©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Ann. Naturhist. Mus. Wien	98 B Suppl.	127 - 147	Wien, Dezember 1996

Carlina - Cousinia, Versuch einer ökogeographischen Vergleichung zweier Distelgattungen

H. Meusel* & A. Kästner**

Abstract

The two thistleplants *Carlina* and *Cousinia* are compared with special regard to ecogeographically relevant characters, especially areal types and growth forms. *Carlina* is a Mediterranean - Middle European genus containing evergreen dwarf trees in a subtropical influenced vegetation on the Canarian and South-East Aegean Islands, winter-(summer-)green annuals and pleiocormic perennials in Circummediterranean areas, and summergreen semi-rosette and rosette plants in Mediterranean mountains as well as in the temperate zone from the Atlantic coast to Sibiria. The different species have evolved by wide spreading out of evolution centres in the surroundings of Tethys basin caused by climatic changes during Tertiary period. Quite to the contrary the evolution of *Cousinia* is totally restricted to the Oriental-Turanic region with an intensive diversification within small areas in the mountains. In the regions of winterrainfall the two genera are developed side by side, but *Carlina* is bound to semihumid western and *Cousinia* to arid and semiarid eastern areas.

Key words: *Carlina, Cousinia*; ecological differentiation, evolution.

Kurzfassung

Die zwei Gattungen *Carlina* und *Cousinia* werden in bezug auf die ökogeographische Differenzierung, die Verbreitung und die Wuchsformenbildung miteinander verglichen. Während *Carlina* eine weite ökogeographische Amplitude innerhalb ihres mediterran-mitteleuropäischen Verbreitungsgebietes - mit einer Art sogar bis Sibirien - aufweist, ist die Gattung *Cousinia* ausschließlich in der Orientalisch-Turanischen Region verbreitet. Das Wuchsformenspektrum bei *Carlina* umfaßt immergrüne Zwergbäumchen, winter-(sommer-)grüne Annuelle und Pleiokormstauden, sowie sommergrüne Pleiokorm-Rosettenstauden und hapaxanthe Halbrosettenpflanzen, deren Entstehung aus dem zeitlichen Wechsel der Klimate seit dem Spättertiär zu verstehen ist. Dagegen ist in der artenreichen Gattung *Cousinia* nur bei zwei Arten (*C. stocksii* und *C. deserti*) ein halbstrauch-artiger Wuchs zu beobachten. Auffallend ist die große Zahl an hapaxanthen (bienne und wenige einjährige) Sippen. Zum genaueren Verständnis der Wuchsformenbildung und Sippendifferenzierung fehlen bei *Cousinia* aber noch ausreichende Beobachtungen am natürlichen Standort. Die ökogeographische Differenzierung von *Cousinia* zeigt sich auch in einer überwältigenden Vielfalt der Blattformen mit einfachen unbedornten bis zu intensiv verdornten, fiederteiligen oder -lappigen Blattfolgen. Die Analyse zeigt, daß bei *Cousinia* die raum-zeitliche Entfaltung innerhalb enger Gebirgsräume anders verlaufen ist als bei der über weite Regionen verbreiteten Gattung *Carlina*.

Einleitung

Ausgehend von den Bemühungen, die Formenfaltigkeit (Biodiversität) der Pflanzen vielseitig zu erfassen, haben wir versucht, in einer Monographie der Gattung *Carlina*

* Prof. Dr. Hermann Meusel, WB Geobotanik, Martin-Luther-Univ., Neuwerk 21, D-06108 Halle/Saale, Deutschland

** Prof. Dr. Arndt Kästner, Inst. f. landwirtschaftliche Forschung, Merseburger Straße 41, D-06112, Halle/Saale, Deutschland.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

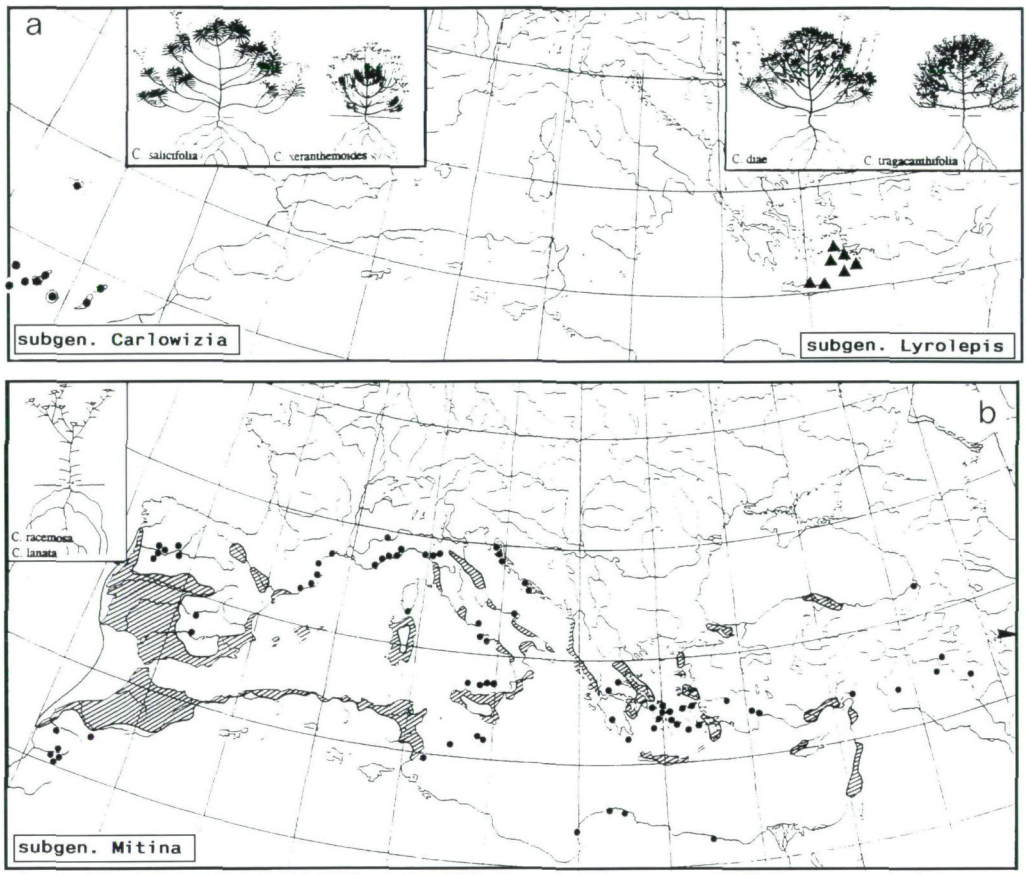
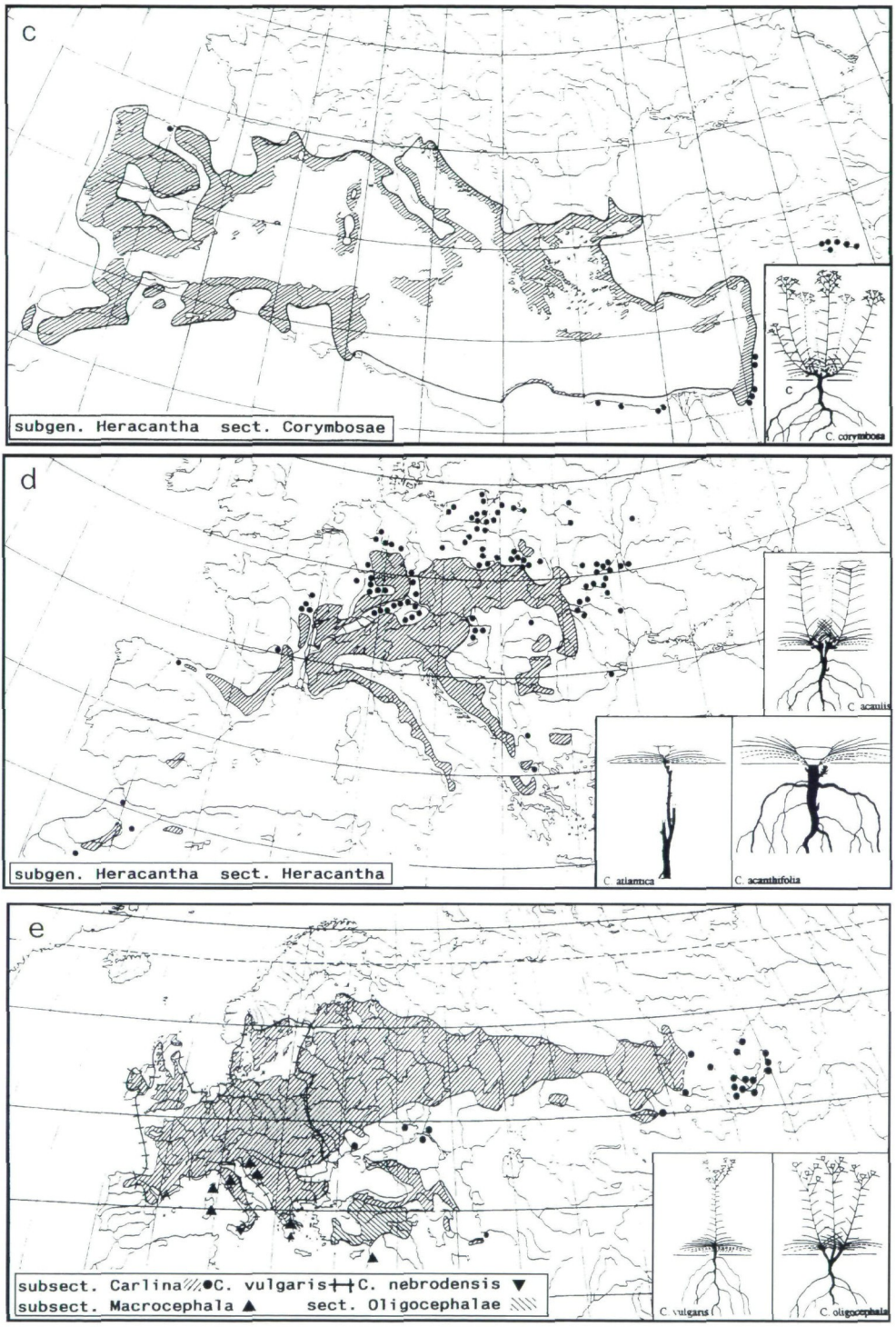


Abb. 1: Verbreitung und Wuchsformschemata der Untergattungen von *Carlina* (nach MEUSEL & KÄSTNER 1994). Die Arealdifferenzierung entspricht (a) einer Erhaltung ursprünglicher Sippen in zwei Reliktzentren, (b, c) der Ausbreitung von Füllsippen in den zirkummediterranen Raum, und (d, e) dem Vorrücken in die submediterranen Gebirge und nach Mitteleuropa. Als jüngstes Glied ist die wahrscheinlich im Pleistozän ausgegliederte *C. biebersteinii* (e) zu betrachten, mit der die mediterran-mitteleuropäische Gattung östlich bis zum Baikal vordringt.

(MEUSEL & KÄSTNER 1990, 1994) auch ökogeographisch relevante Merkmale zu berücksichtigen. K.H. Rechinger hat nicht nur die zum Verständnis der Lebensgeschichte von *Carlina* bedeutsame *C. diae* (syn. *Lyrolepis diae*) entdeckt, sondern war als weitsichtiger Biologe auch immer interessiert, unsere für den "reinen Taxonomen" etwas ungewöhnlichen ökogeographischen Untersuchungen verständnisvoll zu begleiten.

Im folgenden möchten wir versuchen, auf Grund unserer Erfahrungen mit der nur 28 Arten umfassenden Gattung *Carlina* einige Hinweise zum Verständnis "seiner" sicherlich mehr als 600 Arten einschließenden Gattung *Cousinia* aus der Sicht einer ersten ökogeographischen Analyse zu geben.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at



©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

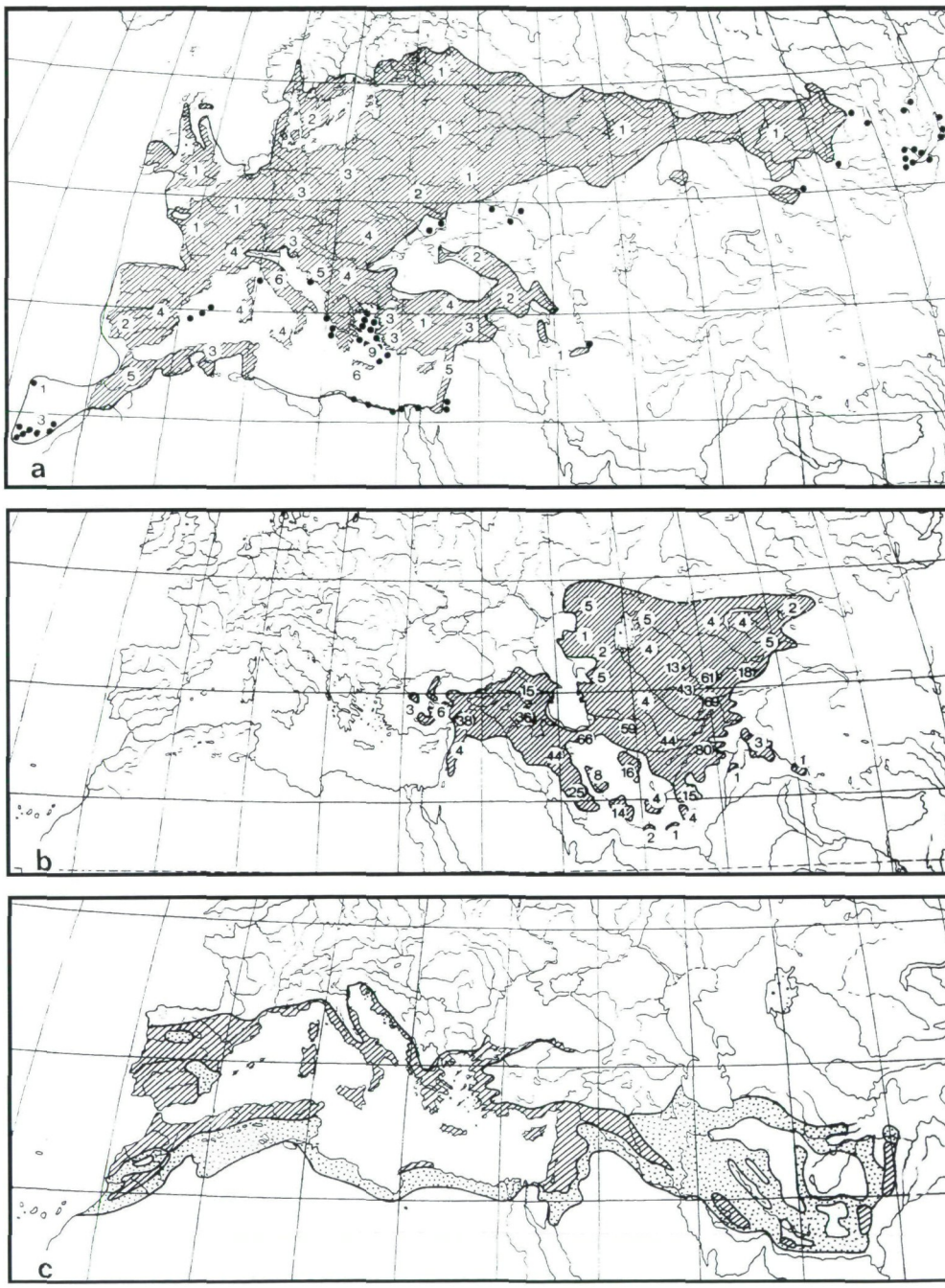


Abb. 2: Vergleich der Gesamtareale (mit Artenzahlen) von (a) *Carlina* (nach MEUSEL & KÄSTNER 1990, 1994), (b) *Cousinia* (nach KNAPP 1987). (c) Verteilung der Winterregengebiete in Eurasien: //////// humid(semiarider) Klimatyp :::::::: aride Gebiete mit vorwiegend Winterregen (nach WALTER 1968).

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Der Vergleich dieser beiden Compositen-Gattungen erscheint nicht nur aus ihrer verwandtschaftlichen Nähe (beide Tribus Cardueae) sinnvoll. In beiden Gattungen zeigen sich mehrfach Entwicklungslinien zu hapaxanthen Sippen und eine ökogeographische Differenzierung, die ihren Ausdruck in Wuchsformen, Bedornungsmerkmalen und Verbreitungsmustern findet.

Material und Methode

In der neuen monographischen Bearbeitung der Gattung *Carlina* (MEUSEL & KÄSTNER 1990, 1994) wurde versucht, alle Arten von ihrer Wuchs- und Verbreitungsform sowie von ihrer gesellschaftlichen Bindung her ökogeographisch zu charakterisieren. Diese Unterlagen werden hier zum Vergleich mit *Cousinia* herangezogen. Unsere dabei vorgelegten Analysen über die Struktur der Pflanzenbasis und die Blattdifferenzierung von *Cousinia* gründen sich auf die Durchsicht der umfangreichen Sammlungen im Naturhistorischen Museum in Wien [W] (größtenteils Aufsammlungen von K.H. Rechinger) sowie auf Belege der Hindukusch-Sammlung (leg. Kerstan) im Herbar Halle [HAL].

Ergebnisse und Diskussion

Areal- und Wuchsformendifferenzierung von *Carlina*

Die ursprünglichsten *Carlina* - Sippen begegnen uns als immergrüne Zwergbäumchen, einer Wuchsform, die für felsige Standorte auf tropennahen Inseln charakteristisch ist (vgl. CARLQUIST 1965). Als solche sind vor allem die Vertreter von subgen. *Carlowizia* zu betrachten, die sich als Relikte einer artenreichen subtropischen Lorbeerwald-Vegetation im Tertiär auf den Kanarischen Inseln und Madeira erhalten haben und hier den Höhenstufen entsprechend als meso- und xeromorphe immergrüne Zwerggehölze wachsen (Abb. 1a).

Als weiteres Gebiet reliktärer *Carlina* - Sippen zeichnet sich mit *Carlina diae* und *C. tragacanthifolia* (subgen. *Lyrolepis*) die innerhalb der Mediterranen Florenregion wärmeklimatisch bevorzugte südöstliche Ägäis ab. Auch die hier erhaltenen Arten besiedeln meeresnahe Felsstandorte (Abb. 1a).

An diese durch ursprüngliche Merkmale ausgezeichneten Reliktsippen von *Carlina* schließen mehrere zirkummediterran verbreitete Verwandtschaftskreise an. Ihre Arten wachsen als dem Etesienklima des spättertiären Tethysraumes angepaßte winter-sommergrüne Annuelle oder Pleiokormstauden.

Die zwei annuellen Arten von subgen. *Mitina* (Abb. 1b) besiedeln den gesamten Mittelmeerraum in tieferen Lagen auf feinerdereichen Böden. Ihrem Wuchs nach sind sie durch eine sich wiederholende akrotone Verzweigung ausgezeichnet, so wie sie sich bei den ursprünglichen Kandelaberbäumchen im Laufe einer mehrjährigen Entwicklung herausbildet. Dem Etesienklima-Rhythmus entsprechend keimen sie im Herbst, blühen im Frühsommer und fruchten vor der Sommerdürre.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Die Vertreter der ebenfalls zirkummediterran verbreiteten sect. *Corymbosae* (subgen. *Heracantha*) wachsen als winter-sommergrüne Stauden. Ihr einer verholzenden Primärwurzel aufsitzender Erneuerungsbereich (Pleiokorm, Caudex) besteht aus den überdauernden Basen der Jahrestriebe und kann als ein auf Basalteile reduziertes Aggregat der verholzten Achsen der Zwergbäumchen betrachtet werden (Abb. 1c). Die einzelnen Arten von sect. *Corymbosae* besiedeln in regionaler Differenzierung das gesamte Areal zirkummediterraner Elemente. Einige dieser Sippen bevorzugen Geröllfluren, wie sie vor allem im Umkreis der jungen Faltengebirge im Mittelmeerraum verbreitet sind.

Aus dieser Sicht schließen die Arten von sect. *Heracantha* (subgen. *Heracantha*) in ihrer Standortbindung an die *Corymbosae* an. Sie wachsen in der Gebirgsstufe ebenfalls als Pleiokormstauden, aber mit einer bodennahen Rosette aus großen, sommergrünen Blättern und einer rübenartigen Speicherwurzel. Diese vegetativen Merkmale wie auch die auffallend großen Blütenstände können als eine Umbildung zu Gebirgspflanzen verstanden werden (Oreomorphose, EHRENDORFER & MEUSEL 1987).

Als sommergrüne, an ein kühleres Klima angepaßte Stauden reichen die Vertreter der *Heracantha* von den mediterranen Gebirgen bis in das mitteleuropäische Hügelland und entsprechende Standorte der Endmoränenlandschaften im nördlichen Zentraleuropa (Abb. 1d).

Ebenfalls bis in temperate Gebiete erstrecken sich Vertreter des subgen. *Carlina*. Die Arten dieses Verwandtschaftskreises sind vor allem als Halbrosettenpflanzen in den mediterranen Gebirgen verbreitet und wahrscheinlich mit *C. oligocephala* an ursprüngliche Sippen ähnlich subgen. *Lyrolepis* anzuschließen. Die mit der sizilischen *C. nebrodensis* nahe verwandte *C. vulgaris* besiedelt ein ausgedehntes mediterran/montan-mitteleuropäisches Areal. In der temperaten Zone erstrecken sich die Vorkommen von der Atlantischen bis in die Zentraleuropäische Florenprovinz und nach Norden bis an die Grenze der borealen Zone (Abb. 1e). Das Areal der mit *C. vulgaris* nahe verwandten *C. biebersteinii* reicht vom zentralen Mitteleuropa bis in das Baikalgebiet. Es ist wahrscheinlich, daß sich diese Art aus östlichen Vorposten von *C. vulgaris* erst während des Pleistozän in südsibirischen Refugien herausgebildet und im Postglazial nach Westen vorgedrungen ist (MEUSEL 1993). In Arealdiagnosen läßt sich die heutige Verbreitung der beiden nahen verwandten Arten wie folgt darstellen (ZD = Zonaldiagnose; RD = Regionaldiagnose):

	C. vulgaris	*C. biebersteinii*
ZD:	(m)-sm//mo-temp•oz$_{1-2}$EUR	(sm/amo)-temp/demo-(b)•(k$_{2-3}$)EUR-SIBIR
RD:	(med)-submed//mo-atl-ze	ostsubmed-nordalpisch-carp//amo-herc-balt--sarm-subboreofenn-mittel-zentralsibir

Die Arealdiagnosen der einzelnen *Carlina*-Sippen müssen als aussagekräftige Merkmale ebenso bewertet und in der taxonomischen Analyse berücksichtigt werden wie anatomische und morphologische Strukturen. Sie zeigen in unserem Fall ökologisch relevante Unterschiede von zwei nahe verwandten Arten auf, wie sie auch auf dem Weg einer experimentell-ökophysiologischen Analyse (KÖRNER & MEUSEL 1986) herausgestellt werden konnten.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

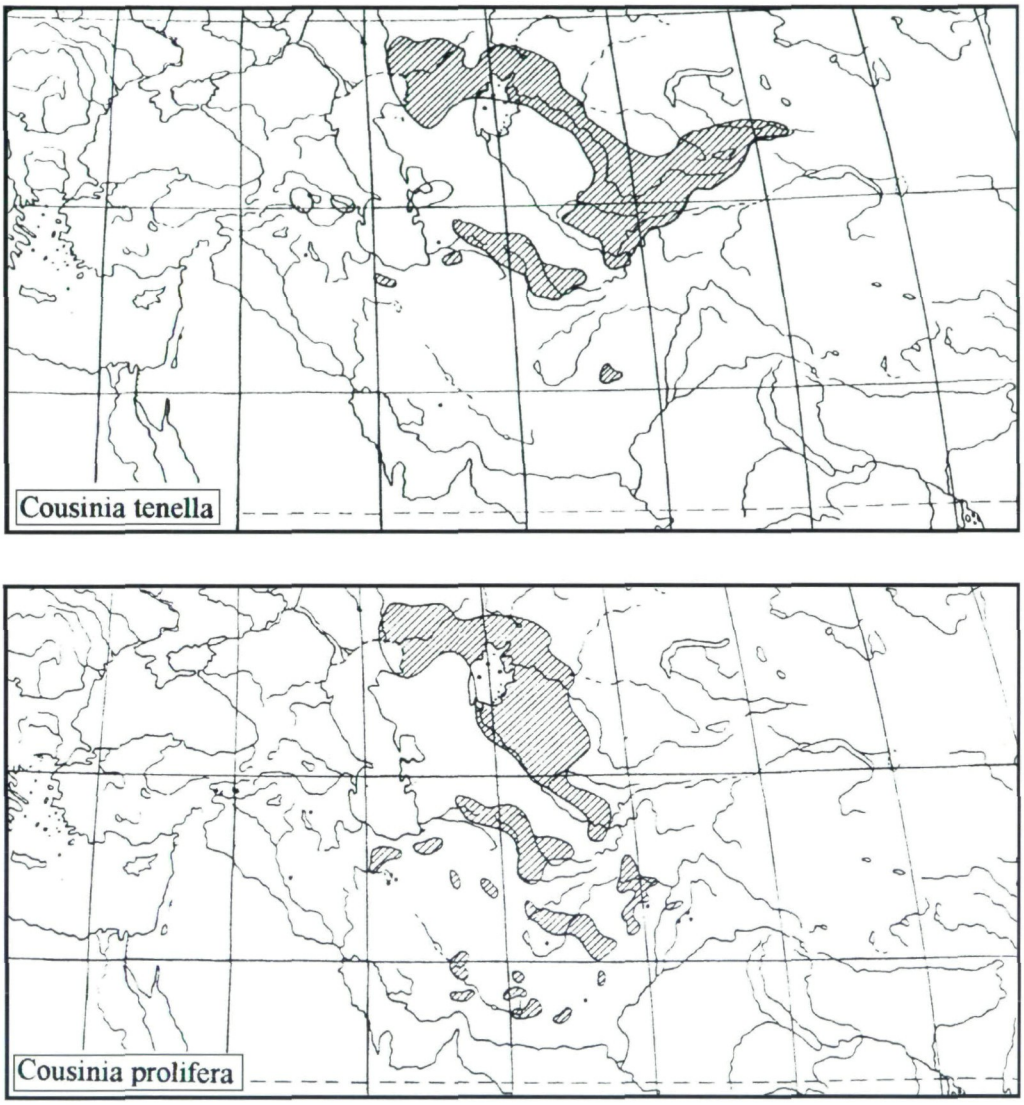


Abb. 3: Gesamtverbreitung von *Cousinia prolifera* und *C. tenella* - annuelle Arten mit ausgedehnten Vorkommen in Gebirgsvorländern und in die Niederungen reichenden Arealen (nach KNAPP 1987).

Vergleich der Gattungsareale von *Carlina* und *Cousinia*

Aufgrund der Gliederung Eurasiens in Florenzonen und Florenregionen (MEUSEL et al. 1965, MEUSEL & JÄGER 1992) lassen sich *Carlina* und *Cousinia* in ihren Gattungsarealen gut unterscheiden und ökogeographisch charakterisieren. *Carlina* ist als typischer Vertreter der mediterran-mitteleuropäischen Flora zu betrachten (Abb. 2a, MEUSEL

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

1952, 1962, MEUSEL & KÄSTNER 1990, 1994), der in der Mediterranen Florenregion wurzelt, dagegen erscheint *Cousinia* als eine charakteristische Sippe der Orientalisch-Turanischen Florenregion (Abb. 2b, RECHINGER 1953, MEUSEL et al. 1965).

Damit werden Bindungen an zwei benachbarte, im Florencharakter deutlich unterschiedene Gebiete im westlichen Eurasien herausgestellt. In ihrer zonalen und Ozeanitätsbindung ergeben sich Hinweise auf voneinander abweichende Klima-Bindungen. Die Vorkommen von *Carlina* reichen von der meridionalen bis in die temperate Zone, wogegen sich das Areal von *Cousinia* auf die meridionalen und submeridionalen Breiten beschränkt. Ihrer Ozeanitätsbindung nach reicht *Carlina* von der oz_1-Stufe im Bereich des Atlantik bis in die oz_3-Stufe in Sibirien. *Cousinia* ist dagegen eine ausgesprochen kontinentale Sippe Vorder- und Mittelasiens (k_{2-3}).

Zonal- und Regionaldiagnosen:

	Carlina	*Cousinia*
ZD:	m-sm-temp•oz$_{1-3}$EUR-(SIBIR)	m-(sm)//mo-demo•k$_{2-3}$WAS
RD:	macar/mo-med-submed-me-mittel-zentralsibir	or-turan//mo-demo

Übereinstimmung zwischen *Carlina* und *Cousinia* besteht dagegen in der Abhängigkeit vom jahreszeitlichen Klimarhythmus. Wie aus einer von WALTER (1968) entworfenen Übersicht hervorgeht (Abb. 2c), liegt sowohl das südliche Areal von *Carlina* als auch das ganze Verbreitungsgebiet von *Cousinia* innerhalb des durch Winterregen ausgezeichneten meridionalen westlichen Eurasien. Die östliche Grenze von *Carlina* liegt dort, wo auf der Karte des Winterregengebietes zwischen einem "mediterranen Klimatypus" und "ariden Gebieten mit vorwiegend Winterregen" unterschieden wird. In den letztgenannten Bereich fallen alle Vorkommen sämtlicher *Cousinia*-Arten. Die Ostgrenze von *Cousinia* stimmt mit der des Winterregengebietes überein. Die Gattung gehört damit zu den Westseiten-Elementen der eurasischen Flora (JÄGER 1968) und unterscheidet sich grundsätzlich von den Bewohnern der durch Sommerregeneinfluß gekennzeichneten Trockengebiete Zentralasiens. Sie darf vom ökogeographischen Standpunkt aus gesehen keinesfalls als zentralasiatisches Element bezeichnet werden (DITTRICH 1977).

Um den Unterschied zwischen der Klimabindung der Ostseiten- und Westseiten - Elemente durch Werte des Klimaatlas zu charakterisieren, kann die 5 mm-Januar-Isohyete als repräsentativ betrachtet werden. Sie begrenzt das wintermilde Westseitenklima (im mediterranen Raum), in dem die Vorkommen aller *Carlina*-Arten liegen, während sich *Cousinia* östlich dieser Linie entfaltet.

Arealdifferenzierung von *Cousinia*

Während sich *Carlina* mit 28 Arten über 2 Florenregionen (einschließlich der makaronesischen Inseln und Südsibirien) ausdehnt, besiedelt *Cousinia* mit über 600 Arten eine einzige Region. Die enge Bindung aller *Cousinia*-Arten an den Bereich der Orientalisch-Turanischen Florenregion muß als bedeutsames Merkmal zur Charakterisierung der Gattung hervorgehoben werden, wie auch RECHINGER (1953, 1972) mehrfach betont hat.

Im folgenden möchten wir die Verteilung der *Cousinia* Arten mit KNAPP (1987) im Hinblick auf die Häufungsgebiete innerhalb des Gattungsareals betrachten, daneben

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

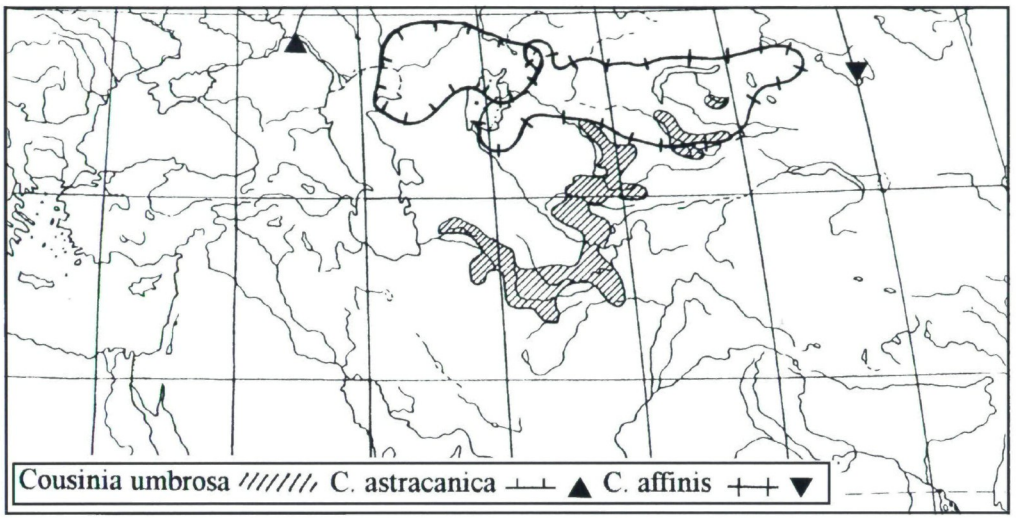


Abb. 4: Gesamtareale von *Cousinia umbrosa*, *C. astracanica* und *C. affinis* - Arten der Gebirge der Turkestanischen Unterregion einerseits und der Vorländer und Niederungen der Turanischen Unterregion andererseits (nach KNAPP 1987).

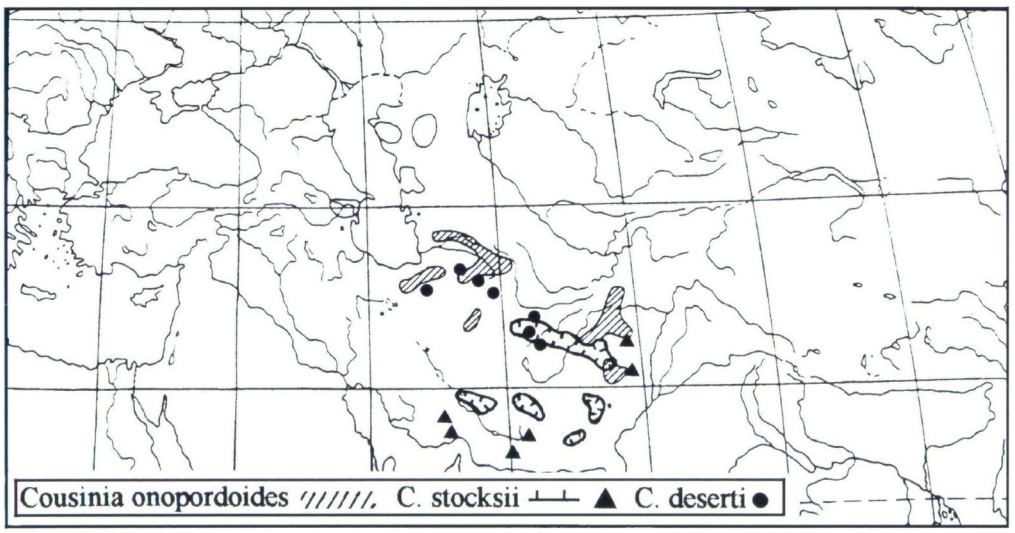


Abb. 5: Gesamtareal von *C. onopordoides*, einer weit verbreiteten afghanisch-turanischen Art von sect. *Cynaroideae*, sowie von *C. stocksii* und *C. deserti*, xerophytischen ost- und südostiranischen Wüstenelementen.

aber auch Beispiele von einzelnen charakteristischen Arten und Artengruppen mit bezeichnenden Arealmustern herausstellen.

Mit hohen Artenzahlen in den mittelasiatischen Gebirgsländern vom westlichen Tienshan zu dem besonders artenreichen Pamir-Alai-Gebiet und Afghanistan wird die

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

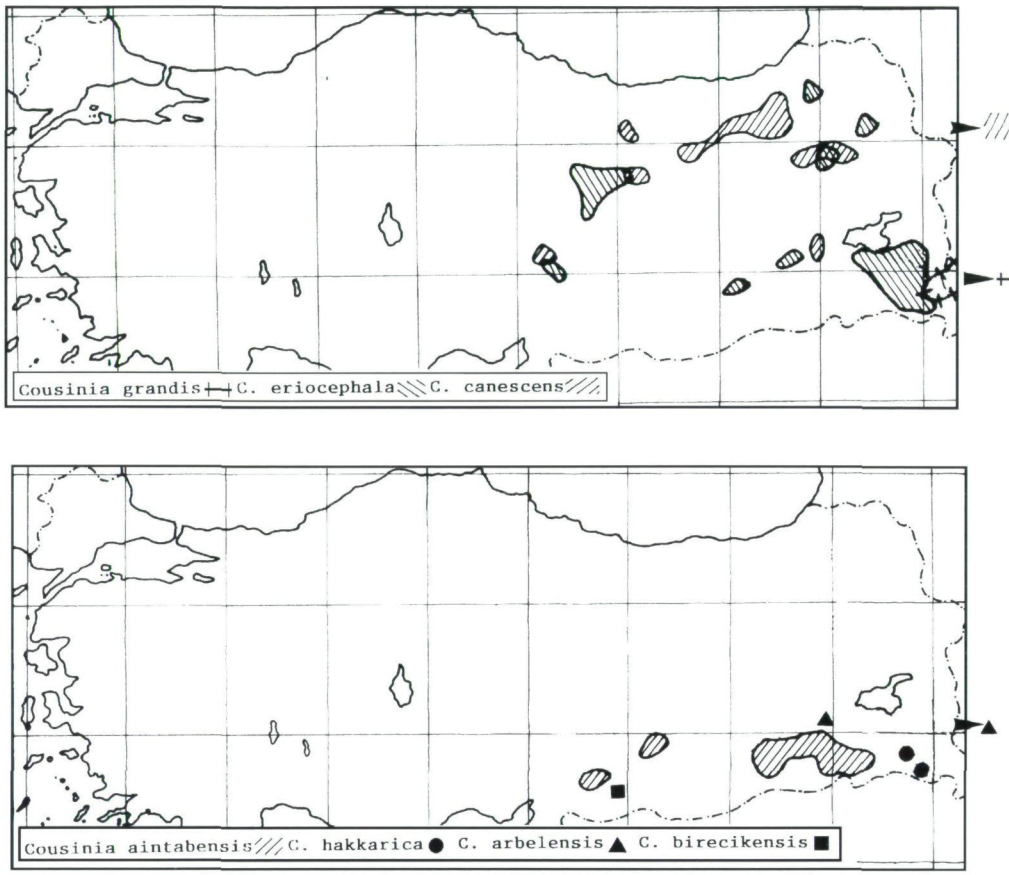


Abb. 6: Gesamtverbreitung der Arten von sect. *Cynaroideae* im östlichen Zentralanatolien-Beispiel der Verteilung stenochorer Sippen (Endemiten, Lokalendemiten, Einzelfunde) von *Cousinia* in den vorder- und mittelasiatischen Bergländern.

Bindung vieler Arten an die montan-subalpine Stufe deutlich (Abb. 2b), gleichzeitig auch die extrem scharfe Grenze gegenüber dem zentralasiatischen Hochland betont. Auch innerhalb Mittelasiens zeichnen sich in den Gebirgen Turkestans und im Bereich der iranischen Bergländer deutliche montane Bindungen ab. Sehr markant ist auch die Westgrenze von *Cousinia* gegenüber der Mediterranen Region. Auch hier zeigt sich in der Art ihrer Begrenzung der unterschiedliche ökogeographische Charakter von *Cousinia* und *Carlina*, wenn zum Beispiel in Anatolien *Carlina* (abgesehen von einer Art) lediglich mit wenigen Arten die Randgebiete zum Mittelmeer und zum Schwarzen Meer säumt, während sich *Cousinia* ganz auf die Zentralanatolische Provinz beschränkt (vgl. Abb. 2a und Abb. 2b). Eine ähnliche Differenzierung finden wir im Kaukasusgebiet und in Armenien.

Mit Blick auf die Gesamtverbreitung einzelner Arten treffen wir bei *Cousinia* nur wenige Sippen mit weiter ausgedehnten Arealen (etwa in der Größe von Florenprovinzen). Die meisten Vertreter der Gattung sind ausgesprochen stenochor und müssen ihrer

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

beschränkten Verbreitung wegen als Endemiten (nur an eine Provinz gebunden) oder als Lokalendemiten (nur in engeren Bereichen einer Provinz verbreitet) angesprochen werden, soweit es sich nicht um Taxa handelt, von denen nur ein einzelner Fundort bekannt ist.

Zu den weiter verbreiteten Elementen der Gattung gehören nach den Analysen von KNAPP (1987) die annuellen Arten *Cousinia tenella* und *C. prolifera* (Abb. 3), die vom Fuß der mittelasiatischen Bergländer bis weit in die benachbarten Niederungen vordringen. Ganz an diese Gebiete gebunden erscheinen *C. astracanica* (west-aralokaspisch) und *C. affinis* (aralokaspisch) als Elemente der submeridionalen Turanischen Unterregion gegenüber Arten, wie *C. umbrosa*, die in Höhenlagen zwischen 500 m und 3300 m die turkestanischen Bergländer besiedelt und damit als Sippe der Turkestanischen Unterregion bezeichnet werden muß (Abb. 4).

Um die engräumigen Aufgliederungen (Arealmuster) von *Cousinia* darzustellen, haben wir nach HUBER-MORATH (1975) die Verbreitungsangaben aller Arten von *Cousinia* sect. *Cynaroideae* in Anatolien zusammengestellt. Dieser Verwandtschaftskreis enthält mit einigen Arten wie *C. onopordioides* Vertreter, die ein ausgedehntes Areal (vgl. Abb. 5) einnehmen, daneben gibt es aber viele Endemiten und Lokalendemiten.

In Anatolien klingt *Cousinia* sect. *Cynaroideae* mit 8 Arten in der östlichen Zentralanatolischen Provinz aus. Diese sind wie folgt verteilt (vgl. Abb. 6):

Endemiten in den nördlichen und südlichen Bergländern Ostanatoliens:

C. canescens mit wenigen Fundorten übergreifend nach Aserbaidshan, nahe verwandt mit *C. eriocephala*
C. eriocephala, in den südöstlichen Bergländern (Quellgebiete von Euphrat und Tigris)
C. aintabensis, nahe verwandt mit *C. birecikbensis*.

Lokalendemiten:

C. vanensis südöstlich des Wan-Sees, nahe verwandt mit *C. odontolepis* im nördlichen Iran
C. hakkarica im südöstlichen Grenzgebiet der Türkei, nahe verwandt mit *C. barbeyi*
C. grandis als Vorposten einer begrenzten Verbreitung in Aserbaidshan
C. arbelensis als Exklave eines begrenzten Areals in Kurdistan.
C. birecikbensis mit einem Einzelfundort am Ufergehänge des oberen Euphrat.

Diese Art der Verteilung verwandter Arten muß wahrscheinlich als charakteristisches Bild der räumlichen Verzahnung begrenzter Areale von *Cousinia*-Arten betrachtet werden. Ähnliche Muster kehren wohl auch in den einzelnen Bereichen der Orientalisch-Turanischen Florenregionen wieder. Diese sollten bei genauer Analyse auch Hinweise auf die raum-zeitliche Sippendifferenzierung vermitteln.

Wuchsformen von *Cousinia*

Um die Sippendifferenzierung der artenreichen Gattung *Cousinia* besser zu verstehen, sollten ähnlich wie bei *Carlina* auch exakte Wuchsformenanalysen herangezogen werden. Bereits BUNGE (1865) hat auf vegetative Merkmale bei *Cousinia* hingewiesen, auch RECHINGER hat sich in allen seinen Arbeiten bei der Beschreibung der Sektionen bemüht, deren Wuchsmerkmale herauszustellen.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

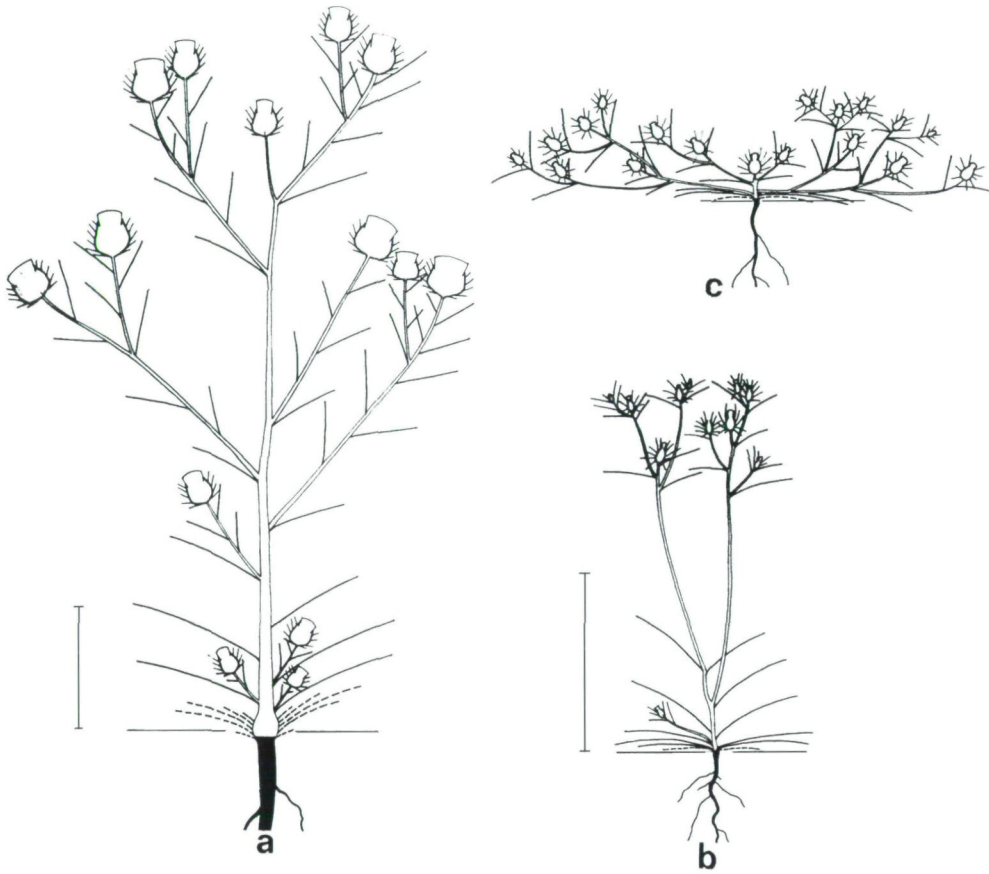


Abb. 7: Wuchs hapaxanther *Cousinia*-Arten. (a) *C. grandis*, bienne Halbrosettenpflanze mit mittelgroßen Grund- und Stengelblättern (vgl. Abb. 12); (b) *C. prolifera*, Annuelle mit aufgerichteten oder ausgebreiteten Ästen.

Zu einem besseren Verständnis der Wuchsformen der *Cousinia* fehlen aber bisher ausreichende Beobachtungen an lebenden Pflanzen am Standort und in Versuchskulturen. So werden auch in den neueren Arbeiten (RECHINGER 1972, HUBER-MORATH 1975), selbst wenn es lediglich um die Lebensdauer der einzelnen Taxa geht, oft nur Vermutungen geäußert. Ebenso fehlen Beobachtungen über die Jugendentwicklung, die Art der Überdauerung und die Sproßfolge - also Eigenschaften, die nur selten aus Herbarbelegen zu entnehmen sind.

Wie bei *Carlina* baut sich das vegetative Sproßsystem bei sämtlichen Arten von *Cousinia* auf eine ausdauernde Primärwurzel auf, die sich oft pfahlwurzelartig, gelegentlich wohl auch, wie bei der nahe verwandten Gattung *Arctium*, rübenartig entwickelt.

Die großblättrigen Sippen der Arten von sect. *Pseudarctium* (Abb. 11) werden im Hinblick auf Blatt- und Köpfchenformen sowie auf ihre Synfloreszenzbildung als Verwandte dieser im meridional-temperaten westlichen Eurasien verbreiteten Gattung

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 8: Wuchs von (a) *Cousinia psammophila*, zweijährige Halbrosettenpflanze mit großen Grundblättern und Stengelblättern, die herablaufend die Achse begleiten; (b) *C. pygmaea*, Zwerg-Annuelle (aus Flora USSR, Bd. 27, Taf. 10).

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

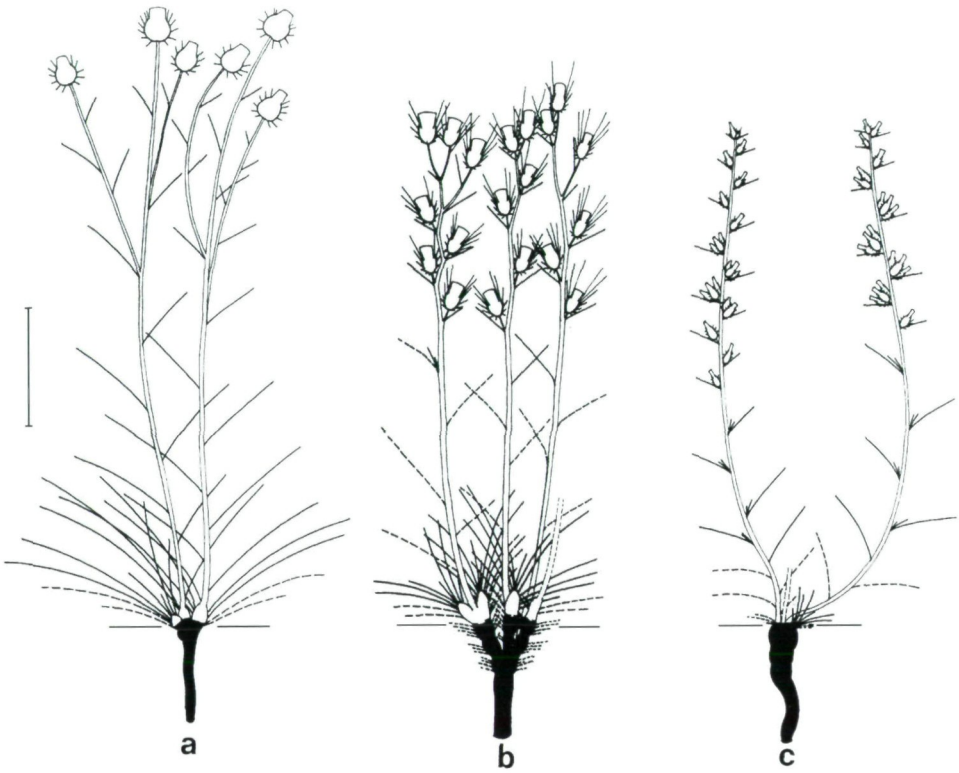


Abb. 9: Wuchs mehr oder minder hochwüchsiger Pfahlwurzel-Stauden (Geophyten, Chasmophyten). (a) *Cousinia trollii* mit ausgebreiteter Synfloreszenz; (b, c) *Cousinia hedgei* und *C. actinia* mit schmalen Synfloreszenzen und kurzgestielten Köpfchen.

Arctium angesehen und neuerdings sogar in diese eingegliedert (vgl. DUISTERMAAT 1996). Diese Beurteilung bedarf jedoch noch einer Überprüfung im Hinblick auf das Wuchsverhalten. Die Arten der Gattung *Arctium* bezeichnet JÄGER (in MEUSEL & JÄGER 1992) als "plurienn-hapaxante Rübenhochstauden", *Cousinia* sect. *Pseudarctium* wird jedoch meist unter den Perennen geführt. Um engere verwandtschaftliche Beziehungen zu begründen, bedarf es noch Untersuchungen darüber, ob die Arten von *Cousinia* sect. *Pseudarctium* große Grundblätter ausbilden und vor allem, ob die Pflanzen nach der Blüte absterben und damit als hapaxanthe Elemente angesehen werden müssen.

Im Vergleich mit *Carlina* und vielen anderen mediterranen Perennen fehlt den meisten ausdauernden *Cousinia*-Arten ein Caudex, d. h. ein ausdauerndes basales Astsystem (Pleiokorm). Vielmehr sitzen wie bei vielen ausdauernden Rübenpflanzen (vgl. TROLL 1937, 1957) die Knospen der Erneuerungstriebe am Wurzelkopf dicht an der Basis des Muttertriebes (mehrtriebige Pfahlwurzelstaude), was im Vergleich mit *Carlina* als Anpassung an winterkalte Klimate gedeutet werden kann.

Unsere Darstellungen der Pflanzenbasen verschiedener *Cousinia*-Arten zeigen diese Sproßerneuerungen direkt im Bereich des Wurzelkopfes für mehrere Sippen (Abb. 9).

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

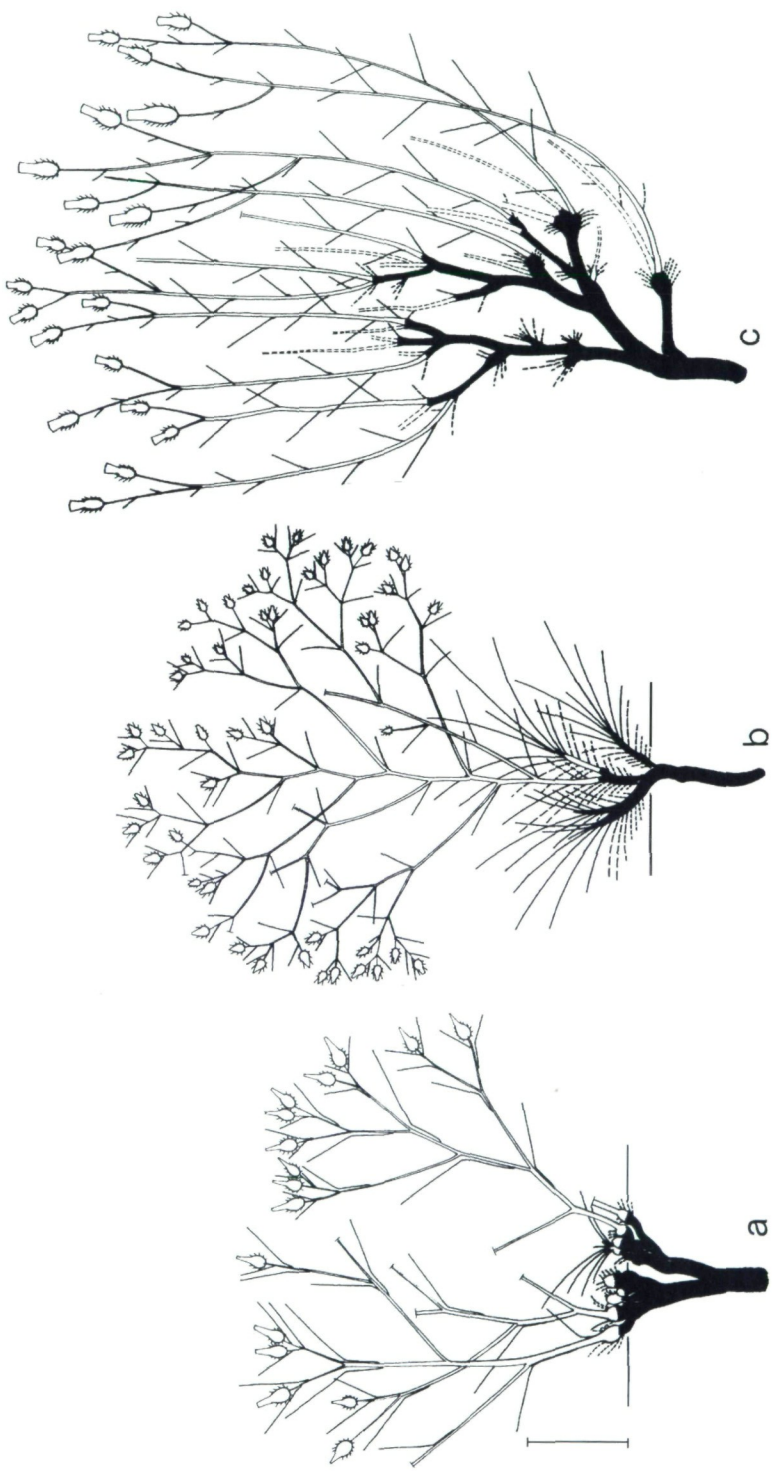


Abb. 10: Wuchs von niedrigen und breitwüchsigen Stauden und Zwerghalbsträuchern. (a) *Cousinia heterophylla* als vieltriebiger Chasmophyt (Spalt-Pfahlwurzelstaude); (b) *C. stocksii* mit ausgebreiteter Infloreszenz und Innovation aus der verholzten Basis; (c) *C. deserti* mit Verzweigungen aus verholzten Achsen.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

In der Zahl und Höhe der Jahrestriebe bestehen beachtliche Unterschiede. Sie stehen meist wie bei den Chasmophyten dicht beieinander ohne größere Grundblätter. Die einzelnen Arten unterscheiden sich nach der Wuchshöhe und nach der Aufzweigung ihrer Synfloreszenzen.

Nur bei den in wüstennahen Gebirgsformen im östlichen Persien vorkommenden *C. stocksii* und *C. deserti* (Abb. 10) kommt es insofern zu halbstrauchartigem Wuchs, als aus den Basen der radial ausgebreiteten Infloreszenzen Erneuerungstriebe hervorgehen. Es kommt so zu einem "habitus tragacanthoidea" (RECHINGER 1979: S. 79), der durch die Ausbildung von Dornblättern (Abb. 13), wie sie für die genannten Arten und ihre Verwandten charakteristisch sind, verstärkt wird. Die "tragacanthoiden" *Cousinia*-Arten zeigen hier hochinteressante Konvergenzen zu ihrer Begleitvegetation und bedürfen noch eingehender Untersuchungen ihrer Achsenstrukturen.

Allein diese Ausbildung innovierender und verholzter Achsen bei *C. stocksii* und *C. deserti* entspricht einem Wuchs suffruticoser Sippen. Die Seltenheit solcher Strukturen bei *Cousinia* gegenüber vielen mediterranen Verwandtschaftskreisen ist sicherlich aus der kontinentalen Verbreitung der Gattung zu verstehen. Die in der floristischen Literatur gelegentlich übliche Bezeichnung "Suffruticosae" bei *Cousinia*-Arten, bei denen lediglich die Jahrestriebe mehr oder minder verholzt sind, sollte man vermeiden.

Auffallend ist innerhalb der Gattung *Cousinia* eine beachtliche Zahl von hapaxanthen Sippen, vor allem von Arten, die als zweijährige Halbrosettenpflanzen wachsen, oder bei denen man eine zweijährige Entwicklung vermutet. Allein die dieses Verhalten charakteristisch zeigende sect. *Cynaroideae* enthält in der Flora Iranica 57 Arten (RECHINGER 1972). Sie entwickeln alle in der ersten Phase eine basale Laubblattrosette, aus der eine verschieden ausgedehnte Synfloreszenz hervorwächst und damit die Entwicklung der Pflanze abschließt (*C. grandis*, Abb. 7).

Vertreter dieser Halbrosetten-Wuchsform in der mediterranen Vegetation zeichnen sich oft durch eine umfangreiche, vielblättrige Rosette am Boden aus. Sie ist, wie etwa bei *Onopordum*, Ausdruck einer reichen vegetativen Entwicklung im Etesienklima vom kühlfeuchten Herbst und Winter bis in die Sommerperiode, die auch wiederholt werden kann. Bei *Cousinia*-Arten dieses Halbrosetten-Wuchstyps sind im ariden Klima Mittelasiens die Bedingungen für die Entwicklung einer ausgedehnten Rosette eingeschränkt. In der Flora Iranica sind eine ganze Reihe von Verwandtschaftskreisen von *Cousinia* (Sektionen *Cynaroideae*, *Microcarpae*, *Helianthae*, *Pulchellae*, *Pugioniferae*, *Oligantha*, *Lasiandrae*, *Dichotomae*) angeführt, deren Vertreter im Wuchs, in der Ausbildung der Rosette, in der Höhe der blühenden Achse und der Beblätterung unterschiedliche Einschränkungen erkennen lassen. Im Extremfall begegnen uns bienne Halbrosettenpflanzen, die wie *Cousinia aperta* lediglich eine Höhe von 20 - 30 cm erreichen und eine begrenzte Zahl von Köpfchen ausbilden.

In der Folge der Stengelblätter an den aufrechten Achsen von Halbrosettenpflanzen der Gattung *Cousinia* finden wir nicht immer ansehnliche dornfiedrige Distelblätter, sondern oft nur kleine Stengelblätter - z. B. bei *C. linczewskii* (Abb. 11b) oder *C. freitagii*. Auch *C. candolleana* (Abb. 13b) zeichnet sich durch kleine unbedornte, einfach gefiederte Stengelblätter aus. Bei den Arten von sect. *Myriotomae* stehen in der Synfloreszenz oft nur schuppenartige Blattorgane, was dazu führt, daß RECHINGER (1972) von "fast blattlosen Synfloreszenzen" spricht.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

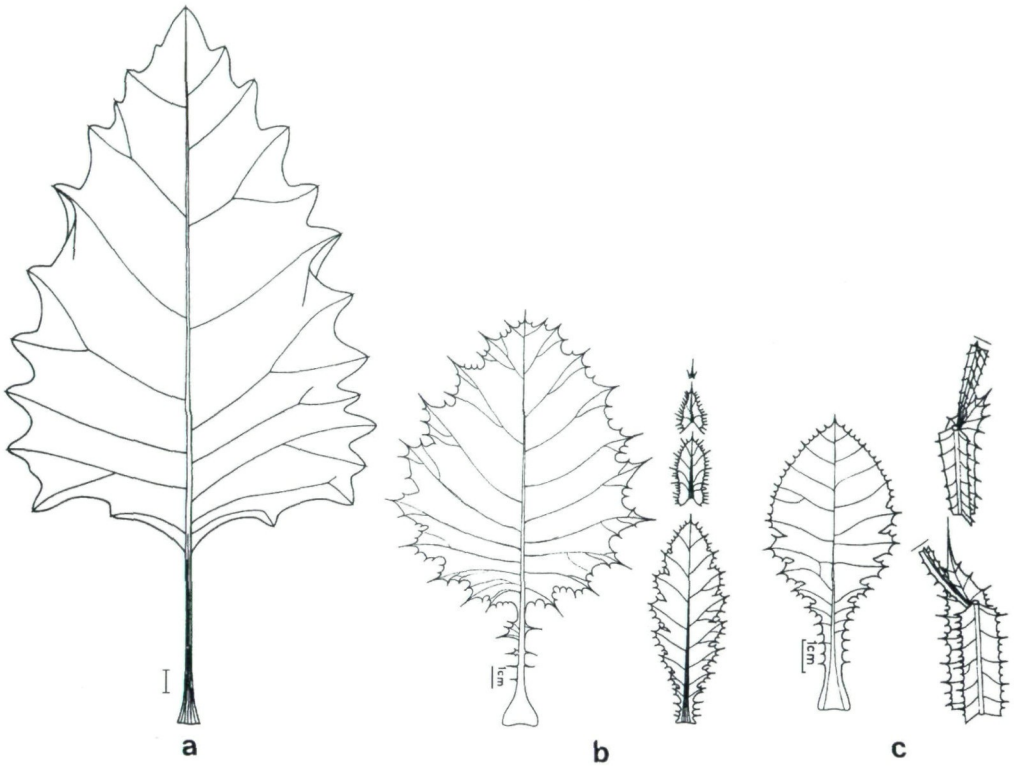


Abb. 11: Blattformen und Blattfolgen bei *Cousinia*. (a) *C. pseudarctium* mit großen und ungezähnten Stengelblättern; (b) *C. linczewskii*, Grundblätter mit breiten, buchtig gezähnten Spreiten, Stengelblätter schmal und klein; (c) *C. lasiandra*, kleine Stengelblätter, Flügelung der Achsen.

Verschiedentlich kommt es bei biennen Halbrosettenpflanzen von *Cousinia* auch zu einer Flügelung der gestreckten Achsen durch am Sproß herablaufende Spreiten, die sich nur in ihrem obersten Teil ausbreiten (*C. psamophila*, Abb. 8a; *C. lasiandra*, Abb. 11c). Ähnliche Verhältnisse sind aber auch bei den ausdauernden Arten von sect. *Molles* zu beobachten.

Niedrigwüchsige Halbrosetten-Bienne leiten über zu den annuellen Arten der Gattung mit einer nur geringen Ausdehnung des vegetativen Unterbaus, einfachen Blattformen und kleinen Köpfchen (Abb. 7, 8, 13a). Im Vergleich mit vielen Verwandtschaftskreisen der mediterranen Flora trifft man bei *Cousinia* allerdings nur wenige einjährig-hapaxanthe (annuelle) Sippen. Sie machen den Eindruck abgeleiteter Elemente, die im Vorfeld der Gebirge entstanden sind. An nur wenigen aufgerichteten oder am Boden ausgebreiteten Achsen bilden sie kleine Köpfchen (Abb. 7). Winzige Formen wie *C. pygmaea* (Abb. 8) sind auf regelmäßige Aussaat und die Entwicklung auf feinerdereichen Böden, Sand- und Schlammfluren oder auch Äckern angewiesen. In ihren Arealen fallen die annuellen *Cousinia*-Arten durch eine beachtliche Ausdehnung auf (Abb. 3).

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

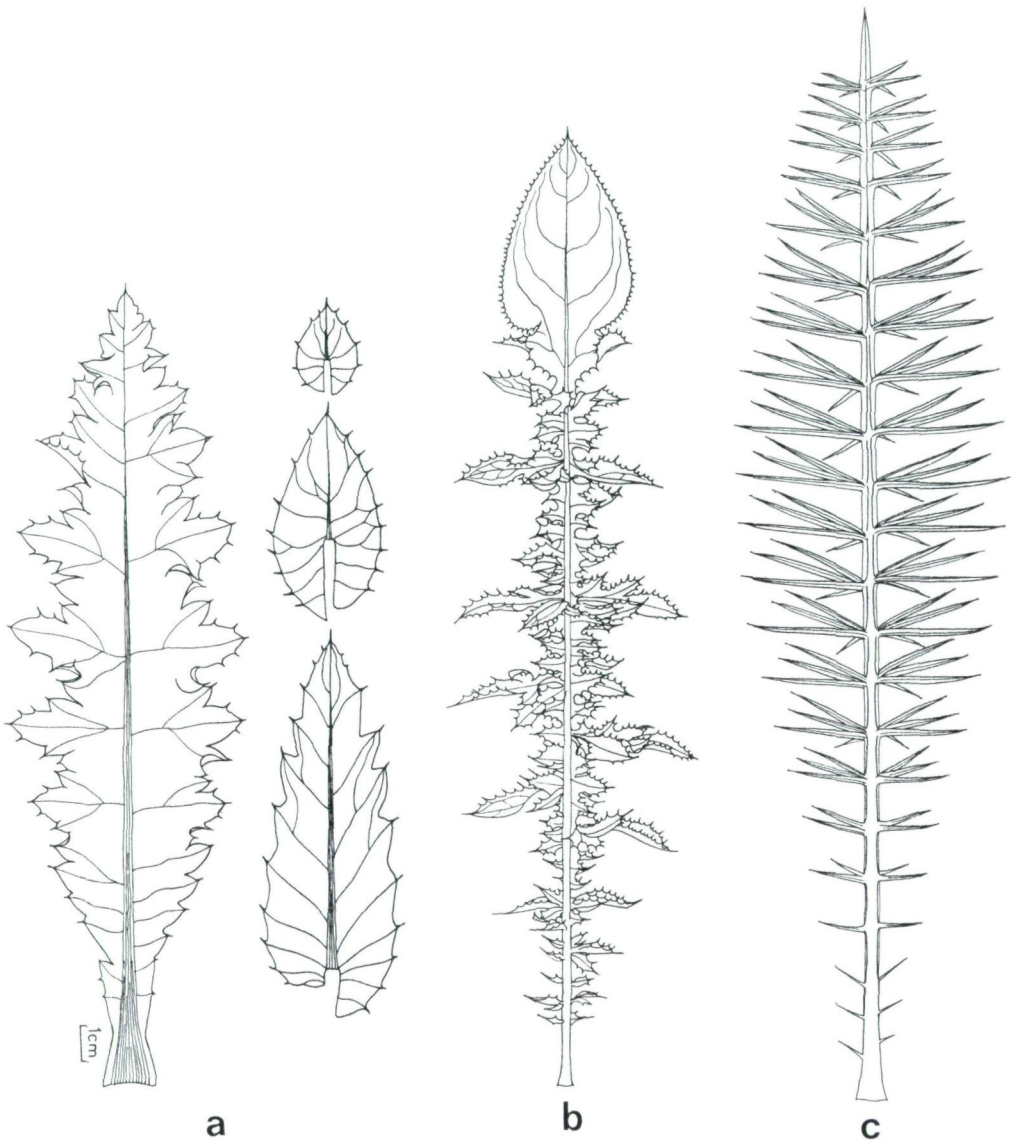


Abb. 12: Blattformen und Blattfolgen bei *Cousinia*. (a) *C. grandis* (vgl. Abb. 7), mittelgroße Rosettenblätter, kleine Stengelblätter; (b) *C. xiphioides*, Stengelblätter mit stark dornigen Fiedern, Zwischenfiedern und großem Endlappen; (c) *C. pycnoloba* (sect. *Alpinae*), extrem dornfiedriges unteres Stengelblatt.

Blattformen und -folgen

Im Zusammenhang mit dem Achsensystem spielen die verschiedenen Blattformen und Blattfolgen bei der Beurteilung der ökogeographischen Differenzierung von *Cousinia*

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

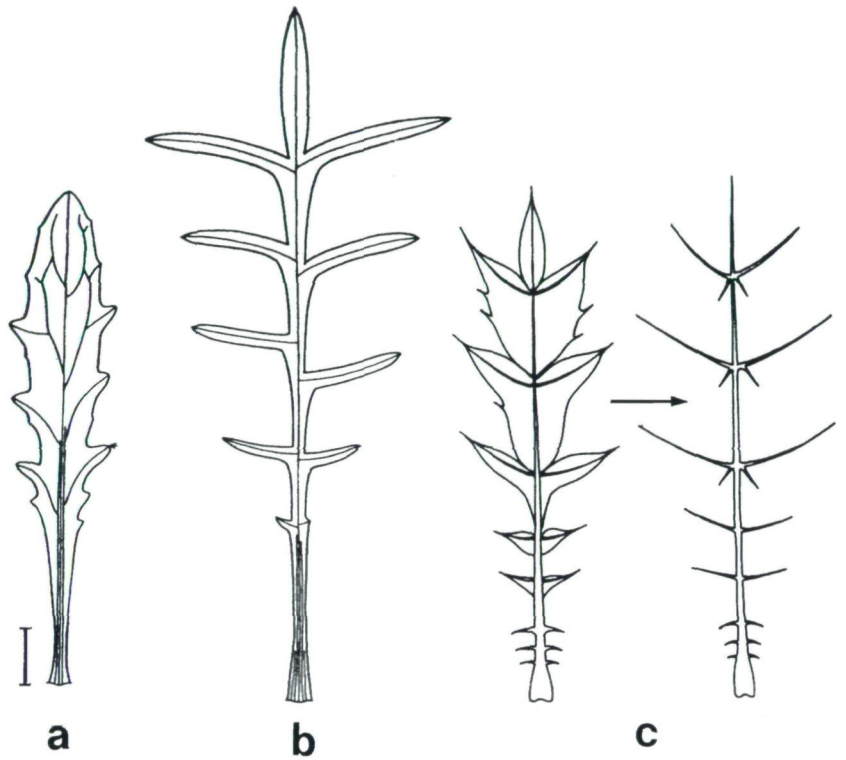


Abb. 13. Blattformen bei *Cousinia*. (a) wenig aufgeteiltes Blatt der annuellen *C. prolifera* (vgl. Abb. 7); (b) unbedorntes Fiederblatt (Stengelblatt) der biennen *C. candolleana* (sect. *Myriotomae*); (c) Rippendornblatt - Bildung bei der tragacanthoiden *C. stocksii* (vgl. Abb. 10).

eine wichtige Rolle. Die dabei zu beobachtende überwältigende Vielfalt kann hier nur angedeutet werden (Abb. 11 - 13): Von einfachen unbedornten Fiedern und Fiederlappen (vorwiegend bei hapaxanthen Sippen) bis zu starker Fieder- und Zwischenfiederbildung und intensiver Verdornung findet man vielgliedrige Formenreihen.

Der Größe ihrer Laubblätter nach zeichnet sich *Cousinia* sect. *Pseudarctium* als Bewohner gebüschreicher Standorte durch großflächige Grund- und Stengelblätter aus (Abb. 11). Die bei vielen biennen Halbrosettenpflanzen auffallenden Wechsel von größeren Grundblättern und kleinen Stengelblättern und auch die Flügelbildung an den Achsen sind wahrscheinlich als Anpassungen an stark windbeeinflußte Standorte zu betrachten.

Stark dornfiedrige Blätter (Abb. 12) begegnen uns vor allem bei mehrtriebigen Spaltwurzel-Chasmophyten (Abb. 10a) und sind sicherlich aus besonderen Standortbindungen zu verstehen. Wenig beachtet wurde bisher die Ausbildung von Blattrippen-Dornen. Sie entstehen bei zwerghalbstrauchigen tragacanthoiden *Cousinia*-Arten wie *C. stocksii* oder *C. deserti* durch Ablast des Gewebes der Blattspreite (Abb. 13). Dabei bleibt bei *C. deserti* ähnlich wie bei den Rhachisdornen von *Atractylis* nur die

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Mittelrippe erhalten. Bei *C. stocksii* dagegen verdornen auch die Seitennerven, wie es BORNMÜLLER (1934) ausführlich geschildert hat. Die zarten Dorngebilde, die nach RECHINGER (1973) auch bei einigen anderen verwandten Arten anzutreffen sind, können wohl aus der Bindung an steppennahe Standorte dieser Arten verstanden werden.

Ausblick

Die bei *Carlina* gesammelten Erfahrungen über die Erfassung der Biodiversität von Seiten der Verhaltensweisen der einzelnen Sippen (MEUSEL & KÄSTNER 1990, 1994) könnten auch bei *Cousinia* zu weiteren Einblicken in die Sippendifferenzierung führen. Das erfordert aber eingehende Untersuchungen an lebenden Pflanzen in ihrer natürlichen Umgebung.

Die dabei erzielten Ergebnisse werden dazu beitragen, die einzelnen Arten und vor allem die verschiedenen Verwandtschaftskreise umfassender zu charakterisieren.

Mit Blick auf die Standortverhältnisse dürften sich dabei auch wichtige Ausblicke auf die Sippendifferenzierung "im Gefolge der spättertiären Aridisierung der orientalisch-turanischen Bergxerophythen- und Halbstrauchvegetation" (vgl. JÄGER in MEUSEL & JÄGER 1992) ergeben. Nach den vorliegenden Ergebnissen zeichnet sich ab, daß die raum-zeitliche Entfaltung von *Cousinia* - ganz anders als die Ausbreitung über weite Flächen bei *Carlina* (vgl. MEUSEL et al. 1996) - in einer engräumigen Differenzierung innerhalb stark aufgegliederter Gebirge stattgefunden hat.

Für zukünftige intensive Geländearbeiten, standortkundliche Untersuchungen, kombiniert mit ökomorphologischen und vor allem populationsökologischen Analysen, werden in den neugeschaffenen Naturparken Mittelasiens gute Möglichkeiten bestehen. Dabei werden sicherlich nicht nur wichtige biologische Erkenntnisse erzielt, sondern auch neue Einblicke in die großartigen Landschaften im Herzen Eurasiens gewonnen. Das Werk K.H. Rechingers wird für solche Forschungen gute Grundlagen liefern.

Danksagung

Dr. Ernst Vitek (Wien) danken wir besonders für die Unterstützung bei der Einsichtnahme und Bereitstellung des Herbarmaterials aus dem Naturhistorischen Museum in Wien und die sorgfältige Durchsicht des Manuskripts mit wichtigen ergänzenden Hinweisen.

Literatur

BORNMÜLLER, J. 1934: Ein Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Cousinia*. Neue Arten und bemerkenswerte Formen aus Persien und Turkestan. – Feddes Repert. 36: 323 - 339.

BUNGE, A. 1865: Übersichtliche Zusammenstellung der Arten der Gattung *Cousinia* CASS. – Mém. Acad. Petersburg, Sér. 7, 9/2: 1 - 56.

CARLQUIST, S. 1965: Island life. – New York: Naturalist Hist. Press.

DUISTERMAAT, H. 1996: Monograph of *Arctium* L. (Asteraceae). Generic delimitation (including *Cousinia* CASS. p. p.), revision of the species, pollen morphology, and hybrids. – Proefschr., Rijksuniversiteit Leiden.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

DITTRICH, M. 1977: Cynareae - Systematic review. – In: HEYWOOD, V.H., HARBORNE, J.B., TURNER, B.L. (eds): The biology and chemistry of the Compositae, 2: 999 - 1015. – London: Acad. Press.

EHRENDORFER, F., MEUSEL, H. 1987: Pflanzenverbreitung in Raum und Zeit. – Acta Nova Leop., N. F. 53: 185 - 210.

HUBER-MORATH, A. 1975: *Cousinia* CASS. - In: DAVIS, P.H., et al. (eds): Flora of Turkey and the Aegean Islands 5: 329 - 353. – Edinburgh: Univ. Press.

JÄGER, E. 1968: Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. – Feddes Repert. 79: 157 - 335.

KNAPP, H.D. 1987: On the distribution of the genus *Cousinia* (Compositae). – Pl. Syst. Evol. 155: 15 - 25.

KÖRNER, CH., MEUSEL, H. 1986: Zur ökophysiologischen und ökomorphologischen Differenzierung nahe verwandter *Carlina*-Arten. – Flora 178: 200 - 232.

MEUSEL, H. 1952: Über Wuchsform, Verbreitung und Phylogenie mediterran-mitteleuropäischer Angiospermen-Gattungen. – Flora 139: 333 - 393.

MEUSEL, H. 1962: Die mediterran-mitteleuropäischen Florenbeziehungen aufgrund vergleichender chorologischer Untersuchungen. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 75: 107 - 118.

MEUSEL, H. 1993: Arealanalysen an *Carlina biebersteinii* BERNH. ex HORNEM. - Versuch einer ökogeographischen Sippencharakteristik. – Flora 188: 73 - 84.

MEUSEL, H., JÄGER, E. 1992: Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd. 3, zwei Teile. Jena, Stuttgart, New York: G. Fischer.

MEUSEL, H., JÄGER, E., WEINERT, E. 1965: Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Bd. 1, zwei Teile. – Jena: G. Fischer.

MEUSEL, H., KÄSTNER, A. 1990: Lebensgeschichte der Gold- und Silberdisteln, Monographie der mediterran-mitteleuropäischen Compositen-Gattung *Carlina*. Bd. 1, Merkmalsspektren und Lebensräume der Gattung. – Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl., Denkschr. 127.

MEUSEL, H., KÄSTNER, A. 1994: Lebensgeschichte der Gold- und Silberdisteln, Monographie der mediterran-mitteleuropäischen Compositen-Gattung *Carlina*. Bd. 2, Artenvielfalt und Stammesgeschichte der Gattung. – Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl., Denkschr. 128.

MEUSEL. H., KÄSTNER, A., VITEK, E. 1996: The evolution of *Carlina* - a hypothesis based on ecogeography. - In: HIND, D.J.N., BEENTJE, H.J. (eds): Compositae: Systematics. – In: HIND, D.J.N. (ed.-in-chief) Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, 1994. Vol. 1: 723 - 737. – Kew: Royal Bot. Gardens.

TROLL, W. 1937: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1, erster Teil. – Berlin: Borntraeger.

TROLL, W. 1957: Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. 1. Teil. – Jena: G. Fischer.

RECHINGER, K.H. 1953: *Cousinia*-Studien. – Österr. Bot. Zeitschr. 100: 437 - 477.

RECHINGER, K.H. 1972: Compositae I - *Cousinia*. – In: RECHINGER, K.H. (ed.): Flora Iranica 90. – Graz: Akademische Druck- und Verlagsanstalt.

WALTER, H. 1968: Die Vegetation der Erde. – Jena: G. Fischer.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: 98BS

Autor(en)/Author(s): Kästner Arndt, Meusel Hermann Heinz Hubert

Artikel/Article: Carlina -Cousinia, Versuch einer ökogeographischen Vergleichung zweier Distelgattungen. 127-147