

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. *cypricus*, *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. (Zahnrost) galt lange Zeit als taxonomischer Problemfall innerhalb der halbparasitischen Unterfamilie *Rhinanthoideae* der *Scrophulariaceae*. Zweifelsohne gehören die Zahnroste 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 erschöpften sich aber bereits die übereinstimmenden Auffassungen in der bisherigen *Odontites*-Taxonomie. Seit Linné (1753) die ihm bekannten Zahnroste 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 Zahnroste 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:
Linnée	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>Dispermothea</i>
Rothmaler	1943	<i>Odontites</i> (sect. <i>Euodontites</i> , <i>Orthantha</i> , <i>Dispermothea</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

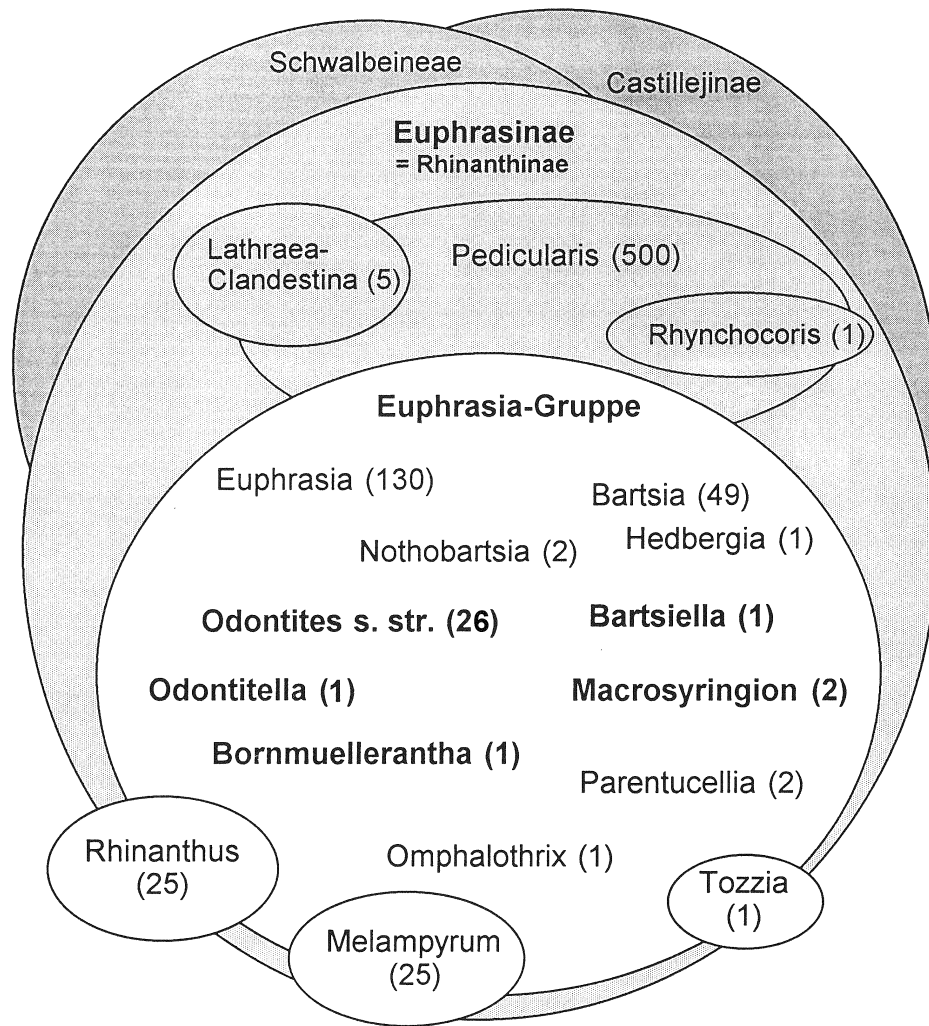


Abb. 1. Systematische Stellung von *Odontites* innerhalb der *Rhinantheae-Euphrasinae*. Die von vielen Autoren bisher zu *Odontites* s. str. gestellten verwandten Gattungen sind durch Fettdruck hervorgehoben (in Klammern die Artenzahlen).

(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 *Rhynchocoris*) 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.

<b>Merkmale</b>	<b><i>Odontites</i> s.str.</b>	<b><i>Odontitella</i></b>	<b><i>Macrosyringion</i></b>	<b><i>Bartsiella</i></b>	<b><i>Bornmuellerantha</i></b>
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,  $\text{PO}_4$ , 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 besonnten 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*-Wirte 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-



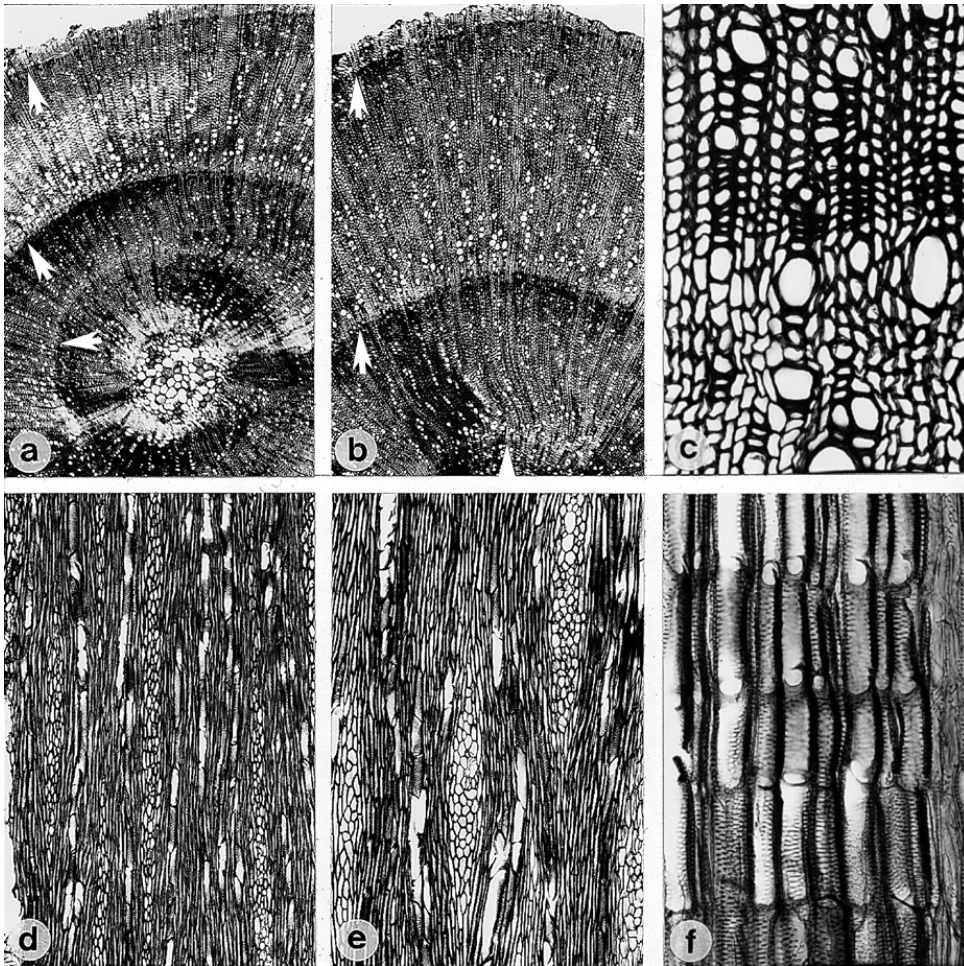


Abb. 2. Holzanatomie von drei *Odontites*-Arten (LM) – Querschnitte: a: *O. lanceolatus*; b: *O. bocconii* beide im 4. Jahr, mit 3 Jahrringgrenzen (diese mit Pfeilen markiert), c: *O. bocconii*: Jahrringgrenze, porenarmes Band aus dichtwandigen Spätholzzellen. – Tangentialschnitte: d: *O. squarrosus*: 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 südberberisch-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-halbstrauchige 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 (CaCO<sub>3</sub>, SiO<sub>2</sub>?) mehr oder weniger starborstig sind. Artspezifische Unterschiede bestehen in der Länge, Anordnung und

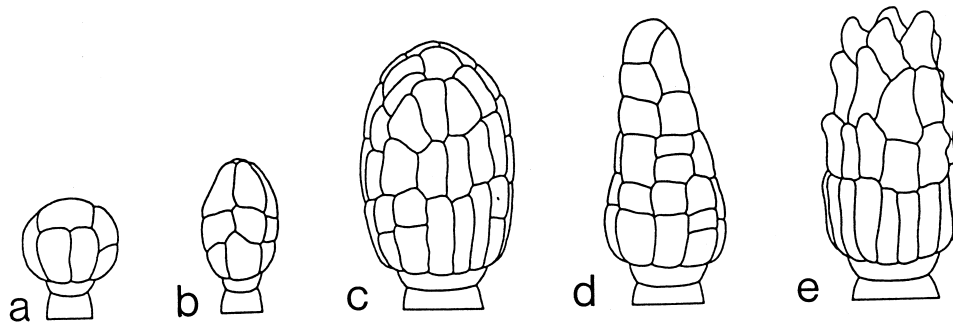


Abb. 3. Drüsenkopf-Typen von *Odontites* s.l. a: *lanceolatus*-Typ, b: *rameauanus*-Typ, c: *pyrenaicus*-Typ, d: *viscosus*-Typ, e: *longiflorus*-Typ (weitere Erklärungen im Text).

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 kaliformis*). 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 Zahnrost-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*). Sippenspezifisch 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 Retikulum-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 urprünglich 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) einzigartig (autapomorph) Pollentyp besitzt *Bornmuellerantha aucheri*.

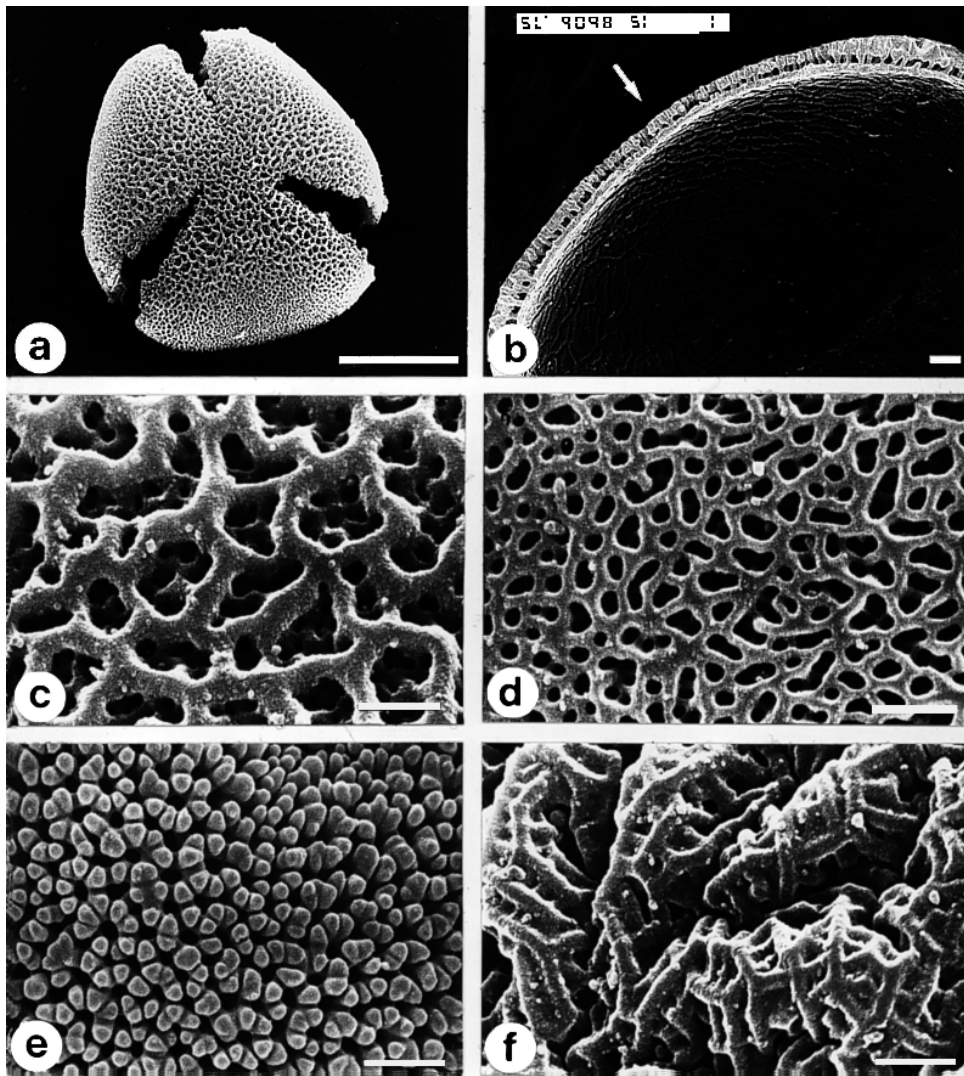


Abb. 4. Pollen-Typen (REM) – a-d: *Odontites*-Typ mit mikro-retikulater Oberfläche, fast dreieckigem Äquatorialquerschnitt und verdünnten Mesocolpi (a: *O. viscosus* subsp. *granatensis*; b: *O. cebennensis*; c und d: *O. violaceus* (c: grobes Retikulum am Pol, d: feines Retikulum zwischen den Colpen) 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.

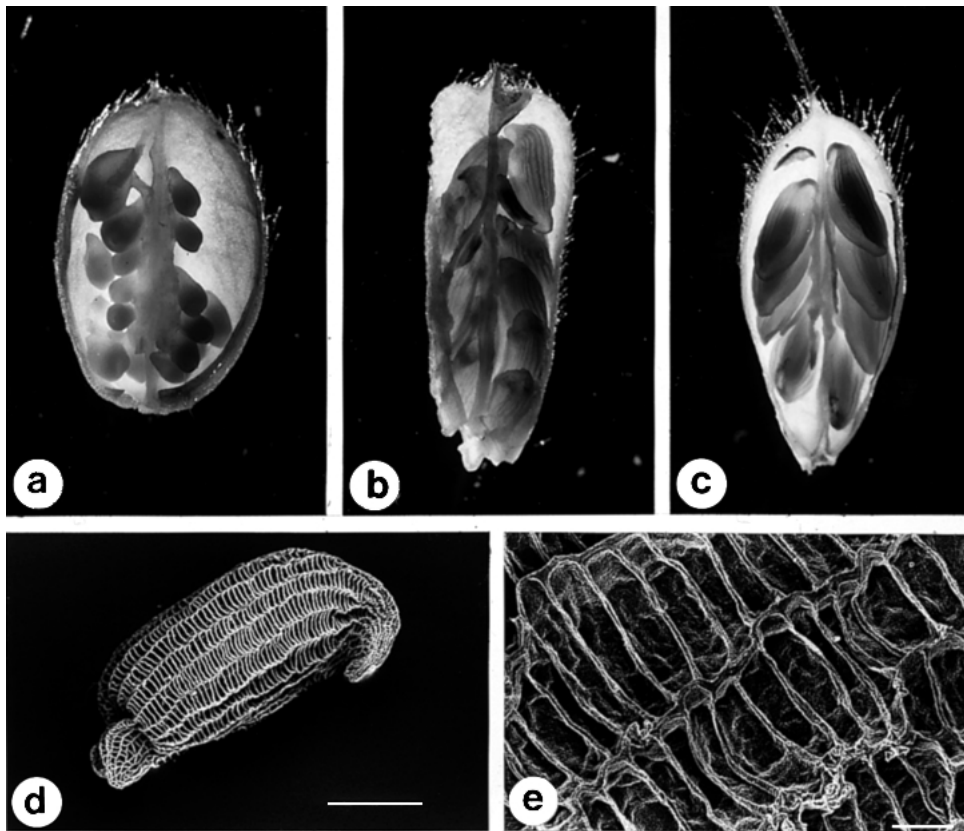


Abb. 5. Früchte und Samen (LM und REM) – Längsschnitte durch junge Kapseln von *Odontitella virgata* (a), *Macrosyringion glutinosum* (b) und *Odontites vernus* (c), d: Samen von *O. lanceolatus* (*O. luteus*-Gruppe) mit Ausschnitt aus der Oberfläche (e). – Maßstrich d = 0,5 mm, e = 50 µm. – Erklärungen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



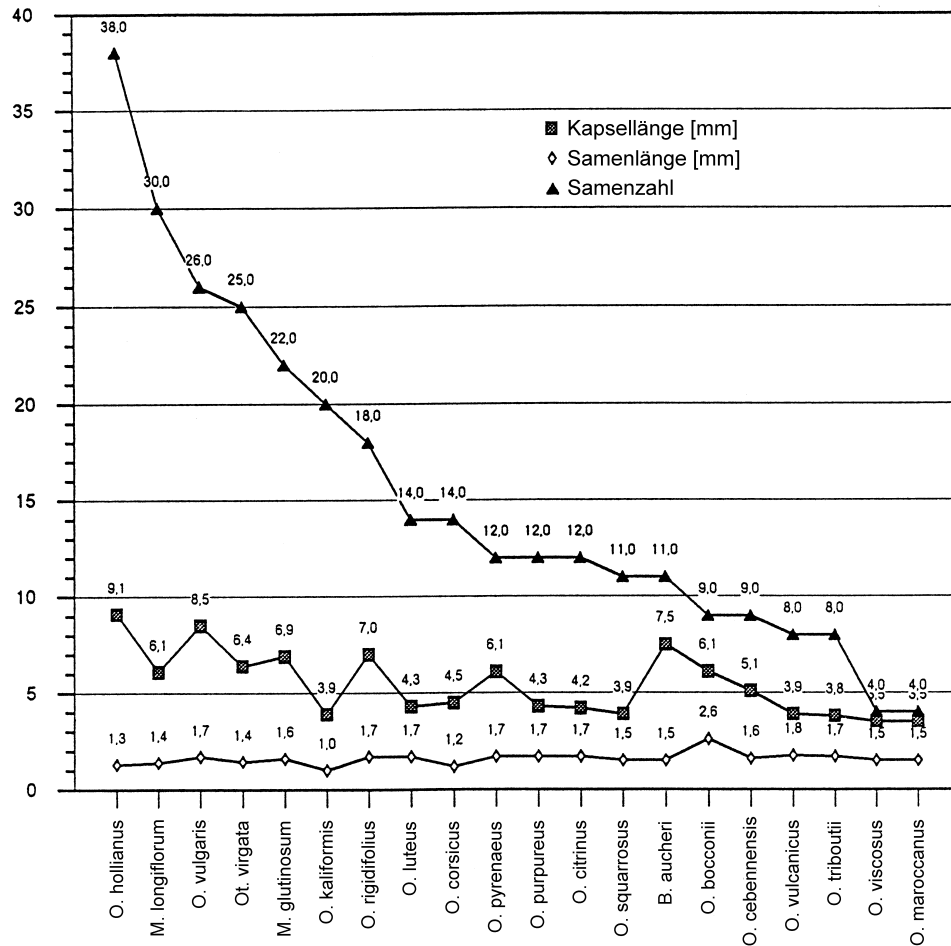


Abb. 6. Kapsellänge, Samenlänge und -zahl bei *Odontites*, *Odontitella*, *Macrosyringion* und *Bornmuellerantha*.

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 kaliformis*, *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 Zahntroste 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 Zahntroste 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



= 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 Dysploide 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. Auf's 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 (*Parentucellia*:  $n = 24$ ; *Lathraea*:  $n = 18$ ). Nur einmal ist bei den *Rhinantheae* offenbar die Grundzahl durch aufsteigende Dysploide 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. kalifornis*, *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 Blütenflüge (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 Hymenopteregruppen 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 an 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 Zahnrost-Arten häufig, doch flog jede Biene jeweils nur Blüten derselben Art an. Dies ist deshalb bemerkenswert, weil sich die Blüten der beiden Zahnroste 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 Staubsamen 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 breitflügelten Samen von *Bartsia alpina* werden auch an windgepeitschten Standorten höchstens 30 cm weit verfrachtet (Molau 1990). Im Gegensatz zu den Bartsien bleiben die flügellosen Zahnrost-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.

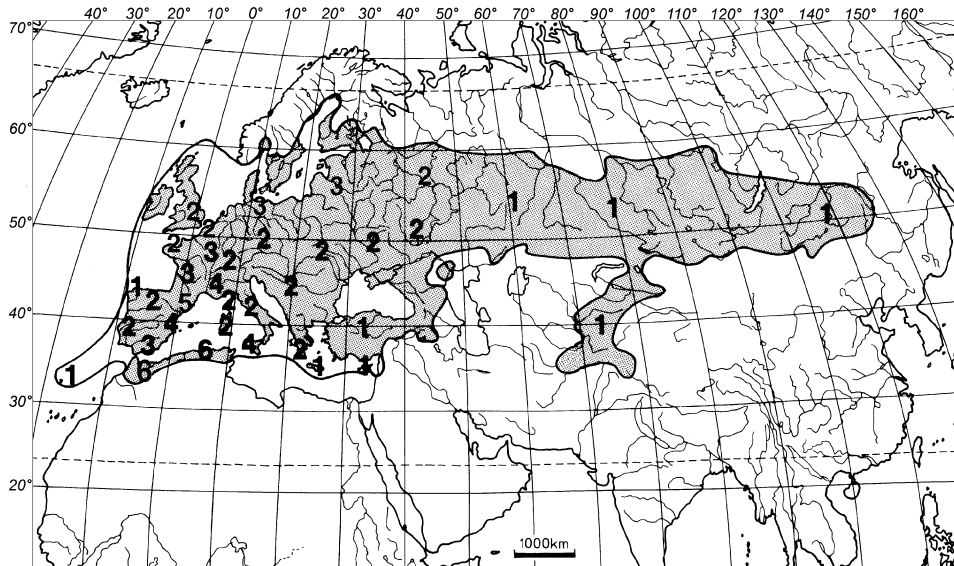


Abb. 9. Gattungsareal von *Odontites* s.str. mit Artenzahlen (verändert nach Bolliger 1993: Abb. 2).

*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 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 submediterran-pontische Gelbe Zahntröst (*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-Skandinavien) als auch über weite Teile des temperat-eurasiatischen 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-steinerne 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*-Arealen 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 beigefügt. 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) . . . . . *Bartsiella*
- Kelchzipfel breit-dreieckig, die unteren höchstens 2,57 so lang wie breit; (oder Kelchzipfel