höchstens 70% ihrer Länge in drei Zipfeln gespalten (Mittelzipfel = 24–30% der Unterlippe).

Verbreitung (Abb. 52): Souk Ahras, Dj. Dir Tebetta.

Standort: 700–1100 m.

#### 12.26.2. *Odontites discolor* subsp. *ciliatus* (Pomel) Bolliger, **comb. nova**

≡ *Odontites ciliatus* in Bull. Soc. Climatol. Alger 11[Nouv. Mat. Fl. Atl.]: 302. 1874. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Algerien], environs de Bône, *Fradin* (MPU!).

Blätter und Brakteen nur am Rande borstig behaart, unter- und oberseits kahl. Blüten 7,5–8,2 mm lang. Kelch 4–5,5 mm lang, meist nur am Rande der Zipfel (vor allem in den Zipfelbuchten) behaart, sonst ohne oder nur auf den Adern mit einfachen Borstenhaaren; Tubus 3,5–4 mm, Helm 4–4,5 mm lang. Unterlippe 2,7–3,1 mm lang, bis auf höchstens 60% ihrer Länge in drei Zipfeln gespalten (Mittelzipfel = 35–40% der Unterlippe).

Verbreitung (Abb. 52): Edough-Gebirge westlich von Bône (= Annaba).

Standort: 300–800 m.



**12.27. *Odontites squarrosus*** (Salzm. ex Reichenb.) Bolliger, **comb. nova** – Abb. 53.

≡ *Euphrasia squarrosa* Salzm. ex Reichenb., Fl. Germ. Excurs.: 360. 1831–32. – Neotypus (hier ausgewählt): [Marokko], in monte Shibil Nibir prope Tanger, 1839, *Salzmann* (G!; Isoneotypus: P!).

Anmerkung: In den meisten Floren erscheint diese Art unter dem Namen *Odontites purpureus* (Desf.) G. Don; dieser Name bezieht sich aber auf eine andere, in NO-Algerien endemische Sippe (siehe unter *O. purpureus*).

*Kurzlebig-ausdauernder Halbstrauch*, reich verzweigt, 30–50 cm hoher, meist braunviolett überlaufen. *Stengel* unten bis 12 mm dick, wie die bis 2,5 mm dicken Zweige behaart (Härchen 0,1–0,5 mm lang); *Unterbau* mit 30–40 Knoten, davon alle oder die oberen 5–20 mit sparrig abstehenden, bis 20 (43) cm langen, oft verzweigten Seitentrieben (Abstehwinkel 55–80°). *Stengelblätter* 16–38 × 2–5 mm, lanzettlich oder lineal, 7–12× so lang wie breit, ganzrandig, zerstreut kurzbstig (Borsten ca. 0,2 mm lang), frühzeitig abfallend. *Blütenstände* frondo-brakteos, kurz und dichtblütig, mit 10–17 Blüten, 1–2,5 cm lang (Fruchtstände bis 3 cm lang); *Hemmzone* meist lang, mit (6)10–20 Knoten; *Brakteen* ei-lanzettlich oder rhombisch, ganzrandig, am Rande dicht mit ca. 0,15 mm langen, anliegenden Borstenhärchen besetzt, auf den Flächen reichlich bis spärlich behaart oder fast kahl, die unteren *Brakteen* etwas kürzer bis gleich lang wie die gestielten Kelche, 3,5–4,7 × 1,3–1,8 mm (L:B = 2,2–2,7). *Aufblühfolge* basipetal. *Blüten* 5–7,5 mm lang, protogyn. *Kelch* zu Beginn der Anthese 2,5–3,5 mm lang (Fruchtkelche bis 4,5 mm), bis auf etwa zwei Drittel der Länge geteilt (Kelchröhre 60–75% der Kelchlänge), im unteren Drittel fast kahl, darüber vor allem entlang der Hauptadern und auf den Zipfeln dicht weißhaarig (Härchen ca. 0,2 mm lang), auf der Unterseite mit bis 0,5 mm langen Stieldrüsen (Köpfchen schlank-ellipsoidisch, 1,8–2,2 mal so lang wie breit, aus max. 70 Zellen bestehend bestehend); *Kelchzipfel* breit-dreieckig, die oberen breiter als lang (L:B der oberen Zipfel: 0,7–0,8; L:B der unteren Zipfel: 1–1,3). *Krone* einfarbig purpurrot oder zweifarbig, (Helm purpur und Unterlippe gelb bis weißlich bei subsp. *foliosus*), selten gelb, kahl (Unterlippe in den Zipfel-Buchten und am Grunde mit 0,04–0,1 mm langen Köpfehdrüsen); Tubus 3–4 mm lang (= 40–50% der Kronen-Länge), etwa gleich lang wie der Kelch; *Helm* 3–4,5(5) mm lang, etwas länger als die Unterlippe, ausgerandet; *Unterlippe* 2,8–3,8 mm lang, bis auf wenigstens die Hälfte in drei Zipfeln gespalten (verwachsener basaler Teil 30–52% der Unterlippen-Länge), an den Zipfelbuchten mit bis 0,1 mm langen Köpfehdrüsen; Mittelzipfel meist rundlich (größte Breite in der Mitte), spatelförmig oder fast trapezförmig (größte Breite im oberen Drittel), etwa gleich lang wie breit, an der Spitze fast gerade oder leicht ausgerandet, etwa gleich lang wie die ebenfalls rundlichen, nicht ausgerandeten Seitenzipfel. *Staubblätter* teilweise im Helm verborgen, die oberen 1,7–2,4 mm, die unteren 2,8–3,5 mm lang; *Filamente* kahl; *Antheren* dunkelgelb oder hellbraun, 1,4–1,7 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; Theken auf der ganzen Länge aufreißend, unten mit kurzer, ca. 0,1 mm langer Stachelspitze, am oberen stumpfen Ende mit Spiralhaaren, sonst kahl (oft am spitzen Ende dorsal mit wenigen unscheinbaren kurzen Härchen). *Pollenkörner* ± 22 × 27,3 µm. *Fruchtknoten* mit 10–12 Samenanlagen (Fächer 5–6-samig); *Griffel* bis 5 mm lang; Fruchtkapsel obovoid, wenig bis deutlich ausgerandet, 3,2–4,6 × 1,7–2,1 mm (L:B = 1,9–2,5); *Samen* 1,3–1,7 × 0,5–0,8 mm (L:B = 1,9–3,1).

Variation und taxonomische Gliederung: Bei dem 1894 von Pérez Lara aus SW-Spanien (Provinz Cadiz) beschriebenen *Odontites foliosus* handelt es sich um eine Sippe, die mit Sicherheit eng verwandt ist mit *O. squarrosus*. Dafür spricht die Übereinstimmung in vielen systematisch wesentlichen Merkmalen, z. B. in der Form und Größe der Blätter, im Schnitt der drüsigen Unterlippe der sonst kahlen Krone, im Behaarungsmuster der Staubblätter sowie in den 10–12-samigen Samenanlagen. *O. foliosus* ist eine seltene Pflanze, von der wahrscheinlich nur noch wenige Populationen bestehen. Es gibt deshalb nur sehr wenig Aufsammlungen, die auch keine sichere Beurteilung der Farbkonstanz der zweifarbigten Kronen (und der ebenfalls charakteristi-

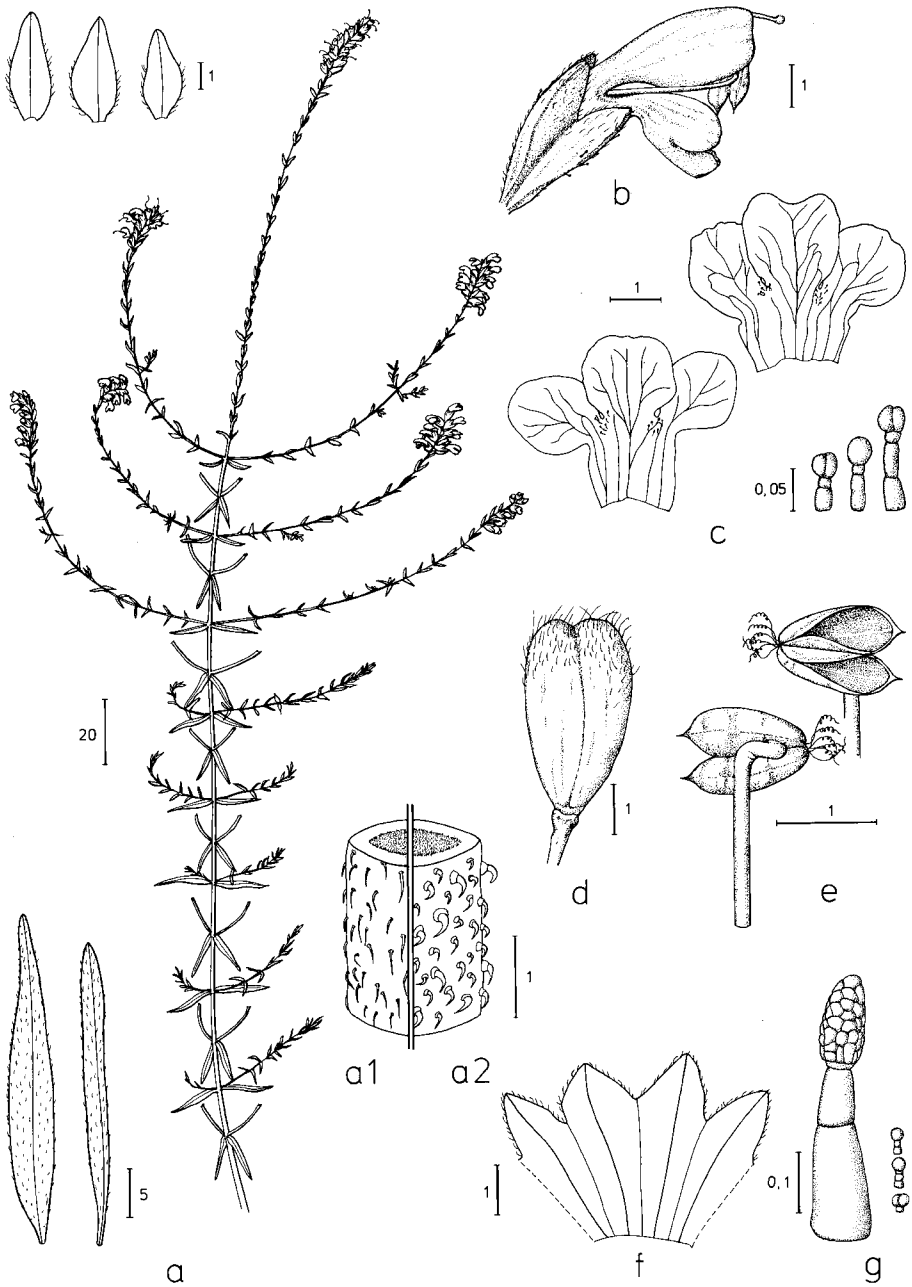


Abb. 53. *Odontites squarrosus* – a: Habitus mit Staubblätter und Brakteen, a1: Stengelbehaarung von subsp. *squarrosus*, a2: von subsp. *foliosus*, b: offene Blüte, c: Unterlippen (oben: Sierra Nevada, unten: Oran-Algerien) mit Drüsenhärchen, d: Kapsel, e: Staubblätter, f: Kelch mit Stieldrüse und Kurzdrüsen (g).

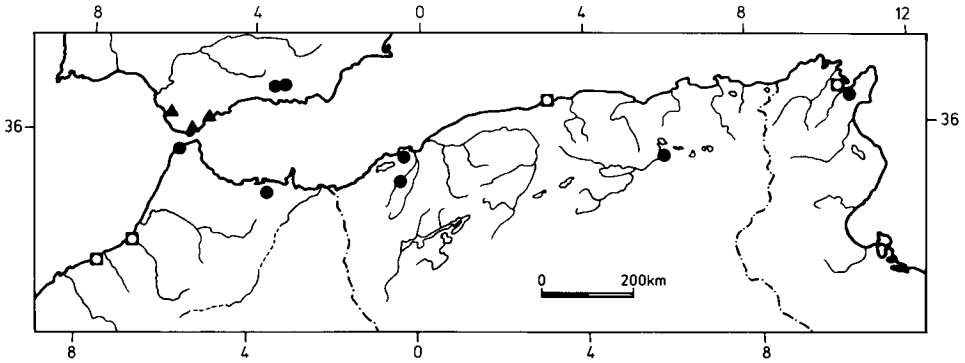


Abb. 54. Verbreitung von *Odontites squarrosus* subsp. *squarrosus* (●) und subsp. *foliosus* (▲)

schen Stengelhaare (gekrümmt und unten verdickt) erlauben. Angesichts der in allen anderen Merkmalen guten Übereinstimmung mit *O. squarrosus* wird in dieser Arbeit *O. foliosus* als geographische Rasse von *O. squarrosus* aufgefaßt und entsprechend als Unterart eingestuft.

Die Typus-Unterart subsp. *squarrosus* variiert vor allem in der Blütengröße, doch läßt sich in diesem Merkmal kein großräumiges geographisch-morphologisches Differenzierungsmuster erkennen. So konnten z. B. bei den Pflanzen einer algerischen Population (Provinz Oran) im Mittel um 15% größere Blüten festgestellt werden als bei den Populationen der Sierra Nevada, doch konnte dieser Unterschied an anderen nordafrikanischen Populationen (Marokko, Tunesien) nicht bestätigt werden.

Verbreitung (Abb. 54): Andalusien (Sierra Nevada, Sierra de Ronda) und küstennahe Gebiete von Nordafrika (von Tanger ostwärts bis Tunesien).

Standort: 600–800 m; trockene, sonnige Dornbusch-Felsenheiden, felsige Zwerg- und Halbstrauchweiden (Cisto-Lavanduletea- und Ononido-Rosmarinetea-Gesellschaften).

### Schlüssel zu den Unterarten von *Odontites squarrosus*

1. Krone einfarbig, purpurrot; Stengelhaare fast gerade oder nur leicht gekrümmt, die meisten dem Stengel anliegend; (S-Spanien, Nordafrika) . . . . . subsp. *squarrosus*
2. Krone zweifarbig, Helm purpurn, Unterlippe gelb; Stengelhaare stark gekrümmt und abstehend; (S-Spanien: Cadiz) . . . . . subsp. *foliosus*

#### 12.27.1. *Odontites squarrosus* subsp. *squarrosus* – Abb. 53.

*Stengel* meist locker (selten dicht) anliegend behaart, Haare fast gerade oder leicht gekrümmt, schlank, 7–10× so lang wie breit, mit schmaler, bis 0,05 mm langer Basis. *Krone* purpurrot.

Verbreitung (Abb. 54): Fast im gesamten Gebiet des Artareals mit Ausnahme von W-Andalusien (Provinz Cadiz).

#### Ausgewählte Belege

ALGERIEN: Batna, *Lefrane* (P); Dj. Bren.-Ariff, Batna, 1894, *du Colombier* (P); Cerny, à Aïn-Ghoraba, 1300 m, 11.8.1932, *coll. ignot.* (RAB); Kleber, 24.11.1892, *Lenepreu* (P); Montagne des Lions, près d'Oran, 10.12.1852, *Balansa* (G, GOET, P); Djebel Merdjadjou, 10.1892 (P); Vallon de Noiseux (Oran), 16.10.1910, *Faure* (G, JE); ibid. 24.11.1912, *Faure* (B, G, L, MA,

MPU); Mers el Kébir, col d'Aïn el Cure [Fure?], 10.1886, *Luizet* (P); O. Doualia, 1350 m, 30.7.1914, *Maire* (P); Ousseltia, 15.1.1971, *Röthlioberger* (G); Santa Cruz, 13.11.1930, *Faure* (BCF, BR, G, JE, LISE, MA, P, RAB); Djebel Santo, 9.1848, *Munby* (G, P); Sidi ben Aïsi, 22.7.1846, *Marsilly* (P); Sidi-bel-Abbès, 28.9.1874, A.W. (G, P); collines qui avoisinent la route de St. Leu au pont de la Macta, 14.10.1850, *Cosson* (P); ravin de la Vierge, 16.12.1965, *Sauvage* (MPU).

MAROKKO: Asrú Meheli (Tafersit), 900–1000 m, 26.10.1929, *Font Quer* (G, RAB); Rhaid N. Luberan d'El-Ferjane, 27.12.1959, *Sauvage* (MPU); Sefrou, 10.1912, *Mouret* (P); Tanger, *Schousboe* (GOET, JE, P).

SPANIEN: GRANADA: Almegijar, Las Alpujarras, aux abords du fleuve Guadalfeo, 900 m, 4.10.1979, *Ladero, Molero & Raya* (BR, SEV); Süd-Abhang der Sierra Contraviesa, an der Strasse von Torvizcon und Orjiva, ca. 1 km nach Torvizcon, Strassenböschungen, 700 m, 21.9.1985, *M. & R. Bolliger* (BERN); Südabhang der Sierra Nevada, unterhalb Almegijar, Dornbusch-Felsenheide, ca. 750 m, 21.9.1985, *M. & R. Bolliger* (BERN); *ibid.*, an der Strasse Lanjaron-Leorin, ca. 2 km nach Lanjaron, S-exp. Stechginster-Felsensteppe, 700 m, 22.9.1985, *M. & R. Bolliger* (BERN).

TUNESIEN: Djebel Bou Kournine, 9./10.1898 *Le Testu* (BR); Djebel Bon Korneion bei Hamma-Lif östlich von Tunis, *Pinus halepensis-Callitris articulata*-Wald, 11.10.1968, *Walter* (B); sommet du Djebel Goboá ben Fetima, 1012 m, 17.7.1884, *Mobert* (P); *ibid.*, 1003 m, 25.9.1884, *Cosson* (P); Côte du Célgh, 22.8.1889, *Cosson* (P); Hammam-el-Lif, 1.1909, *Pitard* (G, L, MA); Kessera, 1883, *Cosson* (P); Koruine, 19.10.1913, *Cuenod* (G); Crête de l'Ouarzelef, Daya, 4.10.1884, *Cosson* (P).

### 12.27.2. *Odontites squarrosus* subsp. *foliosus* (Pérez Lara) Bolliger, **comb. nova**

≡ *Odontites foliosus* Pérez Lara in *Anales Soc. Esp. Hist. Nat.* 23: 261. 1894–95. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Spanien], in Pinar de Villanueva prope Puerto Real, 15.9.1893, *Pérez Lara* (MAF!).

*Stengel* dicht und kraus abstehend behaart, Haare stark sichelförmig gekrümmt, gedrunge, 2,5–4,5 mal so lang wie breit, mit dicker, bis 0,13 mm langer Basis. *Krone* zweifarbig: *Helm* purpurn, *Unterlippe* in der Knospe gelb, während der Anthese oft weiß mit purpurnen Adern.

Verbreitung (Abb. 54): Sehr selten und stellenweise erloschen in S- und SW-Andalusien (Provinzen Malaga und Cadiz).

#### Gesehene Belege

SPANIEN: Algeciras, Las Habas, Arroyo Lagoma, 1.11.1973, *Molesworth Allen* (SEV); SW of Manilva in prov. Malaga, Cerro del Castillo, 160 m, 7.11.1976, *Smythies* (BM, E, K, LTR, SEV); hills between Manilva a. St Martin de Tesorillo, 23.11.1979, *Molesworth Allen* (SEV).

### 12.28. *Odontites purpureus* (Desf.) G. Don, *Gen. Syst.* 4: 611. 1837 – Abb. 55.

≡ *Euphrasia purpurea* Desf., *Fl. Atlant.* 2: 36. 1798. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Algerien], in arenis prope La Calle, *Desfontaines* (P!; Isolectotypus: G!).

= *Odontites dukerleyi* Gren. & Paill. in *Billotia* 1: 82. 1864. – Neotypus (hier ausgewählt): [Algerien], sur le littoral de la mer, au camp des Beni-Urgine, près de Bône, 30.11.1865, *Dukerley*, *Flora exsiccata de C. Billot* Nr. 3674 (JE!; Isolectotypus: G!).

#### Anmerkungen zur Taxonomie und Nomenklatur

(1) Die Typusbelege von Desfontaines (*Euphrasia purpurea*, bei La Calle) stimmen nicht mit der herkömmlichen Auffassung von *Odontites purpureus* überein. Sie gehören zu einer Sippe, die auf ein kleines Gebiet in N-Algerien beschränkt ist, und die offenbar identisch ist mit der später beschriebenen *O. dukerleyi* Gren. & Paill., von der leider nur ein sehr dürftiges Typusmaterial vorliegt. Diese im nordostalgerischen Küstengebiet endemische Sippe entspricht also dem *O. purpureus* (Desf.) G. Don s. str., während die weitverbreitete, bisher in allen Floren als *O.*

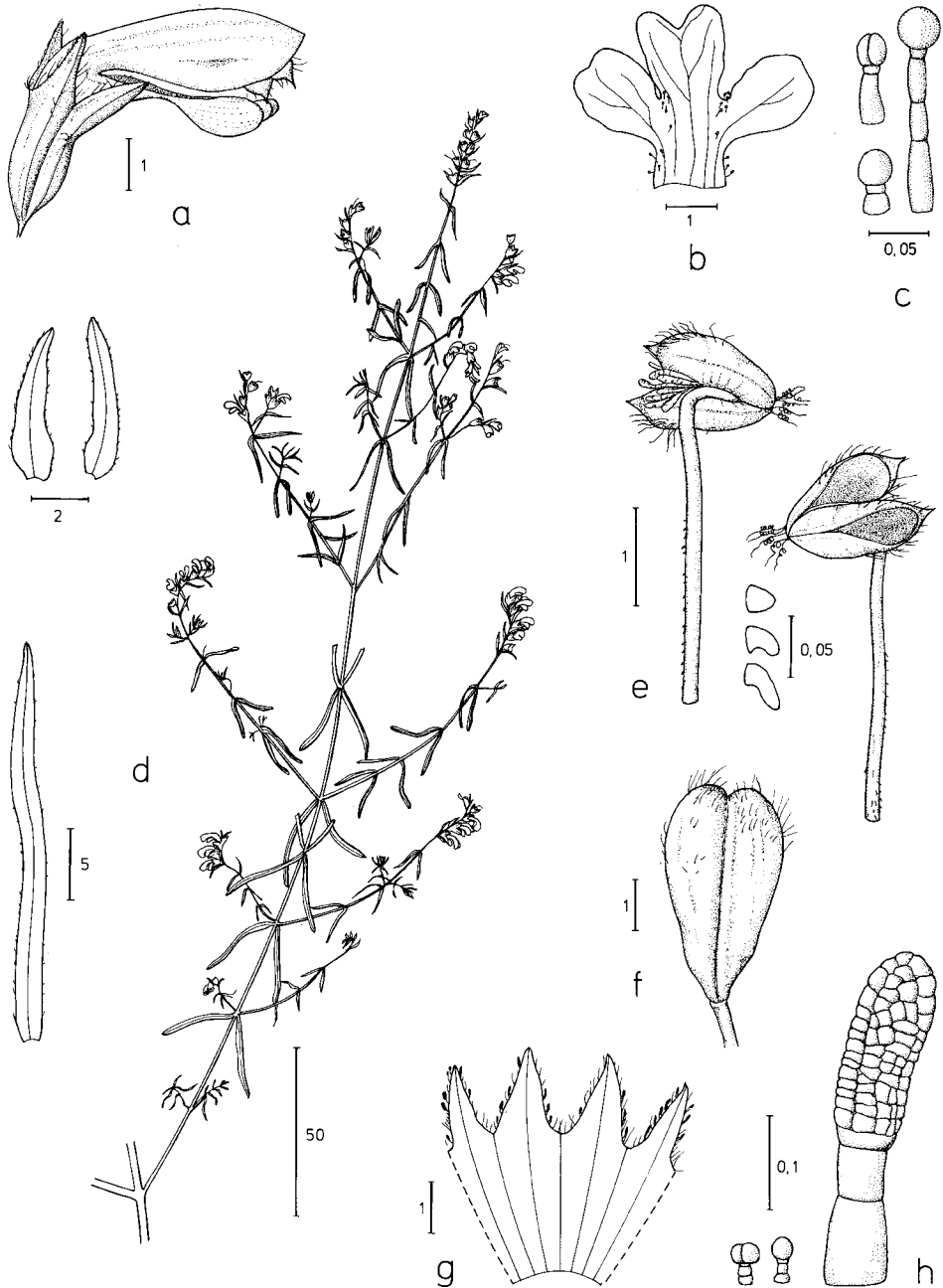


Abb. 55. *Odontites purpureus* – a: offene Blüte, b: Unterlippe mit Drüsenhärchen (c), e: Staubblatt mit Papillen, f: Kapsel, g: Kelch mit Kurzdrüsen und Stieldrüse (h).

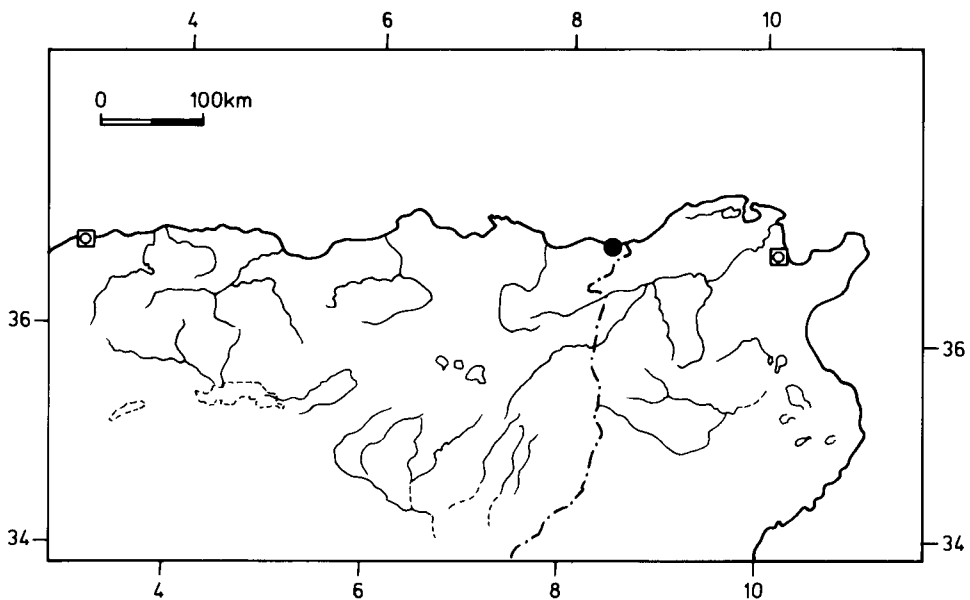


Abb. 56. Vorkommen von *Odontites purpureus* in NO-Algerien.

*purpureus* bezeichnete Sippe mit der von Salzmann aus Tanger beschriebenen *Euphrasia squarrosa* identisch ist (S-Spanien, Marokko, Algerien, Tunesien).

(2) *O. dukerleyi* wurde von Grenier und Paillot nach Pflanzen beschrieben, die ihnen von E. Dukerley aus der Gegend von Bône zugeschickt worden waren. Von diesem vor 1864 gesammelten Originalmaterial konnten keine Belege ausfindig gemacht werden. Vorhanden sind aber Belege von einer Aufsammlung, die Dukerley ein Jahr später offenbar am locus classicus gemacht hat, und die von Grenier & Paillot deutlich als Beleg der neuen Art gekennzeichnet sind. Aus dieser Aufsammlung von 1865 stammt der oben bezeichnete Neotypus.

*Annuell* und wahrscheinlich *auch ausdauernd*; *Stengel* aufrecht, 20–40(50)cm hoch, braunviolett überlaufen, unten bis 5 mm dick, wie die bis 2,5 mm dicken Zweige locker anliegend kurzhaarig oder stellenweise verkahlend (Härchen 0,1–0,3 mm lang); *Unterbau* mit 15–25 Knoten, davon die oberen 5–15 mit schräg abstehenden, bis 20(30) cm langen, oft verzweigten Seitentrieben (Abstehwinkel 30–60°). *Stengelblätter* 15–27 × 1,2–2,5 mm, lineal, 11–17× so lang wie breit, ganzrandig, am Rande mit anliegenden Kurzborsten, sonst meist kahl. *Blütenstände* frondo-brakteos, kurz- und dichtblütig, mit 8–15 Blüten, 1–2,5 cm lang (Fruchtstände bis 3 cm lang). *Hemzone* kurz oder lang, mit 3–16 Knoten; *Brakteen* lanzettlich, ganzrandig, am Rande dicht mit ca. 0,15 mm langen Borstenhärchen besetzt, sonst meist kahl, die unteren Brakteen meist deutlich länger als die gestielten Kelche, 5–8 × 1–2 mm (L:B = 3,5–5,6). *Aufblühfolge* basipetal. *Blüten* 5,5–7 mm lang, protogyn (autogam?). *Kelch* zu Beginn der Anthese 3–4 mm lang (Fruchtkelche bis 5 mm), bis auf etwa zwei Drittel der Länge geteilt (Kelchröhre 60–70% der Kelchlänge), am Rande der Zipfel und oft auf den Hauptadern mit anliegenden oder wimperig abstehenden bis 0,4 mm langen weißen Härchen, sonst ohne einfache Haare, aber vor allem auf der Unterseite und am Rande der Zipfel mit oft zahlreichen bis 0,6 mm langen Stieldrüsen (Köpfchen schlank-kegelig oder ellipsoidisch 1,6–2,5 × so lang wie breit, aus max. Zellen bestehend); *Kelchzipfel* dreieckig, alle deutlich länger als breit (L:B der oberen Zipfel: 1,1–1,6; L:B der unteren Zipfel: 1,5–2,5). *Krone* purpurrot, kahl; *Tubus* 3,5–4,3 mm lang, etwa halb so lang wie die ganze Krone und etwa gleich wie lang bis wenig länger als der Kelch; *Helm*

3,5–4,5 mm lang, meist etwas länger als die Unterlippe oder selten so lang wie diese, ausgerandet; *Unterlippe* 3,2–4,3 mm lang, bis auf etwa die Hälfte in drei Zipfeln gespalten (verwachsender basaler Teil 46–56% der Unterlippen-Länge), an den Zipfelbuchten sowie am Grunde mit 0,05–0,17 mm langen Köpfchendrüsen; Mittelzipfel spatelförmig, so lang wie breit oder wenig länger als breit (L:B = 1,0–1,15), an der Spitze meist deutlich bis 0,4 mm tief ausgerandet, so lang wie oder wenig länger als die oft etwas zugespitzten Seitenzipfel. *Staubblätter* teilweise im Helm verborgen, die oberen 1,8–2,5 mm, die unteren 3–3,8 mm lang; *Filamente* (zumindest der langen unteren Staubblätter) unten papillös (Papillen 0,02–0,05 mm lang und an der Basis 0,01–0,03 mm breit, oft etwas rückwärts gekrümmt, meist einzellig, selten zweizellig); *Antheren* gelb oder hellbraun, 1,4–1,7 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; Theken auf der ganzen Länge aufreißend, unten in eine feine, bis 0,2 mm lange Stachelspitze auslaufend; am oberen stumpfen Ende mit Spiralhaaren, im unteren Teil weißbärtig behaart (Haare bis 0,4 mm lang); Konnektiv mit vielen bis ca. 0,35 mm langen Schlauchhaaren, diese an der Spitze auffallend keulenförmig verdickt und dort bis 0,1 mm breit. *Pollenkörner*  $\pm 22,5 \times 27,5 \mu\text{m}$ . *Fruchtknoten* mit 12 Samenanlagen (Fächer 6-samig); *Griffel* bis 5 mm lang; *Kapsel* obovoid, deutlich ausgerandet, 4–4,7  $\times$  2–2,6 mm (L:B = 1,7–2,2); *Samen* 1,5–1,9  $\times$  0,6–0,9 mm (L:B = 2,1–2,8).

Verbreitung (Abb. 56): Endemit von NO-Algerien (bei La Calle = El Kala).

Standort: 400–700(?) m; Zistrosen-Zwergstrauchheiden (Cistion mediomediterraneum).

Gesehene Belege

ALGERIEN: Collines incultes aux environs de Bône, 20.10.1865, *Dukerley* (W); environs de La Calle, 1852–1853, *Coupard* (P); La Calle (Constantine), broussailles du Cap Rosa, 14.10.1916, *Sudre & Clavé* (B, BR, G, P).

### 12.29. *Odontites tributii*-Gruppe

*Annuell*; *Blätter* ganzrandig; *Aufblühfolge* akropetal; *Blüten* klein bis mittelgroß; *Kelch* mit bis 0,35 mm langen Stieldrüsen, Stieldrüsenköpfchen bei den zwei Arten sehr verschieden; *Krone* gelb, kahl (Unterlippe mit kleinen Köpfchendrüsen); *Tube* etwa halb so lang wie die Krone; *Unterlippe* bis auf über die Hälfte in drei Zipfel gespalten (Mittelzipfel 0,6–0,7 mal so lang wie die Unterlippe); *Filamente* unten papillös; *Antheren* mit drei Haartypen: *Theken* mit Spiral- und Barthaaren, *Konnektiv* mit Keulenhaaren; *Fruchtknoten* mit 8 oder 12 Samenanlagen.

### Schlüssel zu den Arten der *Odontites tributii*-Gruppe

1. Brakteen ei-lanzettlich, 1,9–3,4 $\times$  so lang wie breit, am Rande kurzborstig, sonst kahl; obere Kelchzipfel breit-dreieckig, 0,6–0,8 $\times$  so lang wie breit; Blüten 5,5–7 mm (Kelch 3,3–3,7 mm); (N-Tunesien) . . . . . *O. citrinus*
- Brakteen schmal ei-lanzettlich, 3,5–4,5 $\times$  so lang wie breit, am Rande sowie oberseits nur in der oberen Hälfte und unterseits nur auf der Mittelrippe behaart; obere Kelchzipfel dreieckig, 1–1,3 $\times$  so lang wie breit; Blüten 7–8 mm (Kelch 2,5–3 mm); (NO-Algerien) . . . . . *O. tributii*

### 12.30. *Odontites tributii* Gren. & Paill. in Billotia 1: 81. 1864 – Abb. 57.

$\equiv$  *Odontites luteus* subsp. *triboutii* (Gren. & Paill.) Quézel & Santa, Nouv. Fl. Algérie 2: 850. 1963. – Neotypus (hier ausgewählt): [Algerien], versants sud de l'Edough, près de Bône, 5.10.1865, *Tribout*, Flora exsiccata de C. Billot Nr 3673 (P!; Isonotypi: B!, JE!, G!).

= *Odontites fradini* Pomel in Bull. Soc. Climatol. Alger 11[Nouv. Mat. Fl. Atl.]: 303. 1874. – Lectotypus (hier ausgewählt): [Algerien], C. Bône, Edough, *Fradin* (MPU!; Isolectotypus: P!).

= *Odontites reboudii* Pomel in Bull. Soc. Climatol. Alger 11[Nouv. Mat. Fl. Atl.]: 303. 1874. – Holotypus: [Algerien]: Hammam des ouled Zeïd, près Soukarras, *Reboud* (MPU!).

Anmerkungen: *O. triboutii* wurde von Grenier & Paillot nach Material beschrieben, das ihnen A. Tribout aus der Gegend von Bône (= Annaba) zugeschickt hatte. Dieses Originalmaterial konnte nicht ausfindig gemacht werden, und es ist sehr zweifelhaft, ob es noch existiert. Ein Jahr nach der Publikation der neuen Art in der 'Billotia' sammelte dann Tribout offenbar am locus classicus die Sippe nochmals reichlich auf, und es sind die Individuen dieser Aufsammlung, die von Grenier & Paillot deutlich als Belege der neuen Art gekennzeichnet wurden. Aus dieser Aufsammlung von 1865 stammt der oben bezeichnete Neotypus.

Variation: *O. reboudii*, von Pomel aus der Gegend von Souk-Ahras beschrieben, unterscheidet sich geringfügig von *O. triboutii*. Von *O. reboudii* konnte jedoch nur ein einziges Exemplar untersucht werden, so daß die Variabilität der Differentialmerkmale nicht bekannt ist. Unterschiede betreffen die Zahl der Samenanlagen (*O. triboutii*: meist konstant 8, *O. reboudii*: meist 10, seltener 8 oder 12), sowie die Behaarung der Kelche (Zipfel bei *O. reboudii* länger behaart, mit mehr Drüsenhaaren, Köpfchen der Drüsenhaare schlanker). Untersuchungen an einem umfangreichen Material aus verschiedenen Populationen müßten zeigen, ob *O. reboudii* taxonomisch von *O. triboutii* abgetrennt werden kann.

*Annuelles*, 15–40 cm hohes, aufrecht wachsendes und meist reichverzweigtes Kraut. *Stengel* unten bis 3 mm dick, angedrückt kurzhaarig (Härchen 0,1–0,15 mm); *Unterbau* mit 10–22 Knoten, davon die oberen 5–13 mit schräg abstehenden, bis 20 cm langen Seitentrieben (Abstehwinkel 50–65°). *Stengelblätter* 15–30 × 0,9–2 mm, lineal, 15–22× so lang wie breit, ganzrandig, vor allem am Rande und unterseits auf dem Mittelnerv anliegend borstig behaart (Haare 0,1–0,2 mm), sonst spärlich behaart bis kahl. *Blütenstände* frondo-brakteos, während der Anthese kurz (1–2 cm lang) und dichtblütig, mit 10–20 Blüten, Fruchtsände bis 3,5 cm lang. *Hemmzone* mit 4–12 Knoten; *Brakteen* schmal-eilanzettlich, ganzrandig, am Rande und oberseits in der oberen Hälfte sowie unterseits auf dem Mittelnerv anliegend kurzhaarig, dazwischen kahl oder spärlich behaart; die unteren Brakteen deutlich länger als der gestielte Kelch, 3,8–6 × 1,1–1,7 mm (L:B = 3,5–4,5). *Aufblühfolge* akropetal. *Blüten* 7–8 mm lang, protogyn (autogam?). *Kelch* zu Beginn der Anthese 2,5–3 mm lang (Fruchtkelche bis 4,2 mm), bis auf mindestens zwei Drittel bis fast die Hälfte der Länge geteilt (Kelchröhre = 52–60% der Kelchlänge), spärlich behaart (die untere Hälfte fast kahl), auf den Hauptadern mit anliegenden kurzen, bis 0,1 mm langen Härchen, Ränder der Zipfel anliegend oder abstehend wimperig behaart (Haare bis 0,4 mm lang), vor allem unterseits auf den Hauptadern und an den Zipfelrändern mit bis 0,35 mm langen Stieldrüsen (Köpfchen fast kugelig bis kurz-kegelig, 1,1–1,3× so lang wie breit, aus max. 140 Zellen bestehend); *Kelchzipfel* dreieckig (L:B der oberen Zipfel: 1–1,3; L:B der unteren Zipfel: 1,4–1,8). *Krone* gelb, kahl (Unterlippe mit kurzen Köpfchendrüsen); *Tube* 3,2–4 mm lang, etwa halb so lang wie die ganze Krone, wenig länger als der Kelch; *Helm* 4–4,6 mm, etwas länger als die Unterlippe; *Unterlippe* 3,5–4 mm lang, bis auf über die Hälfte in drei Zipfeln gespalten (Mittelzipfel = 57–59% der Unterlippen-Länge), in den Zipfelbuchten und am Grunde mit ca. 0,05(–0,1) mm langen Köpfchendrüsen; *Mittelzipfel* herzförmig, 1,1–1,25× so lang wie breit, an der Spitze deutlich bis 0,4 mm tief ausgerandet, deutlich länger (1,2–1,5×) wie die Seitenzipfel, diese oft mit aufgesetzter dreieckförmiger Spitze. *Staubblätter* teilweise im Helm verborgen, die oberen 2,6–3 mm, die unteren 3,5–3,8 mm lang; *Filamente* in der unteren Hälfte papillös (Papillen 0,02–0,04 mm lang, an der Basis 0,02–0,03 mm breit, oft etwas rückwärts gekrümmt, einzellig); *Antheren* gelb oder hellbraun, 1,4–1,6 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; *Theken* auf der ganzen Länge aufreißend, unten in eine bis 0,15 mm lange Stachelspitze verschmälert; am oberen stumpfen Ende mit Spiralhaaren, im unteren Teil weißbärtig behaart (Haare bis 0,4 mm lang); *Konnektiv* mit vielen bis 0,35 mm langen Schlauchhaaren, diese an der Spitze keulenförmig verdickt und dort bis 0,1 mm breit. *Pollenkörner* ± 21 × 24,6 µm. *Fruchtknoten* mit 8 Samenanlagen (Fächer 4-samig); *Griffel* bis 5 mm



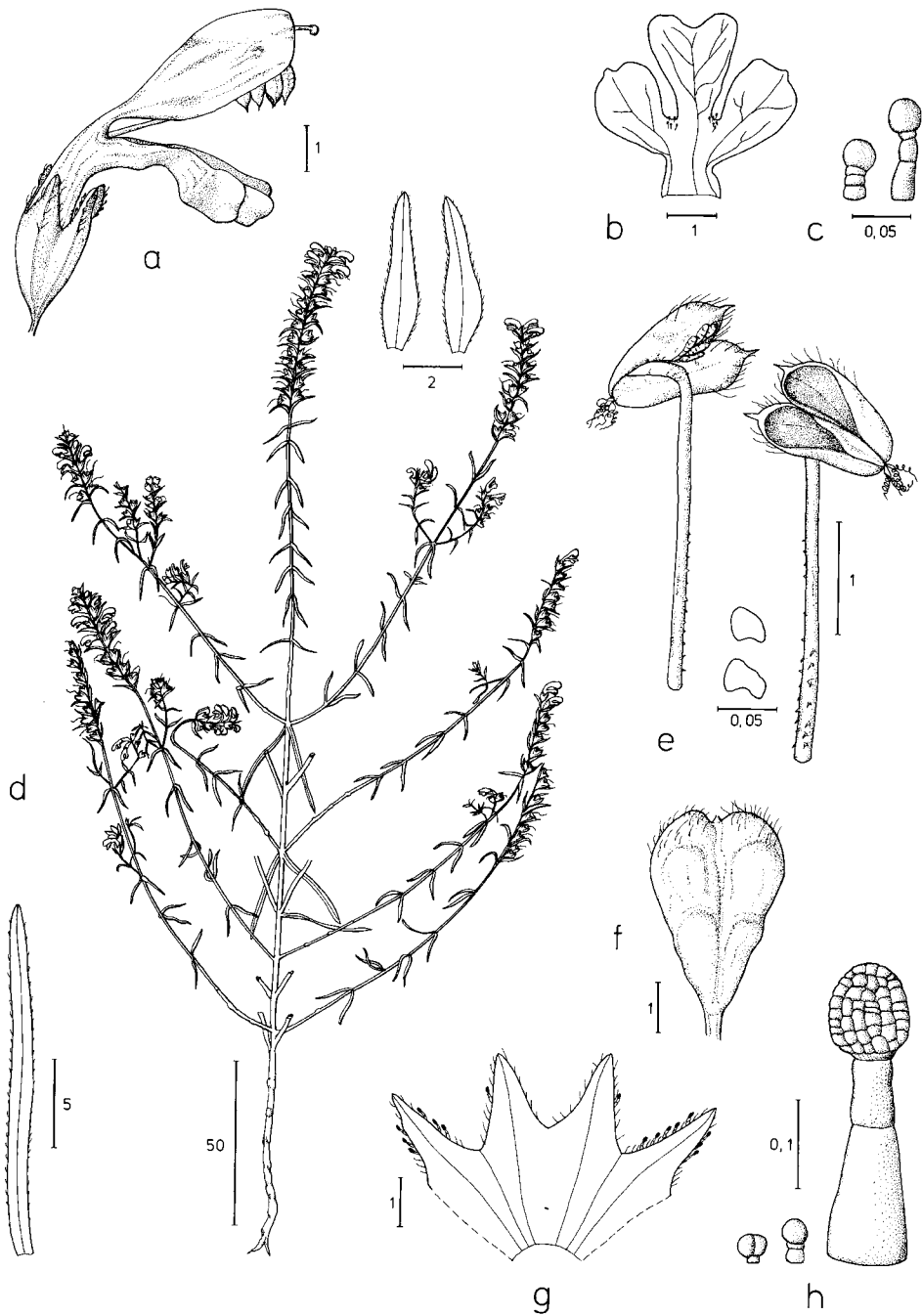


Abb. 57. *Odontites triboutii* – a: offene Blüte, b: Unterlippe mit Drüsenhärchen (c), d: Habitus mit Stengelblatt und Brakteen, e: Staubblätter mit Papillen, f: Kapsel, g: Kelch mit Kurzdrüse und Stieldrüse (h).

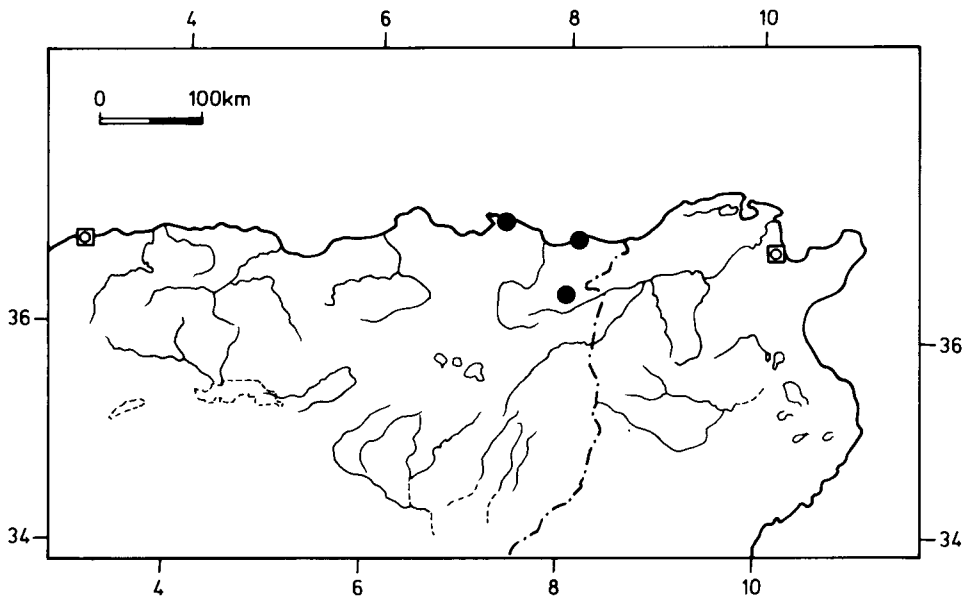


Abb. 58. Verbreitung von *Odontites triboutii* in NO-Algerien (nach Herbarbelegen).

lang; Fruchtkapsel obovoid, deutlich ausgerandet,  $3,3\text{--}4,5 \times 2,2\text{--}2,5$  mm (L:B = 1,4–1,7); Samen  $1,5\text{--}2 \times 0,5\text{--}1$  mm (L:B = 2,5–3).

Verbreitung (Abb. 58): Endemit von NO-Algerien (Küstengebirge des Edough westlich von Bône; Cap Rosa; Gegend von Souk-Ahras).

Standort: 10–800 m; Macchie (Quercetalia ilicis: Oleo-Ceratonion) und Zistrosen-Garriguen (Lavanduletalia stoechadis-Gesellschaften).

#### Gesehene Belege

ALGERIEN: Collines incultes aux environs de Bône, 20.10.1865, *Dukereley* (P); *ibid.*, Edough, 22.0.1866, *Tribout* (GOET, P); *ibid.*, sommets boisés de l'Edough, 5.10.1869, *Tribout* (P); La Calle, broussailles du Cap Rosa, 19.10.1916, *Sudre & Clavé* (G, L); *ibid.*, bois des coteaux, 12.11.1840, *Bové* (P); in montibus ad Soukarras, in provincia Cirtensi, 21.10.1857, *Letourneux* (W).

#### 12.31. *Odontites citrinus* Bolliger, **sp. nova** – Abb. 59.

Holotypus: Tunesien, Cap Blanc, 28.8.1984, *M. Erben & C. Marceno* (BERN!; Isotypus: M!).

Herba annua. Caulis erectus, ramosus, 20–60 cm altus. Folia caulina lanceolata, integra,  $15\text{--}25 \times 2,5\text{--}3,5$  mm ( $\pm 6\text{--}8$ -plo longiora quam latiora). Bractae ovato-lanceolatae, integrae, (1,9–3,4-plo longiora quam latae), margine setosae. Flores 5,5–7 mm longi. Corolla lutea. Stamina filamentis sparsim papillatis. Antherae pilis barbatis. Capsula obovoidea, usque  $4,2 \times 3,2$  mm, 1,1–1,4-plo longior quam latior, seminibus 8(–10), usque  $1,9 \times 0,8$  mm.

Annuelles, 20–40(60?) cm hohes, aufrecht wachsendes, reichverzweigtes, braunviolett überlaufenes Kraut. Stengel unten bis 4 mm dick, auf jeweils zwei gegenüberliegenden Seiten borstig behaart, dazwischen kahl (Borstenhaare abwärts gerichtet, mit breitem Basalhöcker, bis 0,5 mm

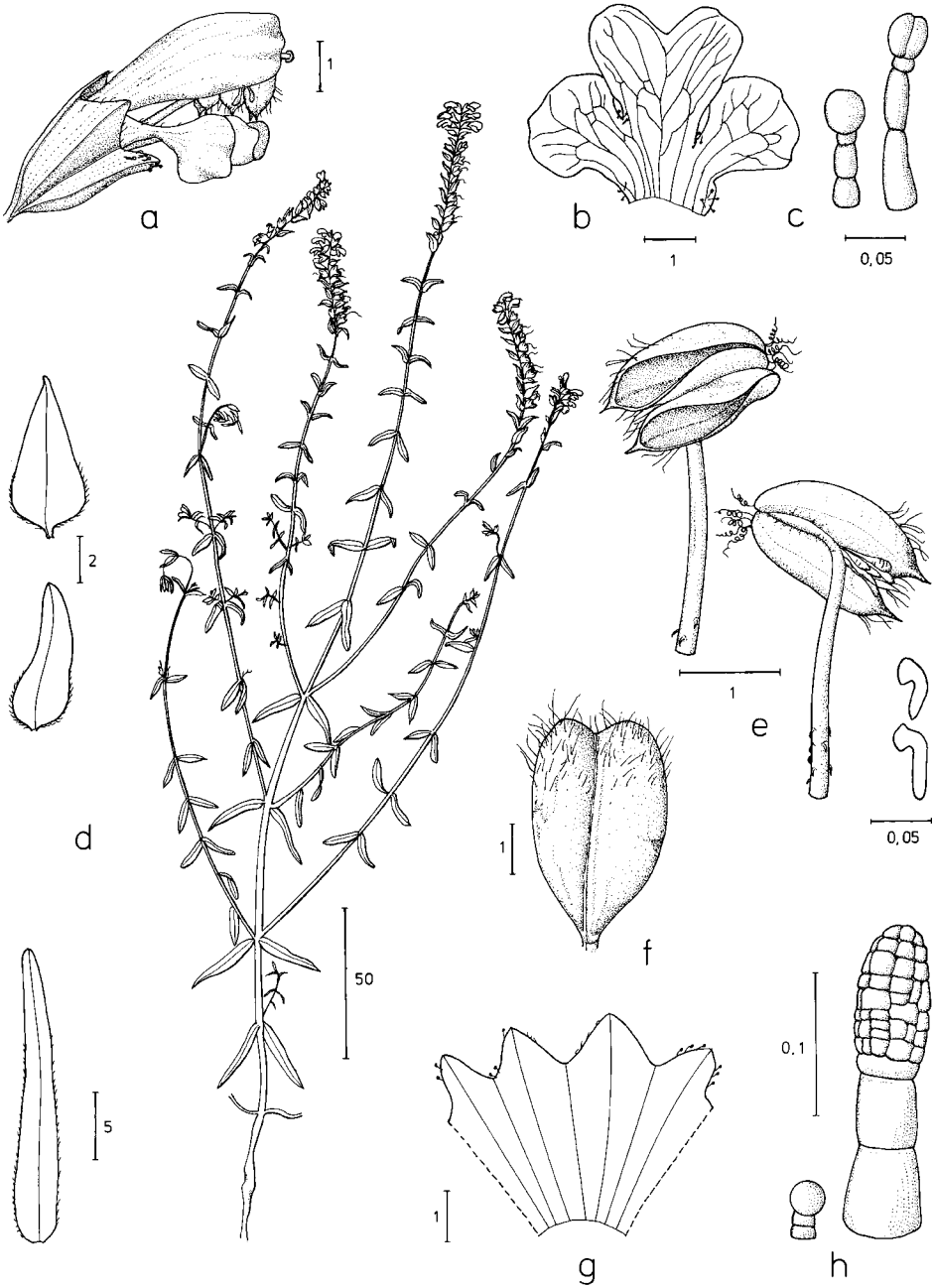


Abb. 59. *Odontites citrinus* – a: Blüte, b: Unterlippe mit Drüsenhärchen (c), d: Habitus mit Stengelblatt (u.l.) und zwei Brakteen, e: Staubblatt mit Papillen, f: Kapsel, g: Kelch mit Kurzdrüse und Stieldrüse (h).

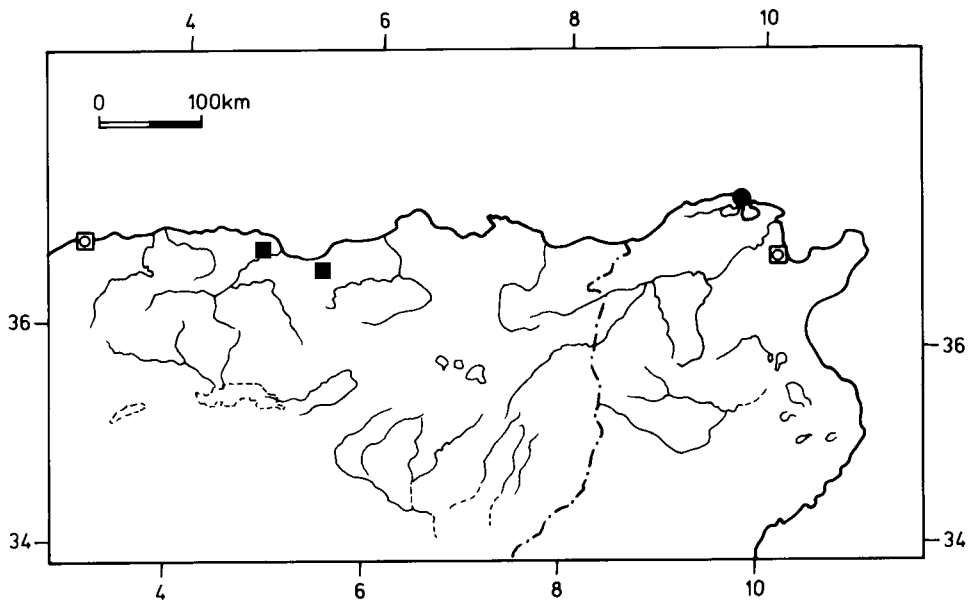


Abb. 60. Vorkommen von *Odontites citrinus* an der tunesischen Nordküste (Aufsammlung vom locus classicus am Cap Blanc) (●), und *O. violaceus* aus N-Algerien (■).

lang); *Unterbau* mit 12–25 Knoten, die oberen 7–15 mit schräg abstehenden, bis 25 cm langen Seitenästen (Abstehwinkel 30–60°). *Stengelblätter* 15–25 × 2,5–3,5 mm, lanzettlich, ± 6–8× so lang wie breit, ganzrandig, derb und steif, nur am Rande anliegend borstig behaart, sonst kahl. *Blütenstände* frondo-brakteos, mit 15–30 Blüten, 1,5–2,5 cm lang (Fruchtstände bis 4,5 cm lang). *Brakteen* ei-lanzettlich, ganzrandig, am Rande kurzborstig, sonst kahl; die unteren Brakteen meist länger als der gestielte Blütenkelch, 5,5–6,2 × 1,7–3,2 mm (L:B = 1,9–3,4). *Aufblühfolge* akropetal. *Blüten* 5,5–7 mm lang; *Kelch* zu Beginn der Anthese 3,3–3,7 mm lang (Fruchtkelche bis 4,7 mm), bis auf höchstens zwei Drittel der Länge geteilt (Kelchröhre 63–77% der Kelchlänge), größtenteils kahl, am Rande der Kelchzipfel spärlich kurzborstig sowie vor allem auf den Hauptadern der Bauchseite mit einigen bis 0,25 mm langen Stieldrüsen (Köpfchen zylindrisch, 1,6–2× so lang wie breit); *Kelchzipfel* breit-dreieckig (L:B der oberen Zipfel: 0,6–0,8; L:B der unteren Zipfel: 0,8–1,4). *Krone* hellgelb, kahl (Unterlippe mit kurzen Köpfchendrüsen); *Tube* 4–4,5 mm lang, etwa halb so lang wie die ganze Krone, deutlich länger als der Kelch; *Helm* 4–4,5 mm, wenig länger als die Unterlippe; *Unterlippe* 3,5–4,3 mm lang, bis auf über die Hälfte in drei Zipfel gespalten (Mittelzipfel = 55–67% der Unterlippen-Länge), an den Zipfelbuchten und am Grunde mit bis 0,1 mm langen Köpfchendrüsen; Mittelzipfel herzförmig (oben stark verbreitert und tief ausgerandet), breiter als lang, 0,7–0,9× so lang wie breit, deutlich länger (ca. 1,3×) wie die Seitenzipfel, diese halbkreisförmig abgerundet. *Staubblätter* teilweise im Helm verborgen, die oberen 1,6–2,4 mm, die unteren 2,8–3,3 mm lang; *Filamente* unten spärlich papillös (Papillen immer stark hakenförmig rückwärts gekrümmt, 0,04–0,07 mm lang, an der Basis ca. 0,02 mm breit); *Antheren* gelb oder hellbraun, 1,7–2 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; Theken auf der ganzen Länge aufreißend, unten in eine bis 0,15 mm lange Stachelspitze verschmälert; oberes stumpfes Ende mit Spiralhaaren, unterer Teil weißbärtig behaart (Haare bis 0,4 mm lang); *Konnektiv* mit vielen bis 0,6 mm langen, an der Spitze keulenförmig verdickten Schlauchhaaren; *Pollenkörner* 24–26 × 26–28 µm; *Fruchtknoten* mit 12 Samenanlagen (Fächer 6-samig); *Griffel* bis 7 mm lang; Fruchtkapsel obovoid, deutlich

ausgerandet, bis 4,5 mm lang,  $\pm 1,5\times$  so lang wie breit; *Samen* 1,5–1,8  $\times$  0,6–0,9 mm (L:B = 2–2,4).

Verbreitung (Abb. 60): Endemit der tunesischen Mittelmeerküste (Cap Blanc), genaue Verbreitung unbekannt.

Standort: Wenig bekannt. 10–100 m; felsige Hänge an der Küste.

**12.32. *Odontites violaceus*** Pomel in Bull. Soc. Climatol. Alger [Nouv. Mat. Fl. Atl.]: 301. 1874 – Abb. 61.

Neotypus (hier ausgewählt): [Algerien], Djurdjura, col de Tirourda, *P. Marès & R. Maire* (MPU!).

Anmerkung: Im Herbarium Pomel (MPU) ist kein Beleg vom locus classicus [Algérie, pentes nord du Tababor] vorhanden; die bisher aufgefundenen Herbarbelege von dieser Art stammen alle vom Djurdjura-Gebirge, das 120 km westlich vom locus classicus am Nordabhang des Tababor [= Dj. Babor?] liegt. Aus diesem Material wurde der Neotypus ausgewählt.

*Annuelles*, auf dem Boden ausgebreitetes Kraut mit niederliegenden, bis 20 cm langen Trieben. *Stengel* vom Grunde auf verzweigt, mit niederliegend-aufsteigenden bis 20 cm langen Seitentrieben, an der Basis bis 3 mm dick, meist anliegend oder schräg abstehend behaart (Haare starr, 0,2–0,5 mm lang, abwärts gerichtet, schräg abstehend oder stark gekrümmt und dem *Stengel* anliegend). *Stengelblätter* lineal, ganzrandig, 10–20  $\times$  0,8–1,4 mm, 12–15 $\times$  so lang wie breit, vor allem auf den wulstig verdickten Blatträndern und unterseits auf dem Mittelnerv dicht borstig behaart, sonst meist kahl (Borsten 0,15–0,3(0,5) mm lang, starr, stark vorwärts gebogen, meist hyalin, mit breitem Basalhöcker). *Blütenstände* frondo-brakteos, am Anfang kurz und dichtblütig, 1,5–2,2 cm lang, Fruchtstand bis 4 cm, mit 12–22 Blüten. *Brakteen* lanzettlich, ganzrandig, die unteren 6–10  $\times$  1,2–1,6 mm (L:B = 5–8), wie die Stengelblätter an den Rändern und unten auf dem Mittelnerv mit vorwärts gekrümmten Borstenhaaren; *Aufblühfolge* akropetal; *Blüten* 8–9,2 mm lang; *Kelch* zu Beginn der Anthese 3,3–4 mm lang, bis auf etwa zwei Drittel geteilt (Kelchröhre 57–65% der Kelchlänge), im untersten Drittel fast kahl, darüber auf den Adern sowie am Rande der Zipfel mit 0,1–0,2 mm langen vorwärts gebogenen Borstenhaaren, ohne Stieldrüsen; *Kelchzipfel* dreieckig, die oberen meist deutlich länger, aber in der Form wenig verschieden von den unteren, 1,4–1,8 mal so lang wie breit. *Krone* hellviolett, fast kahl (Unterlippe vor allem in den Zipfelbuchten mit vielen bis 0,1 mm langen Köpfchendrüsen); *Tube* 3,3–3,8 mm lang, kürzer als die halbe Krone (40–45 % der Kronen-Länge), wenig kürzer als bis gleich lang wie der Kelch; *Helm* 4,3–5,2 mm lang, wenig länger als die Unterlippe (1,1–1,2 $\times$  so lang wie diese), ausgerandet; *Unterlippe* 4–4,8 mm lang, bis auf 38% ihrer Länge in drei Zipfel gespalten (Mittelzipfel = 58–62% der Unterlippen-Länge); *Mittelzipfel* an der Spitze stark verbreitert und am Grunde keilförmig verschmälert (im Umriß trapezförmig), ca. 1,2 $\times$  so lang wie breit, an der Spitze deutlich herzförmig ausgerandet (Ausrandung bis 0,6 mm), wenig länger als die Seitenzipfel, diese 1,5–1,8 $\times$  so lang wie breit, deutlich ausgerandet. *Staubblätter* teilweise in der Oberlippe eingeschlossen, die oberen 3–3,5 mm, die unteren 3,7–4,5 mm lang; *Filamente* kahl; *Antheren* violett überlaufen, 1,3–1,5 mm lang, im rechten Winkel zum Filament stehend; *Theken* auf der ganzen Länge aufreißend, unten mit kurzer, ca. 0,1 mm langer Stachelspitze, am oberen stumpfen Ende mit Spiralhaaren, sonst kahl. *Pollenkörner*  $\pm 21,5 \times 24,6$   $\mu\text{m}$ . *Fruchtknoten* mit 8 Samenanlagen (Fächer 4-samig); *Griffel* bis 10 mm lang; *Fruchtkapsel* obovoid, an der Spitze deutlich ausgerandet, 3,2–4,3  $\times$  2–2,5 mm (L:B = 2,5–3,2).

Verbreitung (Abb. 60): Endemit von N-Algerien (Kabylei: Djurdjura-Gebirge und Dj. Babor). Genaue Verbreitung unbekannt.

Standort: Ca. 1400–1750 m. Nichts bekannt.

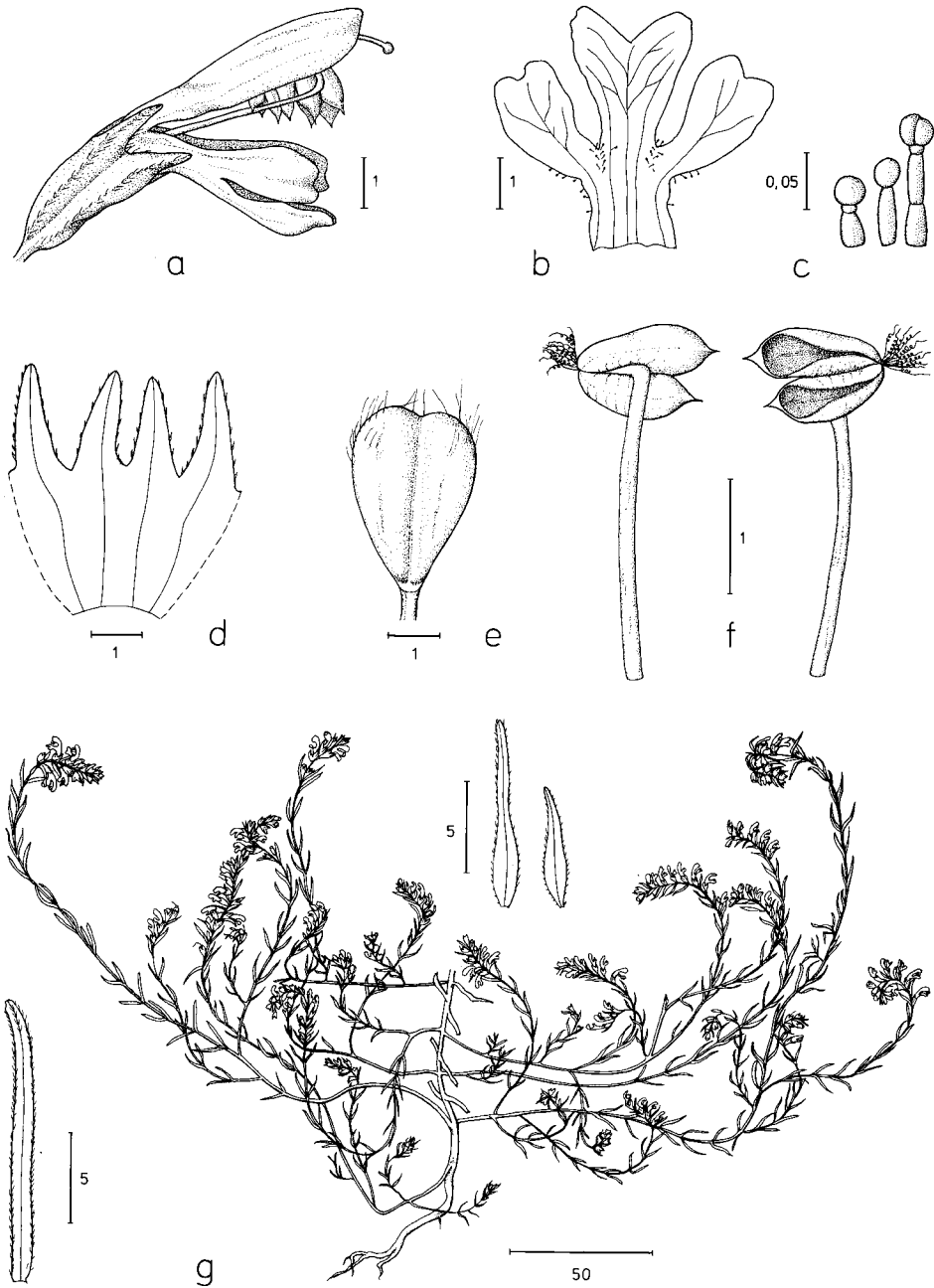


Abb. 61. *Odontites violaceus* – a: Blüte, b: Unterlippe mit Drüsenhärrchen (c), d: Kelch, e: Kapsel, f: Staubblatt, g: Habitus mit Stengelblatt (links) und zwei Brakteen.

## Danksagungen

Die vorliegende Arbeit verdankt ihre Entstehung zu einem großen Teil der Unterstützung vieler Fachkollegen und Institutionen. Die Sammelreisen nach Frankreich, Spanien und Marokko wurden finanziell gefördert von der Berner Hochschulstiftung (Wander-Stiftung), von der Schweizerischen Akademie der Wissenschaften und von der Universität Bern.

Die wohl aufwendigste Arbeit leistete Frau Margrit Kummer, die mit viel Begeisterung und fachlichem Können meine Bleistiftzeichnungen in kunstvolle Bildtafeln verwandelte. Ihr bin ich zu besonderem Dank verpflichtet.

Zahlreiche Herbarien (B, BAS, BCC, BCF, BM, BR, C, FI, G, GE, GOET, ISTE, JACA, JE, K, L, LISE, LISU, LY, M, MA, MAF, MPU, NICE, P, RAB, RO, SEV, STR, TL, VER, VF, W, WU, Z) liehen mir für längere Zeit ihre *Odontites*-Belege aus, wofür ich den betreffenden Kuratoren großen Dank schulde.

Herzlich danke ich meiner Frau Regina, die auf den Reisen beim Herbarisieren kräftig mithalf und auch an der biometrischen Auswertung mitarbeitete.

Großen Dank schulde ich auch allen Fachkollegen, welche in ihren Heimatgebieten Pflanzen aufsammelten oder mich auf wichtige Fundorte hinwiesen: Manuel Laínz (Gijón), André Terrisse (Angoulême), Rémy Daunas (Royan), Dr. Ernst Vitek (Wien), Dr. Matthias Erben (München), Pedro Montserrat (Jaca), Maria I. Saraiva da Costa (Oeiras), Dr. Cosimo Marceno (Palermo), Yves Baron (St. Benoît) und Christian Lahondère (Royan).

Dr. Daniel Moser (Bern) unterstützte mich als Begleiter auf einer Marokko-Exkursion.

Dr. W. Gutermann (Wien) verdanke ich viele kritische Bemerkungen und Korrekturen zur Taxonomie und Nomenklatur der *O. vernus*-Gruppe. Für möglicherweise verbliebene Fehler trägt er jedoch keine Verantwortung.

Bei der Untersuchung von Mikro-Merkmalen durfte ich die Hilfe von Kollegen in Anspruch nehmen. Ich danke Frau Dr. Lucia Wick für die REM-Aufnahmen der Pollenkörner (Abb. 4) sowie Prof. Fritz Schweingruber (Birmensdorf) für die Untersuchung und Beschreibung des *Odontites*-Holzes (Abb. 2).

Nicht zuletzt möchte ich Herrn Prof. Dr. Gerhard Lang danken, dem langjährigen Direktor des Geobotanischen Instituts der Universität Bern. Er unterstützte meine Arbeit für diese systematische Monographie, was angesichts der vegetationsgeschichtlichen Ausrichtung seines eigenen Arbeitsgebietes nicht selbstverständlich war.

## Index der Taxa

Anerkannte Namen in Normalschrift, **neue Namen fett**, *Synonyme kursiv*.

- Bartsia lanceolata* Reichenb. fil., 101
- *odontites* (L.) Hudson, 109
- — var. *simplex* (Hartm.) Wahlb., 107
- *scordifolia* (Reichenb.) Steud., 81
- Bartsiella** Bolliger, 76
- **rameauana** (Emb.) Bolliger, 76
- Bornmuellerantha* Rothm., 61
- *aucheri* (Boiss.) Rothm., 61
- Euphrasia bocconii* Guss., 132
- *corsica* Loisel., 86
- *divergens* Jordan, 110
- *glutinosa* M. Bieb., 69
- *holliana* Lowe, 81
- *jaubertiana* Boreau, 115
- *jaubertiana* var. *chrysantha* Boreau, 115

- *kaliformis* Willd., 117
- *lanceolata* Gaudin, 101
- *linifolia* L., 100
- *litoralis* (Fr.) Karsten, 107
- *longiflora* Vahl, 64
- *lutea* L., 100
- *odontites* L., 109
- — var. *angustifolia* Coss. & Germ., 109
- — var. *litoralis* Fr., 107
- — var. *serotina* Franch., 110
- *purpurea* Desf., 151
- *pyrenaea* Bubani, 125
- *rigidifolia* Biv., 83
- *serotina* Lam., 109
- — var. *sicula* Guss., 113
- *squarrosa* Salzm. ex Reichenb, 148
- *tenuifolia* Pers., 72
- *verna* Bellardi, 107
- *virgata* Link, 72
- *viscosa* L., 89
- Lasiopera bocconii* (Guss.) K. Presl, 132
- *rigidifolia* (Biv.) K. Presl, 83
- *tenuifolia* (Pers.) Hoffmanns. & Link, 72
- Macrosyringion Rothm., 64
- *glutinsum* (Bieb.) Rothm., 69
- *longiflorum* (Vahl) Rothm., 64
- Odontitella Rothm., 26
- *virgata* (Link) Rothm., 72
- — subsp. *albarracinensis* (Pau) Láinz, 72
- Odontites Ludw., 79
- *albarracinensis* Pau, 72
- *albidula* Mabilie, 86
- *aragonensis* Willk., 72
- *aucheri* Boiss., 61
- *bocconii* (Guss.) Walp., 132
- *brevifolius* H. Lindb., 107
- *broussei* Sennen, 121
- *cebennensis* Coste & Soulié, 121
- *ceretanicus* Sennen, 107
- *chrysanthus* (Boreau) Boreau, 115
- *ciliatus* Pomel, 147
- *citardae* Tod. ex Caruel, 83
- **citrinus** Bolliger, 157
- *corsicus* (Loisel.) G. Don., 86
- *creticus* Boiss., 133
- *cyprius* Boiss., 135
- *discolor* Pomel, 144
- — subsp. **ciliatus** (Pomel) Bolliger, 147
- — subsp. *discolor*, 147
- *duffourii* Sennen, 121
- *dukerleyi* Gren. & Paill., 151
- *eliassenenii* Pau, 117



- *foliosus* Pérez Lara, 151
- *fradini* Pomel, 154
- *glutinosus* (M. Bieb.) Benth., 69
- — f. *pilatianus* (Ronniger & Rohlena) E. Mayer, 70
- *gonzali* Sennen, 121
- *granatensis* Boiss., 99
- *himalayicus* Pennell, 113
- *hispanicus* Boiss. & Reut., 96
- **hispidulus** (Boiss.) Bolliger, 104
- *hollianus* (Lowe) Benth., 81
- *hydrophilis* Sennen, 110
- *ixodes* Boiss., 70
- *jaubertianus* (Boreau) D. Dietr., 115
- *kaliformis* (Willd.) Pau, 117
- *lanceolatus* (Gaudin) Reichenb., 101
- — subsp. *lanceolatus*, 101
- — subsp. *olotensis* (Pau ex Cadevall) O. Bolòs & Vigo, 121
- — subsp. *provincialis*, 104
- — var. *olotensis* Pau ex Cadevall, 121
- *lapiei* Batt., 142
- *leptocheilos* Sennen, 110
- *linkii* Heldr. & Sart. ex Boiss., 133
- — subsp. *creticus* (Boiss.), 133
- — subsp. **cyprius** (Boiss.) Bolliger, 135
- — subsp. *linkii*, 133
- *litoralis* (Fr.) Fr., 107
- — subsp. *fennicus* Markl., 109
- — subsp. *litoralis*, 109
- — — var. *balticus* Eklund, 107
- *longiflorus* (Vahl) Webb, 64
- — var. *lateritius* Charpin & Fern. Casas, 65
- — var. *roseus* Segura, 64
- *longifolius* Corb., 110
- *luteus* (L.) Clairv., 100
- — subsp. *linifolius* (L.) Rothm., 100
- — subsp. *triboutii* (Gren. & Pail.) Quézel & Santa, 154
- — var. *hispidulus* Boiss., 104
- **maroccanus** Bolliger, 135
- *mesatlanticus* Emb. & Maire, 111
- *odontites* (L.) Wettst., 110
- — subsp. *serotinus* Wettst., 110
- — subsp. *vernus* (Bellardi) Wettst., 107
- *pellegrini* Sennen, 110
- *pilatianus* Ronniger & Rohlena, 70
- *powellii* Maire, 138
- — f. *flavicaulis* Sauvage, 140
- — f. *rubricaulis* Sauvage, 140
- *pseudo-granatensis* Quézel, 76
- *puigi* Sennen, 110
- *purpureus* (Desf.) G. Don, 151
- *pyrenaicus* (Bubani) Rothm., 124
- — subsp. *abilianus* Monts., 128

- — subsp. *pyrenaicus*, 126
- *rameauanus* Emb., 76
- *reboudii* Pomel, 154
- *recordoni* Burnat & Barbey, 117
- *rigidifolius* (Biv.) Benth., 83
- *rotundatus* Ball., 110
- *ruber* Gilib., 109
- *ruber* Pers. ex Besser, 109
- — subsp. *fennicus* (Markl.) Á. Löve & D. Löve, 109
- — subsp. *litoralis* (Fr.) Hyl., 107
- — — var. *fennicus* (Markl.) Hartl, 109
- — subsp. *pumilus* (Nordstedt) U. Schneider, 110
- — subsp. *rothmaleri* U. Schneider, 110
- — subsp. *vernus* (Bellardi) Vollmann, 107
- — var. *serotinus* Coss. & Germ., 110
- *salinus* (Kotov) Kotov, 110
- *serotinus* (Lam.) Dumort., 109
- — f. *pumilus* Nordstedt, 110
- — subsp. *litoralis* (Fr.) Hayek, 107
- — subsp. *vernus* (Bellardi) Hayek, 107
- — var. *canescens* Reichenb., 110
- — var. *salinus* Kotov, 110
- *siculus* (Guss.) Tod. ex Lojak., 113
- *simplex* (Hartm.) Krok, 107
- **squarrosus** (Salzm. ex Reichenb.) Bolliger, 148
- — subsp. **foliosus** (Pérez Lara) Bolliger, 151
- — subsp. *squarrosus*, 150
- *tenuifolius* (Pers.) G. Don, 72
- — subsp. *albarracinensis* (Pau) Láinz, 72
- — var. *aragonensis* (Willk.) Pau, 72
- — var. *australis* Benth., 72
- *triboutii* Gren. & Paill., 154
- *vernus* (Bellardi) Dumort., 107
- — subsp. *litoralis* (Fr.) Nyman, 107
- — subsp. *pumilus* (Nordstedt) A. Pedersen, 110
- — subsp. *serotinus* Corb., 110
- — subsp. *siculus* (Guss.) Sell, 113
- *violaceus* Pomel, 160
- — var. *brevifolius* Emb. & Maire, 135
- *virgatus* Lange, 110
- *virgatus* (Link) Samp., 72
- *viscosus* (L.) Clairv., 89
- — subsp. *asturicus* M. Láinz, 96
- — subsp. *australis* (Boiss.) Jahand. & Maire, 96
- — subsp. *eriopodus* Litard. & Maire, 98
- — subsp. *granatensis* (Boiss.) Bolliger, 99
- — subsp. **lusitanicus** Bolliger, 97
- — subsp. *oscensis* Monts., 89
- — subsp. *viscosus*, 91
- — var. *australis* Boiss., 96
- *vulcanicus* Bolliger, 140
- *vulgaris* Moench, 109

- — subsp. *calcicola* (Schur) Soó, 110
- — subsp. *canescens* (Reichenb.) Soó, 110
- — subsp. **himalayicus** (Pennell) Bolliger, 113
- — subsp. **mesatlanticus** (Emb. & Maire) Bolliger, 111
- — subsp. *rigidus* (Griseb.) Soó, 110
- — subsp. *salinus* (Kotov) Tzvelev, 110
- — subsp. **siculus** (Guss.) Bolliger, 113
- — subsp. *vulgaris*, 111
- Orphantha lutea* (L.) A. Kern. ex Wettst., 100
- Orphanthella lutea* (L.) Rauschert, 100
- Trixago scordifolia* Reichenb., 81

## Zitierte Literatur

- Arrigoni, P. V. 1979: Le piante endemiche della Sardegna. – Sassari.
- Barker, W. R. 1982: Taxonomic studies in *Euphrasia* L. (*Scrophulariaceae*). A revised infrageneric classification, and a revision of the genus in Australia. – J. Adelaide Bot. Gard. **5**.
- Beauverd, G. 1911: Plantes nouvelles ou critiques de la flore du bassin supérieur du Rhône. – Bull. Soc. Bot. Genève **3**: 297–339.
- Bergmeier, E. & Matthäs, U. 1995: Additions to the flora of W Crete. – Willdenowia **25**: 81–98.
- Binz, A. & Becherer, A. 1976: Schul- und Exkursionsflora für die Schweiz. – Basel.
- Bolliger, M. 1985: Die Drüsenhaare der Gattung *Odontites* Ludwig (*Scrophulariaceae*) und ihre systematische Bedeutung. – Bot. Jahrb. Syst. **107**: 153–175.
- 1989: *Odontites lanceolata* (Gaudin) Reichenbach – ein formenreicher Endemit der Westalpen. – Bot. Jahrb. Syst. **111**: 1–28.
- 1993: Systematik und Chorologie der Gattung *Odontites* Ludwig s.l. (*Scrophulariaceae*). – Flora **188**: 345–365.
- & Molau, U. 1992: *Nothobartsia*, a new genus of *Scrophulariaceae* from southwest Europe. – Pl. Syst. Evol. **179**: 59–71.
- & Wick, L. 1990: The pollen morphology of *Odontites* (*Scrophulariaceae*) and its taxonomic significance. – Pl. Syst. Evol. **173**: 159–178.
- , Bolliger, R. & Heubl, G. 1992: Geographische Rassen von *Odontites viscosus* (L.) Clairv. – Flora **186**: 195–223.
- , Terrisse, J. & Heubl, G. 1990: On the allopolyploid origin and the distribution of *Odontites jaubertianus* (Bor.) D. Dietr. – Bot. Jahrb. Syst. **112**: 1–27.
- Borg, S. J. T. 1985: Population biology and habitat relations of some hemiparasitic *Scrophulariaceae*. – Pp. 463–487 in: Lieth, H., Handbook of Vegetation Science **3**. – Dordrecht, etc.
- Dandy, J. E. 1967: Index of generic names of vascular plants 1753–1774. – Regnum Veg. **51**.
- De Montmollin, B. 1984: Etude cytotaxonomique de la flore de la Crète. II. Nombres chromosomiques. – Bot. Helv. **94**: 261–267.
- Goldblatt, P. (ed.) 1981, 1984, 1985, 1988: Index to plant chromosome numbers 1975–78, 1979–81, 1982–83, 1984–85. – Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. **5**, **8**, **13**, **23**.
- Govier, R. N. 1966: The inter-relationship of the hemiparasites and their hosts, with special reference to *Odontites vernus* (Bell.) Dum. – Ph. D. thesis, University of Wales.
- , Nelson, M. D. & Pate, J. S. 1967: Hemiparasitic nutrition in angiosperms. I. The transfer of organic compounds from host to *Odontites vernus* (Bell.) Dum. (*Scrophulariaceae*). – New Phytol. **66**: 285–297.
- , Brown, J. G. S. & Pate, J. S. 1968: Hemiparasitic nutrition in angiosperms. II. Root haustoria and leaf glands of *Odontites vernus* (Bell.) Dum. and their relevance to the absorptions of solutes from the host. – New Phytol. **67**: 963–972.
- Greilhuber, J. 1971: Chromosomenzahlen von *Verbascum austriacum*, *V. lanatum* und einigen

- Rhinanthoideen (*Scrophulariaceae*). – Mitt. Bot. Arbeitsgem. Oberösterreich.-Landesmus. Linz **3**: 31–35.
- Greuter, W. 1973: Additions to the flora of Crete, 1938–1972. – Ann. Mus. Goulandris **1**: 15–83.
- , Barbie, F. R., Burdet, H. M., Chaloner, W. G., Demoulin, V., Hawksworth, D. L., Jørgensen, Nicolson, D. H., Silva, P. C., Trehane, P., McNeill, J. 1994: International code of botanic nomenclature (Tokyo Code). – Regnum Veg. **131**.
- Hartl, D. 1956: Die Stellung von *Lindenbergia* Lehmann im System der Scrophulariaceen. – Beitr. Biol. Pflanzen **23**: 265–277.
- 1967: Interkalarblätter bei *Pedicularis* L. – Österr. Bot. Z. **114**: 119–124.
- 1972: *Odontites*. – Pp. 321–335 in: Hegi, G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa, ed. 2, **6(1)**, Lief. **5**. – München.
- Heinricher, E. 1902: Die grünen Halbschmarotzer. IV. Nachträge zu *Euphrasia*, *Odontites* und *Alectorolophus*. – Jahrb. Wiss. Bot. **37**: 264–337.
- Holmgren, P. K., Holmgren, H. N. & Barnett, L. C. 1990: Index herbariorum 1. The herbaria of the world, ed. 8. – Regnum Veg. **120**.
- Hulten, E. 1976: The total range of *Euphrasia*. – Bot. Not. **128**: 357–364.
- Jäger, E. 1971: Die pflanzengeografische Stellung der “Steppen” der Iberischen Halbinsel. – Flora **160**: 217–256.
- Kerner, A. 1888: Über die Bestäubungseinrichtungen der Euphrasien. – Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien **38**: 563–566.
- Laínz, M. 1976: Aportaciones al conocimiento de la flora cantabroastur XI. – Supl. Ci. Bol. Inst. Estud. Asturianos **22**: 3–44.
- Linné, C. 1753: Species plantarum. – Stockholm; facsimile reprint 1959, London.
- Mayer, E. 1972: Notulae ad floram Jugoslaviae. V. Conspectus generis *Odontites* Ludw. – Glasn. Prir. Muz. Beogradu, Ser. B, Biol. Nauke **4**: 5–14.
- Melchior, H. 1964: Tubiflorae. – Pp. 424–471 in: Engler, A. Syllabus der Pflanzenfamilien, ed. 12, **2**. – Berlin.
- Molau, U. 1990: The genus *Bartsia* (*Scrophulariaceae* – *Rhinanthoideae*). – Opera Bot. **102**.
- Murin, A. & Feráková, V. 1981: Caryological study of Slovakian flora III. – Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae, Bot. **28**: 59–62.
- Pignatti, S. 1982: Flora d'Italia **2**. – Roma.
- Quézel, P. 1953: Contributions à la flore du J. Bou Naceur. – Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N., **44**: 255–263.
- 1957: Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord. – Encycl. Biogéogr. Ecol. **10**.
- & Santa, S. 1963: Nouvelle flore de l'Algérie **2**. – Paris.
- Raus, Th. 1990: Die Flora von Armathia und der Kleininseln um Kasos (Dodekanes, Griechenland). – Bot. Chron. **9**: 19–39.
- Rauschert, S. 1974a: Zur Frage der Validisierung prälinnäischen Gattungsnamen. – Taxon **23**: 666–672.
- 1974b: Proposals on Art. 64, Rec. 75 A and App. II. – Taxon **23**: 672–73.
- 1983: Zur Nomenklatur der Farn- und Blütenpflanzen aus dem Gebiet der DDR und BRD (VIII). – Feddes Repert. **94**: 289–302.
- Rothmaler, W. 1943: Die Aufspaltung von *Odontites* Hall. ex Zinn. – Mitth. Thüring. Bot. Vereins, ser. 2, **50**: 224–230.
- Rottgardt, K. 1956: Morphologische, cytologische und physiologische Untersuchungen von Ökotypen in Schleswig-Holstein. – Beitr. Biol. Pflanzen **32**: 225–278.
- Schinz, H. & Keller, R. 1923: Flora der Schweiz. – Zürich.
- Schneider, U. 1964: Die Sippen der Gattung *Odontites* in Norddeutschland. – Feddes Repert. **69**: 180–195.
- Séguier, J. F. 1745: Plantae veronenses seu stirpium quae in agro Veronensi reperiuntur methodica synopsis. – Veronae.

- 1754: Plantarum quae in agro Veronensi reperiuntur supplementum seu volumen tertium. — Veronae.
- Sell, P. D. 1967: *Odontites verna*. — Pp. 301–303 in: Sell, P. D. (ed.), Taxonomic and nomenclatural notes on the British flora. — *Watsonia* **6**: 292–318.
- Šmidt, V. M. 1962: Biometričeskoe issledovanie sistematičeskich otnošenij vidov i form *Odontites* Zinn severo-sapada SSSR. — *Vestn. Leningradsk. Univ., Ser. Biol.* **1962(1)**: 32–44.
- Snogerup, B. 1977: Chromosome numbers of Scandinavian *Odontites* species. — *Bot. Not.* **130**: 121–124.
- 1982a: Host influence on northwest European taxa of *Odontites* (*Scrophulariaceae*). — *Ann. Bot. Fenn.* **19**: 17–30.
- 1982b: *Odontites litoralis* Fries subsp. *litoralis* in the British Isles. — *Watsonia* **14**: 35–39.
- 1983: Northwest European taxa of *Odontites* (*Scrophulariaceae*). — *Acta Bot. Fennica* **124**.
- Sorsa, V. 1962, 1963: Chromosomenzahlen finnischer Kormophyten I–II. — *Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A IV Biol.* **58**: 1–14, **68**: 1–14.
- Stafleu, F. A. & Cowan, R. S. 1983, 1985: Taxonomic literature 4, 5. — *Regnum Veg.* **110**, **112**.
- Webb, D. A. & Camarasa, J. M. 1972: *Odontites* Ludw. — Pp. 266–269 in: Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A., Moore, D. M., Valentine, D. H., Walters, S. M. & Webb, D. A. (ed.), *Flora europaea* **3**. — Cambridge, etc.
- Weber, H. C. 1976: Über Wirtspflanzen und Parasitismus einiger mitteleuropäischer *Rhinanthoideae* (*Scrophulariaceae*). — *Pl. Syst. Evol.* **125**: 97–107.
- 1980: Zur Evolution des Parasitismus bei den *Scrophulariaceae* und *Orobanchaceae*. — *Pl. Syst. Evol.* **136**: 217–232.
- 1993: Parasitismus von Blütenpflanzen. — Darmstadt.
- Wilkins, D. A. 1963: Plasticity and establishment in *Euphrasia*. — *Ann. Bot. (Oxford)* **27**: 533–552.
- Witsch, H. 1932: Chromosomenstudien an mitteleuropäischen Rhinantheen. — *Österr. Bot. Z.* **81**: 108–141.

Anschrift des Verfassers:

PD Dr. Markus Bolliger, Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (BUWAL), CH–3003 Bern, Schweiz.