

Eine neue *Viola arvensis*-Sippe aus Mitteleuropa

(mit einem Bestimmungsschlüssel für die Artengruppen
Viola tricolor / *V. lutea*)

Johannes D. Nauenburg, Bielefeld

Manuskript eingegangen am 11. Juni 1990

Einleitung

Pflanzen polymorpher Formenkreise wie der *Viola tricolor*-Gruppe sind mit den gängigen Bestimmungsschlüsseln, die sich notwendigerweise und bewusst auf wenige, eindeutige und leicht erkennbare Merkmale beschränken wollen, häufig schlecht und nicht zweifelsfrei zu unterscheiden. Grosse innerartliche Variabilität, ökologisch bedingte Modifikabilität sowie – hier nicht selten – interspezifische Hybridisierung erschweren die Zuordnung vieler Individuen.

Farb- und Grössenveränderungen parallel zur Altersentwicklung jeder Einzelblüte werden zuweilen in der Weise missdeutet, dass an einem Pflanzenindividuum ganz verschiedene Blüten («*Viola tricolor* und *V. arvensis*» z. B.) aufzutreten scheinen.

Hinsichtlich modifikativer Veränderungen in der Sektion *Melanium* der Gattung *Viola* kommt aber vor allem – das wird oft völlig übersehen – der Temperatur am Standort eine besondere Rolle zu; von einer Reihe Autoren wurde darauf hingewiesen (WITTRICK 1897, KNUTH 1898, GOEBEL 1908, BERTSCH 1914, GAMS 1925, BERGDOLT 1932, GERSTLAUER 1943). Grösse und Färbungsintensität der Blüten werden thermisch entscheidend beeinflusst, so dass dieselbe Pflanze mit dem phänologischen Jahresgang oder in grösserer Höhe im Gebirge u. U. sehr starke Abwandlungen erfährt, auch vegetativ. Auf eine kurze Formel gebracht: Kühle Witterung bewirkt grosse und kräftig violett gefärbte Blüten (die Gelbfärbung ist nicht merklich betroffen), Wärme kleine und blasse – das haben entsprechende Versuche eindeutig bekräftigt (NAUENBURG 1986). Einflüsse der Luftfeuchte, mehrfach vermutet (BECKER 1910, BERTSCH 1914, vgl. auch BERGDOLT 1932), konnten dagegen durch experimentelle Kultivierung nicht bestätigt werden (NAUENBURG 1986) – bezweifelt wurde ein solcher Zusammenhang bereits von GERSTLAUER (1943). Zusätzliche modifikatorische Einwirkungen auf die vegetative Gestalt der Pflanzen, das sei nur nebenbei erwähnt, gehen aber auch von der Wasser- und Nährstoffversorgung aus.

Angesichts der zu konstatierenden Dynamik im Gestaltwandel der Stiefmütterchen verwundert es nicht allzusehr, wenn in dieser Gruppe mit ihrer ohnehin grossen Formenfülle und komplexen Variation trotz vielfacher Bearbeitungen und Gliederungsversuche eine eigenständige Sippe lange Zeit unerkannt blieb und ihre Vertreter wechselweise verschiedenen beschriebenen Taxa zugeordnet wurden. Beobachtungen am Standort, zur phänotypischen Zusammensetzung zahlreicher Populationen, genaue Analyse von Geländeaufsammlungen besonders auch hinsichtlich Chromosomenzahl und Pollen-Zusammensetzung sowie Kontrollen an im Gewächshaus gehaltenen Pflanzen führten 1986 im Rahmen einer Dissertation zu einer Neubeschreibung, die hier einem breiteren Publikum vorgestellt werden soll.

***Viola arvensis* J. A. Murray subsp. *megalantha* Nauenb.**

Grossblütiges Acker-Stiefmütterchen

Typus: Schweiz, Bern-Wabern, südl. Ortsausgang, ca. 540 m ü. NN, aufgelassener Maisacker und angrenzende Bereiche; 25. 5. 1984; leg. J. D. Nauenburg 84-001. Holotyp in GOET, Isotypen ibid., in B, M und im Herb. Nauenburg.

Icon.: HEGI (1925) 5/1: tab. 186, fig. 6, 6a.

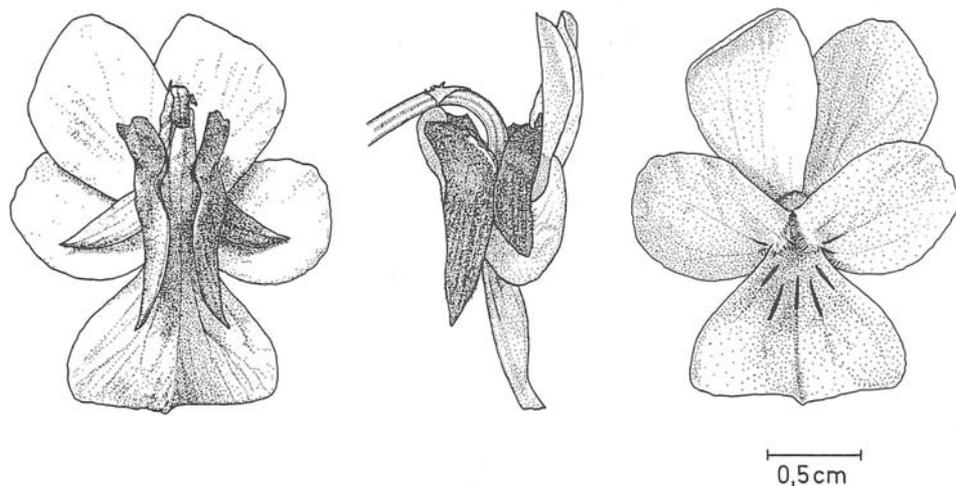


Abb. 1: Blüte von *Viola arvensis* subsp. *megalantha* zu Beginn der Vegetationsperiode.

Beschreibung

Pflanze winterannuell bzw. annuell, wahrscheinlich auch zweijährig. Vegetativ sich nicht von subsp. *arvensis* unterscheidend. Blüten bei Blühbeginn sehr gross, (18–)20–24(–26) mm lang und häufig mehr oder weniger stark blau überlaufen (die oberen Kronblätter am stärksten), das Orangegelb des Saftmals u. U. weit auf das untere Kronblatt ausstrahlend, im oberen Teil der

oberen Petalen öfters zusätzlich grosse, kräftig (violett-)purpurne Punkte; Blüten später deutlich kleiner (17,5–13 mm) und blasser; Kronblätter aber nie kürzer als die Kelchblätter; Krone flach (Petalen nicht trichterig nach vorn neigend); Sporn 3–5 mm lang, wenig bis erheblich länger als die Kelchblatt-Anhängsel; Lippe am Griffelkopf (Labellum) deutlich ausgebildet, allerdings kürzer als z. B. bei *V. tricolor*; Pollenkörner 0,5 bis 33% tetragon, 67 bis 98% pentagon, 0 bis 6% hexagon. Blüten meistens intensiv duftend (kräftiger als *V. tricolor*). Bestäubung durch Insekten. Blütezeit: April/Mai bis Oktober. Chromosomenzahl: $2n = 34$. Nur in montanen Gebieten, vor allem in Alpentälern. Auf offenen Böden: Äcker, Ruderalflächen, Erdhaufen etc., seltener an Wiesenrändern. Zur Soziologie vergleiche OBERDORFER (1990).

Gesehene Populationen und Herbarbelege

Hessen, Altweilnau/Ost; 6. 5. 1983, O. Nerlich (FR) – Ober-Österreich, Mühlviertel, Klaffer; 4. 5. 1983, J. Wurm-Zöchbauer (W) – Nieder-Österreich, Wachau, Dürnstein; 30. 6. 1926, J. Schneider (W) – NÖ, bei Ybbsitz, Krumpmühle, Mitterecksattel, 29. 6. 1919, K. Ronniger (W) – Westliche Steiermark, Bad Aussee; Mai 1904, L. Favarger in A. v. Hayek, Fl. stiriaca exs. 5, Nr. 236 – Schweiz, Kt. Aargau, zw. Reinach u. Triengen, Schiltwald; 17. 5. 1926, P. Müller (Z) – Österreich, Vorarlberg, nordwestl. Bludenz, Bludesch–Runkeline; Mai 1982, A. Polatschek (W) – Schweiz, Bern-Wabern (locus classicus, vgl. Typus) – Kt. Freiburg, nordwestl. Fribourg, Granges Paccot; V./VI. 1911, Jaquet (Z) – Graubünden, Oberhalbstein, Parsonz = Präsan; 19. 8. 1918, H. Schinz (Z) – Südtirol, Eppan; 22. 4. 1960, H. Vollrath – Schweiz, Kt. Wallis, nordwestl. Martigny, Salvan; V. 1902, F. O. Wolf (W. Becker, *Violae exsiccatae* V, 1903, No. 125 a) – Wallis, südl. Sitten, Salins; V. 1902, F. O. Wolf (W. Becker, l. c. 125 b) – Wallis, Saas-Fee (1900 m ü. NN); 6. 7. 1897, F. O. Wolf (Z) – Wallis, Dorf Simplon; VII. 1904, F. O. Wolf (Z) – Wallis, Zermatt; 23. 6. 1984, Nauenburg 84-047 – ibd.; V. 1901, F. O. Wolf (W. Becker, *Viol. exs. III*, 1902, No. 73) – ibd.; ob Zermatt (um 2000 m ü. NN, bisher höchstgelegenes Vorkommen); 14. 7. 1921, Furrer (Z) – Italien, Piemonte, Val Sesia, Alagna; 28. 7. 1903, Bicknell im Herb. W. Becker (Z).

Übergangspopulationen zur subspp. *arvensis* (Auswahl)

Sachsen-Anhalt, Eisleben; 27. 5. 1903, H. Eggers (JE) – Thüringen, Eichsfeld, Heiligenstadt; 7. 10. 1931, F. Neureuter (JE) – Schlesien, Breslau, Pöpelwitz; Mai 1893, H. Ziesché (JE) – Bayerisches Vogtland, zw. Regnitzlosau u. Schwesendorf; 4. 10. 1968, H. Vollrath – Bayern, südl. Bayreuth, Pegnitz; 8. 7. 1984, Nauenburg – Bayern, Nürnberg, Rosstall, Sickersdorf; 23. 6. 1902, O. Prechtelsbauer im Herb. W. Becker (Z) – Bayern, südl. Weiden/Oberpfalz, 7. 7. 1984, Nbg. – Oberpfalz, südwestl. Weiden, Schnaittenbach; 7. 7. 1984, Nbg. 84-071 – Oberpf., südwestl. Oberviechtach, Altweichelau; 6. 7. 1984, Nbg. – Vord. Bayer. Wald, nordöstl. Regensburg, südwestl. Nittenau, zw. St. Martin und Eschlbach; 25. 5. 1980, F. Schuhwerk 80-95 – Bayer. Wald, nordöstl. Deggendorf, Rusel, 5. 7. 1984, Nbg. 84-067 – Bayern, bei Neuburg/D., Bruck; 19. 5. 1905, L. Gerstlauer (M) – Bayern, zw. Deggendorf und Landshut, Rosenau; 5. 7. 1984, Nbg. 84-066 – Niederbayern, Kr. Landshut, bei Schönbrunn; 4. 5. 1905, F. X. Gierster (M) – Bayern, nordöstl. München, nördl. Dietersheim; 4. 7. 1984, Nbg. 84-064 – München, Oberwiesefeld; 1. 9. 1915, Gerstlauer (M) – München, bei Lohhof; 18. 5. 1964, W. Lippert (M) – Bayern, Günzburg/Donau, Reisingburg; 2. 6. 1970, H. u. H. Doppelbaur (M) – Günzburg; 3. 7. 1984, Nbg. 84-063 – Baden-Württemberg, südwestl. Biberach, Kleinwinnaden; 2. 7. 1984, Nbg. – Würt., nördl. Ravensburg, Blönnried; 2. 7. 1984, Nbg. 84-061 – Schweiz, Kt. Schaffhausen, nordwestl. Schaffhausen, Schleithem; o. Dat. (vor 1904), Vetter (Z) – Kt. Zürich, nordwestl. Winterthur, Glattfelden; 10. 5. 1912, F. Rohrer (Z) – Baden, Konstanz; 29. 6. 1984, Nbg. 84-059 – Nieder-Österreich, östl. Linz, Bad Kreuzen; 6. 6. 1984, Nbg. – NÖ, zw. Krens u. Melk, Aggstein, Langeck; VI. 1906, Wettstein (Z) – NÖ, Wiener Wald, Pfaffstätten; 14. 5. 1925, Korb (W) – NÖ, Waldviertel, Niederdonau; 20. 5. 1939, Korb (W) – NÖ, Lunz am See; 16. 6. 1944, W. Rothmaler (JE) – Ost-Steiermark, Söchau; IV. 1912, H. Sabransky (W) – Kärnten, Heiligenblut/Draba; VIII. 1900, R. v. Benz (KL) – Kärnten, Klagen-

furt, St. Thomas, westl. Schöpfendorf; 19. 5. 1957, A. Neumann (W) – Schweiz, Kt. Aargau, östl. Aarau, Ruppertswil, Schachen; 20. 6. 1946, H. G. Flück (Z) – nördl. Bern, Münchenbuchsee; 25. 5. 1984, Nbg. – Kt. Freiburg, östl. Fribourg, Bourguillon; 16. 7. 1913, Ch. Ruffieux (Z) – Kt. Bern, Saanen Bahnhof; 26. 6. 1984, Nbg. 84-054 – Wallis, Leuk/Rhone; 24. 6. 1984, Nbg. 84-050.

Synonymie

V. arvensis-Formenschwärme mit grösseren oder grossen Blüten bzw. auffälliger Färbung sind mehrfach als neue Taxa beschrieben worden und im folgenden ohne Unterschied zusammengestellt. Selbst bei Vorliegen des Originalmaterials (von *V. lloydii*, *V. peregrina* und *V. zahnii* wurden Typus- bzw. authentische Belege gesehen) ist die Interpretation problematisch: Aus einzelnen Exsikkaten kann weder die Zusammensetzung des Bestandes erschlossen werden (reine Populationen oder Übergänge zur subsp. *arvensis*) noch lässt sich der Umfang modifikativer Schwankung durch Standortfaktoren (Blütenverkleinerung im Sommer) abschätzen oder gar das Merkmal «Blütenduft» feststellen. Bei manchen dieser «Arten» ist sicher auch hybridogener Einfluss vorhanden: Die erwähnten *V. lloydii*-Pflanzen hatten eine zwischen *V. arvensis* und *V. tricolor* intermediäre Pollenzusammensetzung, und für *V. contempta* fand FOTHERGILL (1944) die Chromosomenzahl $2n = 40$. Im Prinzip ist der taxonomische Wert der Benennungen nur durch Aufsuchen der klassischen Fundorte nachzuvollziehen.

V. banatica Kit. ex Roem. et Schult., Syst. veg. 5: 382 (1819), e descr.

V. contempta Jord., Pugill. pl. nov. 24 (1852), e descr.

V. deseglisei Jord. ex Boreau, Fl. centre France ed. 3,2: 82 (1857), e descr.

V. lloydii Jord. ex Boreau, Fl. centre France ed. 3,2: 80 (1857), e descr. et v. s. (Z)

V. peregrina Jord. ex Boreau, Fl. centre France ed. 3,2: 82 (1857), e descr. et v. s. (Typen, Z)

V. zahnii Benz, Oesterr. Bot. Z. 53: 376 (1903), e descr. et v. s. (Typen, KL); kein interspezifischer Bastard, wie vom Beschreiber angenommen.

V. zarencznyi Zapałow., Bull. Int. Acad. Sci. Cracovie 1915, Cl. Sci. Math., Sér. B, Sci. Nat. 457 (1914), e descr.

[*V. arvensis* J. A. Murray var. *tricoloriformis* (Gerstl.) Oberd., Pflanzensoz. Exkursionsfl. ed. 2–4 (1962, 1970, 1979); e descr.; Basionym dieser Benennung ist ein nomen nudum].

Zur Phylogenie, Verbreitung und Bestimmung der *Viola arvensis*-Kleinsippen

Zweifellos repräsentieren die grossblütigen, stärker gefärbten, duftenden und obligat allogamen Vertreter der Art (subsp. *megalantha*) ein phylogenetisch älteres Stadium in der Entwicklung zu «typischer» selbstbestäubender *V. arvensis*. Nachdem die Evolution eine Pflanze hervorgebracht hatte, die standörtlich sehr gut angepasst und hinreichend konkurrenzfähig war, konnte das Konzept der freien Rekombination der Gene zur Erzeugung besonders

vitaler und ökologisch erfolgreicher Individuen aufgegeben werden. Durch Konservierung des genetischen Potentials und ein Sich-unabhängig-Machen von zufallsbedingter Insektenbestäubung mittels Autogamie – verbunden mit Blütenreduktion – wurde das «System» weiter «optimiert». Die Veränderungsprozesse während der Sippengesehe haben jedoch nicht zu einer Abänderung der Chromosomen-Ausstattung geführt.

Es ist anzunehmen, dass die entwicklungsgeschichtlich älteren Linien (subsp. *megalantha*) von den jüngeren, ausbreitungsbiologisch erfolgreichereren (subsp. *arvensis*) überflügelt und zurückgedrängt werden. Rückzugsgebiete sind montane Bereiche (Alpentäler), während im collinen Vorland verschiedentlich Mischpopulationen festzustellen sind. In solchen Beständen sind alle denkbaren Merkmals-Kombinationen zwischen beiden Sippen anzutreffen; die Eigenschaften «Grossblütigkeit» und «langes Labellum» treten jedoch häufig gekoppelt auf («These two genes are linked together», CLAUSEN 1926).

Nördlich der süddeutschen Mischzone, die sich Richtung Thüringer Wald, Ostharz und Erzgebirge fortsetzt, sind grossblütige Pflanzen eine Ausnahme. Herbarmaterial belegt die Existenz eines Mischgebietes auch in Österreich (Abb. 3); genauere Kartierungen, vor allem auch von subsp. *megalantha* selbst, stehen noch aus.

Um die Beschreibung einer Mischform mit etwas blauem Anflug handelt es sich m. E. auch bei *V. arvensis* subsp. *curtisepala* Wittr. var. *ornata* W. Becker 1901, Viol. exs. 2. Lief. Nr. 50, von Lengefeld (Harz). Dagegen liegen die von WITTRÖCK (1897) aufgestellten Unterarten *communis*, *patens* (klein- und trichterblütig), *curtisepala* (grösserblütig) und *sublilacina* (deutliche Blaufärbung) – von NEUMAN (1901) zu Varietäten herabgestuft – alle im Variations-Spektrum der subsp. *arvensis*. Grossblütigkeit, Blaufärbung etc. scheinen hier Atavismen zu sein, deren Anlage im Genom bis in die Gegenwart tradiert wurde und die noch hin und wieder zur Ausprägung kommen. Die von PETTET (1964a, b) in Grossbritannien studierten mutmasslichen «Intermediärformen» zwischen *V. tricolor* und *V. arvensis* sind – nach der gegebenen Beschreibung – ebenfalls bei subsp. *arvensis* einzureihen.

PETTET hat darauf hingewiesen, daß solche «Zwischenformen», die innerhalb von Populationen kleinblütiger *V. arvensis* auftreten, in Kultur leicht wieder ihren interspezifischen Charakter verlieren können. Er legt dar, daß diese Individuen aufgrund phänotypischer Plastizität Zwischenformen nur vortäuschen und sich chromosomal und in der Pollen-Zusammensetzung einwandfrei als zu *V. arvensis* gehörig erweisen.

PETTET (l. c.) erörtert ausführlich, wie stabile «Zwischenformen», die experimentell erzeugten Hybriden aus *V. tricolor* und kleinblütiger *V. arvensis* grobmorphologisch gleichen, entstanden sein könnten. Es könnte sich, wie CLAUSEN (1926) annahm, um «stabilisierte» Hybridschwärme nach vorangegangener zwischenartlicher Bastardierung (*V. arvensis* × *V. tricolor*) und nachfolgender Introgression handeln. PETTET schliesst aus seinen Ergebnissen (und das kann unterstrichen werden), dass die natürlich auftretende Vermischung das Variationsmuster der beiden Arten nicht wesentlich beeinflusst. Da die intermediären Morphotypen karyologisch (Auftreten einer stabilen Chromosomenzahl von $2n = 34$) und in der Pollen-Zusammensetzung praktisch mit *V. arvensis*

übereinstimmen, müßte eine mehrmalige Rückkreuzung mit *V. arvensis* (d. h. subsp. *arvensis*) stattgefunden haben. Diese ist aber mit der fremdbestäubten *V. tricolor* viel wahrscheinlicher als mit der selbstbestäubenden kleinblütigen *V. arvensis*. Wenn richtig ist, dass auf den *arvensis*-Extrachromosomen eine Anzahl von «Inhibitorgenen» liegt, die eine Reduktion von Blütenteilen bewirken (CLAUSEN 1926), würde eine Rückkreuzung mit kleinblütiger *V. arvensis* sicher eher einen kleinblütigen *V. arvensis*-Typ ergeben als die betrachteten «Zwischenformen». (Nach Ermittlung der Chromosomenzahl $2n = 34$ auch für die grossblütige Sippe ist CLAUSENS These zweifelhaft geworden.)

PETTET folgert aus seinen Überlegungen, es müsse gefordert werden, die cytologisch regelmässigen und nicht aufspaltenden «Zwischenformen» als (extreme) Varianten einer ziemlich variablen *V. arvensis* zu betrachten. Man darf annehmen, dass die kleinblütige *V. arvensis* sich aus einem fremdbestäubten Stiefmütterchen entwickelt hat, und dass die «Zwischenformen» Stadien repräsentieren, die diesem Typ nahestehen, oder aber Überreste einer Phase zwischen beiden darstellen (PETTET 1964 b).

Was PETTET im Blick auf britische «Intermediärformen» resümiert, kann in vollem Umfang für subsp. *megalantha* und die Übergänge zur subsp. *arvensis* bekräftigt werden. Es ist notwendig, das Bild «typischer» *V. arvensis* im Sinne von «kleinblütig und autogam» aufzugeben. In der Literatur ist es zu einer Einengung des Artkonzeptes gekommen, gleichwohl v. HALLER (1768) in der Diagnose (als Grundlage der gültigen Benennung durch MURRAY 1770) die gesamte Variationsbreite der Art berücksichtigte. «Ausnahmen» wurden für gewöhnlich zumindest nicht hinreichend verschlüsselt – und darin liegt der Grund, dass subsp. *megalantha* und die Übergangsformen in den seltensten Fällen als *V. arvensis* erkannt werden.

Vorkommen von «*Viola polychroma* Kerner und ihrer kleinblütigen Form» im Alpenvorland, über die GERSTLAUER (1908) berichtete, stellen ohne Zweifel Übergangsbestände von *V. arvensis* subsp. *megalantha* zu subsp. *arvensis* dar. Im Herbarium der Staatssammlung München fanden sich verschiedene Exsikkate mit dem aufgestempelten Vermerk «Für die floristische Kartierung ausgewertet», die als *V. tricolor* bestimmt wurden, aber *V. arvensis* repräsentieren . . . Auch mit *V. tricolor* subsp. *saxatilis* (subsp. *subalpina*) ist die subsp. *megalantha* verwechselt worden. (In dieser Weise ist vermutlich die Beobachtung MURRS 1923 zu deuten, der «überall auf Brachäckern *V. saxatilis* in ssp. *arvensis*» übergehen sah und umgekehrt.)

BECKER (1910) hatte die Gestalt der Stipeln zum wichtigsten Kriterium für die systematische Gliederung der *V. tricolor*-Verwandtschaft erhoben, was zu vielfachen Fehldiagnosen führte – seine *megalantha*-Aufsammlungen rechnete er zu «*V. alpestris*», z. T. zur «ssp. *zermattensis*» («*V. alpestris*» ist später als «*V. tricolor* var. *alpestris*» bezeichnet); nur in einem Fall korrigierte BECKER in seinen «*Violae exsiccatae*» eine Determination schliesslich in «*V. arvensis* partim verg. ad *tricolorem*».

Alle oben zitierten Herbarbelege sind von den früheren Sammlern einem der genannten Taxa zugewiesen, in keinem Fall jedoch für *V. arvensis* gehalten worden. Auch bei der Ansprache der beiden nunmehr unterschiedenen Subspezies bleibt eine Schwierigkeit bestehen: Die im Jahresgang stark schwan-

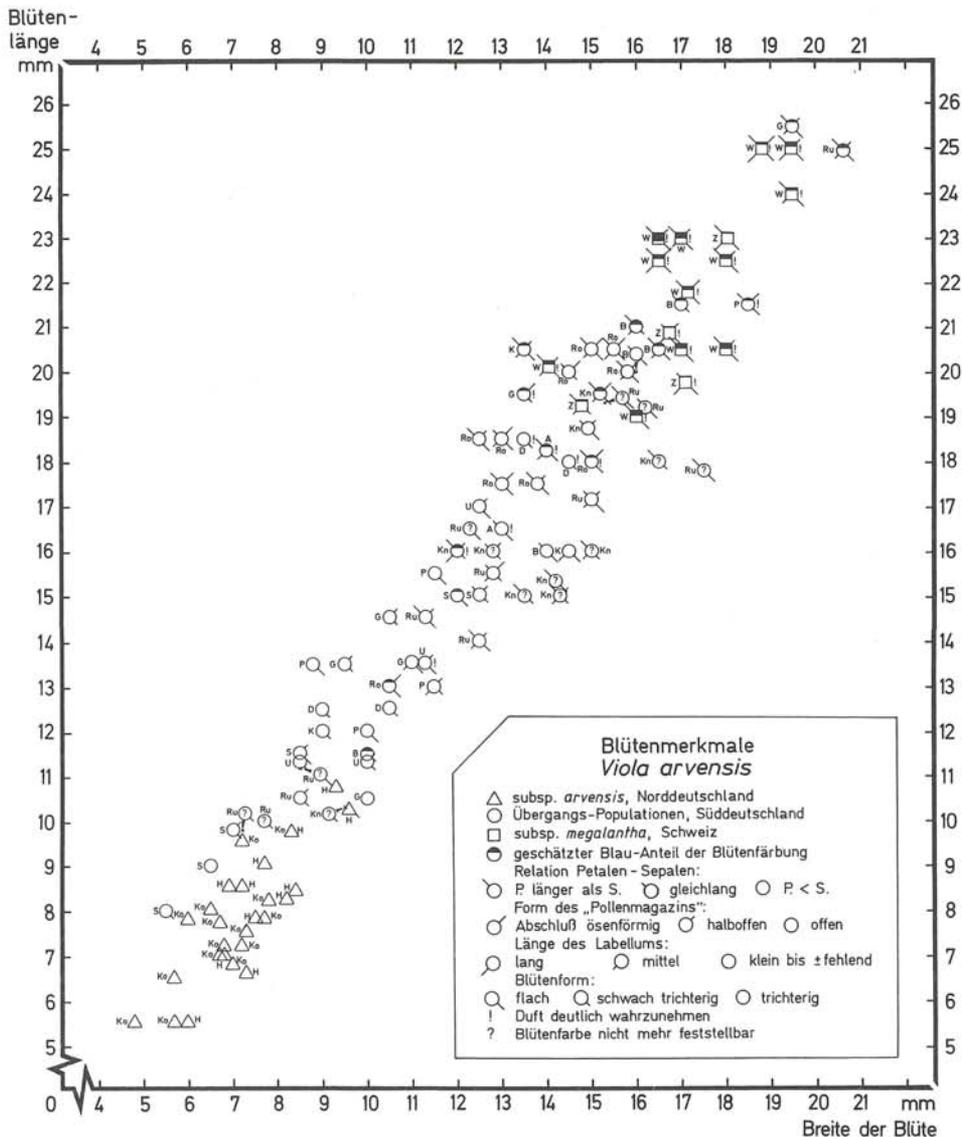
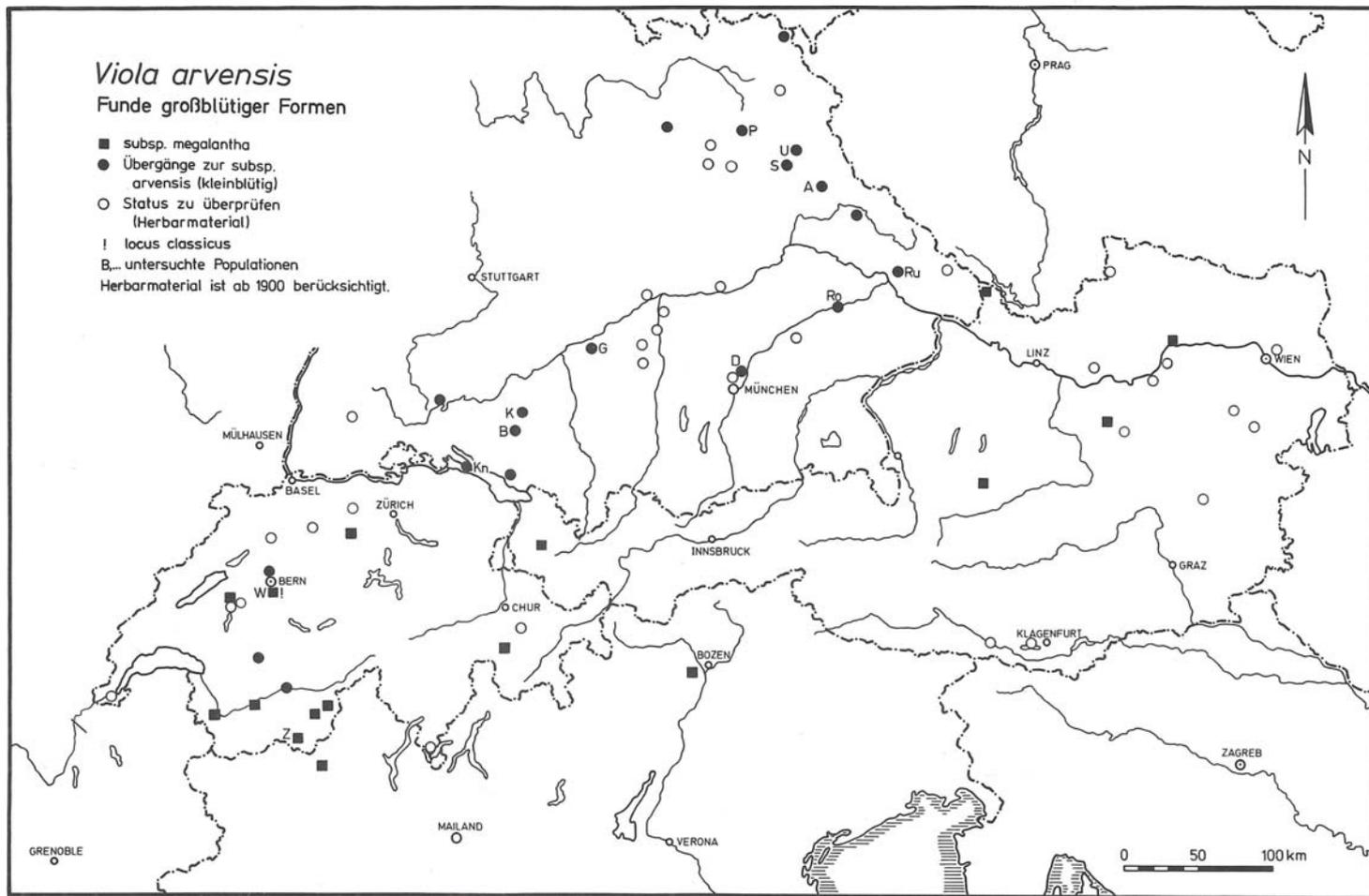


Abb. 2: *Viola arvensis*, Merkmale adulter Einzelblüten von Pflanzen süddeutscher Populationen mit weiter phänotypischer Amplitude dieser Merkmale.

Zum Vergleich sind auch Daten rein grossblütiger (Frühjahrs-)Populationen aus der Schweiz und rein kleinblütiger (Sommer-)Populationen aus Norddeutschland dargestellt.

Ortsangaben: W Bern-Wabern, Z Zermatt; A Altweichelau, B Aulendorf-Blönried, R Dietersheim, G Günzburg, K Kleinwinnaden, Kn Konstanz, P Pegnitz, Ro Rosenau, Ru Rusel, S Schnaittenbach, U Unterwildenau; H Göttingen-Herberhausen, Ko Pattensen-Koldingen



kende Blütengrösse und -färbung macht in manchen Fällen eine Zuordnung nicht einfach.

Zusammenfassung

In der *Viola tricolor*-Gruppe unterliegen v. a. generative Merkmale einer erheblichen thermischen Modifikation (Zunahme der Grösse und Färbungsintensität blauer Blüten in kühlem Klima). Das trifft auch für *Viola arvensis* J. A. Murray subsp. *megalantha* Nauenb. zu. Ermittlungen der Chromosomenzahl, der Pollen-Zusammensetzung, die vegetativen und ökologischen Merkmale erweisen zweifelsfrei die Zugehörigkeit dieser bisher offenbar stets verkannten Sippe zu *V. arvensis*. Es ist notwendig, die Vorstellung von *V. arvensis* im Sinne von «kleinblütig und autogam» zu revidieren.

Die subsp. *megalantha* repräsentiert Überreste eines entwicklungsgeschichtlich älteren Stadiums; ihre Blüten sind noch nicht reduziert, nicht selbstbestäubend, oft lebhaft blau gefärbt und duften meistens relativ stark. Der Übergang zur Autogamie bei subsp. *arvensis* ging (mit allen blütenmorphologischen Konsequenzen) ohne Änderung der Chromosomenzahl vor sich. Allem Anschein nach wird subsp. *megalantha* von der reproduktionsbiologisch erfolgreicher subsp. *arvensis* nach und nach verdrängt und existiert in Reinpopulationen nur noch in Restarealen der collin-montanen Stufe.

Summary

In the *Viola tricolor* group, there are mainly the generative features which are considerably influenced by temperature factors (size increase and colour intensity of the blue flowers in a cool climate). This also applies to *Viola arvensis* J. A. Murray subsp. *megalantha* Nauenb. Determination of chromosome numbers and the quality of pollen, as well as vegetative and ecological features prove without doubt that this taxon belongs to the species *V. arvensis*. Up to the present, this has always been misunderstood. It is necessary to dispense with the idea of *V. arvensis* being «small of flower and autogamous».

The subsp. *megalantha* represents the remnants of a stage that goes further back in evolution; its flowers are not reduced, they show no self-pollination, they often have a distinct blue colouring and usually have a relatively intense scent. The change to autogamy in subsp. *arvensis* (with all its consequences on the morphology of flower) has come about without change in the number of chromosomes. To all appearances, subsp. *megalantha* is gradually being superseded by subsp. *arvensis* which is more successful in reproduction and distribution. In pure populations subsp. *megalantha* only continues to exist in a few remaining areas in the colline-montane zone.

Abb. 3: Bisher erfasste Vorkommen grossblütiger *Viola arvensis* in Zentraleuropa.

Das hessische Vorkommen von Altweilnau, auffallend weit nördlich gelegen, ist in der Karte noch nicht berücksichtigt. Ortsangaben der mit Buchstaben bezeichneten Mischbestände siehe Abb. 2.

Literatur

- 1910 BECKER, W.: Die Violen der Schweiz. Neue Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 45 (1).
- 1932 BERGDOLT, E.: Morphologische und physiologische Untersuchungen über *Viola*, zugleich ein Beitrag zur Lösung des Problems der Kleistogamie. Bot. Abh. 20.
- 1914 BERTSCH, K.: Beiträge zur Kenntnis unserer Veilchen und Hieracien. Jahresh. Vereins Vaterl. Naturk. Württemberg 70: 189–216.
- 1926 CLAUSEN, J.: Genetical and cytological investigations on *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* Murr. Hereditas 8: 1–156.
- 1944 FOTHERGILL, P. G.: Studies in *Viola* IV. The somatic cytology and taxonomy of our British species of the genus *Viola*. New Phytol. 43: 23–35.
- 1925 GAMS, H.: Violaceae. In: HEGI, G. (et al.): Illustrierte Flora von Mittel-Europa Bd. 5, I (Dicotyledones Teil III).
- 1908 GERSTLAUER, L.: *Viola polychroma* Kerner und ihre kleinblütige Form. Mitt. Bayer. Bot. Ges. 2 (8): 134–136 u. 2 (9): 143–146.
- 1943 GERSTLAUER, L.: Vorschläge zur Systematik der einheimischen Veilchen. Ber. Bayer. Bot. Ges. 26: 12–55.
- 1908 GOEBEL, K.: Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig u. Berlin.
- 1768 v. HALLER, A.: Historia stirpium indigenarum Helvetiae inchoata 1. Bern.
- 1898 KNUTH, P.: Handbuch der Blütenbiologie II, 1. Leipzig.
- 1923 MURR, J.: Neue Uebersicht über die Farn- und Blütenpflanzen von Vorarlberg und Liechtenstein. H. 1. Bregenz.
- 1770 MURRAY, I. (J.) A.: Prodromus designationis stirpium Gottingensium. Göttingen.
- 1986 NAUENBURG, J. D.: Untersuchungen zur Variabilität, Ökologie und Systematik der *Viola tricolor*-Gruppe in Mitteleuropa. Diss. Univ. Göttingen.
- 1990 NAUENBURG, J. D.: Taxonomie und Korrekturen zur Nomenklatur von *Viola tricolor* L. s. l. in Mitteleuropa. Willdenowia 20 (1): im Druck.
- 1901 NEUMAN, L. M.: Sveriges flora (Fanerogamerna). Lund.
- 1990 OBERDORFER, E.: Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 6. Aufl. Stuttgart.
- 1964a PETTET, A.: Studies in British pansies I. Chromosome numbers and pollen assemblages. Watsonia 6 (1): 39–50.
- 1964b PETTET, A.: Studies in British pansies II. The status of some intermediates between *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* Murr. Watsonia 6 (1): 51–69.
- 1897 WITTRÖCK, V. B.: *Viola*-Studien I. Morfologisk-biologiska och systematiska studier öfver *Viola tricolor* (L.) och hennes närmare anförvandter (De *Viola tricolore* (L.) aliisque speciebus sectionis *Melanii*). Acta Horti Berg. 2 (1).

Bestimmungs-Schlüssel für die Artengruppen *Viola tricolor* L. und *V. lutea* Huds. für Mitteleuropa

- 1 Kronblätter kürzer als die Kelchblätter (Sicht von rückwärts!), manchmal gleich lang, Blüten weniger als ungefähr 15 mm lang, Krone oft trichterig; Pflanzen in der Regel einjährig, autogam 2
- 1' Kronblätter die Kelchblätter in der Regel deutlich bis erheblich überragend, Blüten länger als 15 mm, Krone flach; Pflanzen ein- oder mehrjährig, nicht autogam 3
- 2 Pflanzen gewöhnlich klein bis winzig (unter 15 cm), zuweilen (sehr) stark behaart bzw. steifborstig; Stipeln meist handförmig geteilt, ihr Endabschnitt blattartig und nur wenig kleiner als das zugehörige Blatt, übrige Abschnitte sehr verlängert, linealisch (bis lanzettlich), oft vorn gerundet; grösste Blätter rundlich bis oval, abgerundet, beiderseits mit 1–2 (–4) Kerben *V. kitaibeliana* Schult.

- 2' Pflanzen selten unter 10 cm groß, nicht auffällig behaart; Stipeln fiederig geteilt, ihr Endabschnitt deutlich kleiner und einfacher gestaltet als das zugehörige Blatt, übrige Abschnitte nicht auffällig verlängert und meist pfriemlich; grösste Blätter nicht rund, beiderseits fast immer mit 5 Kerben
V. arvensis J. A. Murray subsp. *arvensis*
- 3 Blüten gelblich-weisslich, nicht selten ± blau überlaufen und/oder am Oberrand der beiden oberen Petalen mit Flecken von purpurner oder purpurvioletter Farbe; Lippe am Griffelkopf (Labellum) klein ($\frac{1}{7}$ – $\frac{1}{8}$ Durchmesser des Narbenkopfes); Pollenkörner überwiegend 5kantig, die übrigen 4- oder 6kantig
V. arvensis J. A. Murray subsp. *megalantha* Nauenb.
- 3' Blüten ± violett oder gelb; Lippe am Griffelkopf lang und wohlausgebildet ($\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{6}$ Narbenkopf-Durchmesser); Pollenkörner überwiegend 4kantig, die übrigen 3- oder 5kantig 4
- 4 Stipeln meist klein und mit wenig vergrössertem, ganzrandigem Mittelabschnitt; Pflanzen mit unterirdischen Ausläufern; Sporne 1,3- bis 2,5mal so lang wie die Kelchblatt-Anhängsel 5
- 4' Stipeln mit stärker vergrössertem, selten ungekerbtem Mittelabschnitt; Pflanzen ohne unterirdische Ausläufer; Sporne ein- bis zweimal so lang wie die Kelchblatt-Anhängsel 7
- 5 Stengel kräftig, unterirdische Stengel kurz kriechend; Pflanzen der montanen bis subalpinen Stufe; nicht auf Schwermetallböden
 Stengeldurchmesser < 1 mm: *V. lutea* Huds. subsp. *lutea*
 Stengeldurchmesser > 1 mm:
V. lutea Huds. subsp. *sudetica* (Willd.) W. Becker
- 5' Stengel ± zart, unterirdische Stengel weit kriechend; Schwermetallpflanzen der planaren bis collinen Stufe 6
- 6 Blüten gelb, manchmal von oben her schwach bläulich
V. lutea Huds. subsp. *calaminaria* (Ging.) Nauenb.
- 6' Blüten purpurviolett bis blau *V. guestphalica* Nauenb.
- 7 Sprosse niederliegend oder aufsteigend; Pflanzen oft hypogäisch reich verzweigt; kahl oder sehr schwach behaart (gilt nicht für die westeuropäische var. *pesneauii*); Blätter derb und ausser den basalen meist ziemlich schmal, Stipeln entsprechend schmal und durchweg bis auf den Grund geteilt (ohne flächige Basis); Pflanzen generell mehrjährig; Vorkommen in Küstendünen
V. tricolor L. subsp. *curtisii* (E. Forst.) Syme
- 7' Sprosse aufsteigend bis aufrecht; Verzweigungen stets oberirdisch; Pflanzen gering, aber deutlich behaart; Blätter weniger derb und sich gewöhnlich erst oberwärts verschmälernd; Stipeln selten bis auf den Grund geteilt (öfter mit flächiger Basis); gelegentlich einjährige Formen vorkommend 8
- 8 Blüten gelb, ab und zu von oben her schwach bläulich überlaufen; mehrjährige Gebirgspflanzen
V. tricolor L. subsp. *saxatilis* (F. W. Schmidt) Arcang.
- 8' Blüten in der Regel (purpur-)violett bis violettblau, unteres Kronblatt manchmal weisslich bleibend (Blüten «tricolor»)
V. tricolor L. subsp. *tricolor* 9
- 9 Pflanzen schwach bis mässig saurer Böden im planaren bis montanen Bereich, ein- bis mehrjährig *var. tricolor*

9' Mehrjährige Gebirgspflanzen, bevorzugt auf basischem Untergrund wachsend
var. *polychroma* (A. Kern.) Gams

Anschrift des Verfassers:

Dr. Johannes D. Nauenburg, Universität/Fakultät Biologie, Postfach 8640, D(W)-4800 Bielefeld 1.