

## EINLEITUNG

Die Gattung *Leucanthemum* Mill. ist mit ca. 70 Taxa von Sibirien bis Nordafrika verbreitet, wobei die Mannigfaltigkeitszentren in den Gebirgen Mittel- und Südwesteuropas sowie Nordwestafrikas liegen.

Systematische Schwierigkeiten bei der Erforschung dieser Gattung liegen auf zwei Ebenen. Einerseits machen die vielfältigen Beziehungen im sogenannten *Chrysanthemum*-Komplex – einer zusammengehörigen Gruppe innerhalb der Tribus *Anthemideae* – die generische Klassifizierung schwierig, andererseits wirkt die taxonomische Gliederung der Gattung mit ihren zum Teil sehr nah verwandten Sippen erhebliche Probleme auf, die sich aus der großen morphologischen Ähnlichkeit der Sippen ergeben.

Klassische Versuche einer Gliederung des *Chrysanthemum*-Komplexes basierten auf wenigen unzuverlässigen Merkmalen und führten zu keinen befriedigenden Ergebnissen. Erst seit relativ kurzer Zeit ist es möglich, mit Hilfe von Morphologie, Fruchtanatomie, Embryologie, Phytochemie und Chorologie eine Reihe natürlich umgrenzter und homogener Artengruppen zu unterscheiden. Während in Zentraleuropa die Gattung *Leucanthemum* gut abgegrenzt ist, bestehen auf der Iberischen Halbinsel vielfältige Beziehungen zu anderen Gruppen.

Karyologische Studien der Gattung *Leucanthemum* ergaben, daß die Polyploidisierung einen der Hauptdifferenzierungsmechanismen innerhalb dieser Gruppe darstellt. Angesichts der komplexen chromosomalen Verhältnisse stand fest, daß eine erfolversprechende Revision nur über einen biosystematischen Ansatz möglich war, und karyologische Untersuchungen im Mittelpunkt der Bearbeitung stehen mußten. Selbstverständlich brachte dies ausgedehnte Sammelreisen und aufwendige Kulturmaßnahmen umfangreichen Materials mit sich. Bald zeigte sich auch, daß in öffentlichen Sammlungen vorhandenes Herbarmaterial für eine moderne Bearbeitung unzureichend war und erheblicher Ergänzungen durch eigene Aufsammlungen bedurfte.

Inzwischen liegen für weite Bereiche Europas neuere, auch die wichtigen karyologischen Daten berücksichtigende Publikationen vor. Die letzte Zusammenchau der Gattung *Leucanthemum* für einen Teilbereich der Iberischen Halbinsel stellt aber immer noch die von WILLKOMM & LANGE (1870) dar, in welcher für Spanien nur neun der 26 heute unterschiedenen Sippen enthalten sind. Weil aber gerade die Iberische Halbinsel als Mannigfaltigkeits- und wohl auch Entwicklungszentrum der Gattung *Leucanthemum* und eines Teils des *Chrysanthemum*-Komplexes betrachtet werden muß, war eine auf moderne taxonomische Methoden gestützte Bearbeitung für diesen Bereich ein dringendes, lange überfälliges Anliegen.

Hier möchte ich all denen danken, welche zum Gelingen der vorliegenden Arbeit beigetragen haben. Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. J. Grau für die Überlassung der Aufgabe und die vielfältige Unterstützung, welche mir im Verlauf der Untersuchungen gewährt wurde. Den Herren Prof. Dr. D. Podlech und F. Hellwig und nicht zuletzt dem leider zu früh verstorbenen Prof. Dr. H. Merxmüller danke ich für viele hilfreiche Gespräche und Diskussionen sowie meinen Exkursionsbegleitern Frau Ch. Prem, Herrn J. Pedrol und Frau E. Bayón für ihre Zusammenarbeit während der langen und oft beschwerlichen Reisen.

Durch die Aufsammlung von Lebend- oder Herbarmaterial unterstützten mich insbesondere Herr F. Hellwig (München) und Frau E. Bayón (Madrid) sowie Herr I. Aizpuru (San Sebastián), Frau Dr. E. Bayer (München), Herr Dr. S. Castroviejo (Madrid), Frau Dr. P. Catalán (San Sebastián), Herr P. Galán (Madrid), Herr Dr. G. Heubl (München), Herr Dr. A. Kress (München), Herr Dr. W. Lippert (München), Herr Dr. G. López González (Madrid), Herr M. Luceño (Madrid), Herr F. Muñoz Garmendia (Madrid), Herr G. Nieto Feliner (Madrid), Herr Ch. Oberprieler (München), Herr P. Vargas (Madrid) und Herr Dr. L. Villar (Jaca). Sehr hilfreich waren in dankenswerter Weise bei der Literaturbeschaffung und durch vielfältige Hinweise Frau E. Bayón (Madrid), Herr Prof. Dr. C. Favarger (Neuchâtel), Herr Dr. C. Fernández López (Jaén), Herr Dr. W. Gutermann (Wien), Herr Dr. J.-G. Knoph (Berlin), Herr M. Krähenbühl (Neuchâtel), Herr Dr. M. Laínz (Gijón), Herr Dr. A. Polatschek (Wien), Herr Dr. J. Rosselló (Palma de Mallorca) und Frau Dr. M. Saint-Martin (Toulouse) sowie mein Vater durch die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Bei den Direktoren der im folgenden Kapitel aufgeführten öffentlichen Sammlungen und den Eigentümern der Privatherbarien bedanke ich mich für die leihweise Überlassung des Pflanzenmaterials und den Mitarbeitern am Institut des Botanischen Gartens zu Madrid, insbesondere seinem Direktor Herrn Dr. S. Castroviejo und Herrn F. Muñoz Garmendia für die freundliche Aufnahme und mannigfache Unterstützung.

Dank schulde ich auch der Studienstiftung des deutschen Volkes für die Gewährung eines Promotionsstipendiums und einer Reisekostenbeihilfe und dem Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD), der einen halbjährigen Forschungsaufenthalt in Madrid förderte.

## ALLGEMEINER TEIL

### MATERIAL, ANORDNUNG UND DARSTELLUNG

#### Material

Untersuchungen an kultivierten Pflanzen sowie umfangreiche eigene Aufsammlungen bilden die Grundlage der vorliegenden Revision. Nach Abschluß der Arbeiten wurde ein vollständiger Satz dieses Materials in der Botanischen Staatssammlung München (M) hinterlegt. An herbarisierten Pflanzen stand zusätzlich das in folgenden öffentlichen Herbarien (Abkürzungen gemäß *Index Herbariorum*, 7. Aufl., HOLMGREN & al., 1981) und Privatsammlungen aufbewahrte Material zur Verfügung:

B	Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem
BC	Institut Botànic de Barcelona (Hauptherbar)
BC-Cadevall	Institut Botànic de Barcelona (Herbar J. Cadevall)
BC-Sennen	Institut Botànic de Barcelona (Herbar F. Sennen)
BCC	Facultad de Biología, Universidad de Barcelona
C-Lange	Botanical Museum and Herbarium Copenhagen (Typen aus dem Herbar J. Lange)
COI	Instituto Botânico, Universidade de Coimbra (Hauptherbar)
COI-Willkomm	Instituto Botânico, Universidade de Coimbra (Herbar M. Willkomm)
G	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève (Hauptherbar)
G-DC	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève (Herbar A. P. De Candolle)
GDA	Cátedra de Botánica, Facultad de Farmacia, Universidad de Granada
GOET	Systematisch-Geobotanisches Institut der Universität Göttingen
GZU	Institut für Botanik, Graz
LISU	Museu, Laboratório e Jardim Botânico, Lisboa
LY-Bonaparte	Département de Biologie Végétale de l'Université de Lyon, Villeurbanne (Herbar R. N. Bonaparte)
LY-Gandoger	Département de Biologie Végétale de l'Université de Lyon, Villeurbanne (Herbar M. Gandoger)
LY-Rouy	Département de Biologie Végétale de l'Université de Lyon, Villeurbanne (Herbar G. Rouy)

M	Botanische Staatssammlung München
MA	Real Jardín Botánico, Madrid
MAF	Facultad de Farmacia, Universidad Complutense de Madrid
NEU	Institut de Botanique de l'Université de Neuchâtel
P	Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Phanérogamie, Paris (Hauptherbar)
P-Desfontaines	Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Phanérogamie, Paris (Herbar R. L. Desfontaines)
PO	Instituto de Botânica "Dr. Gonçalo Sampaio", Universidade do Porto
SANT	Facultad de Farmacia, Universidad de Santiago de Compostela
TL	Laboratoire de Botanique, Université Paul Sabatier, Toulouse (Hauptherbar)
TL-Timbal-Lagrave	Laboratoire de Botanique, Université Paul Sabatier, Toulouse (Herbar E. Timbal-Lagrave)
TLJ-Lapeyrouse	Jardin Botanique de Toulouse (Herbar P. de Lapeyrouse)
VAL	Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de Valencia, Burjasot
W	Botanische Abteilung, Naturhistorisches Museum Wien
WU	Institut für Botanik und Botanischer Garten der Universität Wien (Hauptherbar)
WU-Keck	Institut für Botanik und Botanischer Garten der Universität Wien (Herbar K. Keck)
WU-Kerner	Institut für Botanik und Botanischer Garten der Universität Wien (Herbar A. J. Kerner von Marilaun)
Herb. Aranzadi	Sociedad de Ciencias Aranzadi, San Sebastián
Herb. Granada	Facultad de Ciencias, Universidad de Granada
Herb. Jaca	Instituto Pirenaico de Ecología, Jaca
Herb. León	Facultad de Ciencias, Universidad de León
Herb. Lourizán	Centro de Investigaciones Forestales, Pontevedra (Hauptherbar)
Herb. Lourizán-Merino	Centro de Investigaciones Forestales, Pontevedra (Herbar B. Merino)
Herb. Mallorca	Facultad de Ciencias, Universidad de Palma de Mallorca
Herb. Murcia	Facultad de Ciencias, Universidad de Murcia
Herb. Vitoria	Instituto Alavés de la Naturaleza, Vitoria
Herb. Gutermann	Herbarium W. Gutermann, Wien
Herb. Hellwig	Herbarium F. Hellwig, München
Herb. Heubl	Herbarium G. R. Heubl, München
Herb. Kreß	Herbarium A. Kreß, München
Herb. Lago	Herbarium E. Lago, Madrid
Herb. Laínz	Herbarium M. Laínz, Gijón
Herb. Podlech	Herbarium D. Podlech, München
Herb. Vogt	Herbarium R. Vogt, Berlin

Bei Kenntnis der speziellen Verhältnisse in der Gattung *Leucanthemum* wird klar, daß eine über die klassischen Versuche hinausreichende systematische Revi-

sion dieser Gruppe nur auf zytologischen Untersuchungen gegründet sein kann. Die Aufsammlung und Kultivierung umfangreichen Pflanzenmaterials ist dafür unabdingbare Voraussetzung. Daher wurden zu diesem Zweck in den Sommermonaten der Jahre 1985, 1986, 1987 und 1988 ausgedehnte Exkursionen in alle Regionen des Untersuchungsgebietes unternommen. Nur durch diesen Aufwand war es möglich, mit Ausnahme einer Unterart von *L. vulgare*, alle Sippen am Standort zu untersuchen und Aufsammlungen von ca. 350 Lokalitäten in Kultur zu nehmen. In der Regel wurden lebende Pflanzen transportiert oder die Herkunft über die Aussaat reifer Früchte gesichert. Zusätzlich war es in seltenen Fällen auch noch möglich, aus Herbarbögen der oben genannten Sammlungen gewonnenes Fruchtmaterial zum Keimen zu bringen.

Die Kultur der Pflanzen erfolgte sowohl im Gewächshaus des Instituts für Systematische Botanik in München als auch in Freilandbeeten des Botanischen Gartens in München und des Real Jardín Botánico in Madrid. Die Pflanzen wurden hierfür einheitlich in Töpfen mit gut durchlässiger Gartenerde (Torf- und Sandbeimischung) gehalten, welche zur Konstanthaltung der Bodenfeuchte in Beete eingesenkt waren.

#### Anordnung und Darstellung

Die drei Sektionen der Gattung *Leucanthemum* werden in der Reihenfolge Sect. *Leucanthemum*, Sect. *EunuchoGLOSSUM* und Sect. *Rhodanthemum* abgehandelt. Innerhalb der Sect. *Leucanthemum* ist der Ploidiegrad als Anordnungsprinzip gewählt.

Im Artkopf werden alle zuordenbaren Synonyme in der Reihenfolge homotypisch ( $\equiv$ ), heterotypisch (=) und sonstige "Synonyme", wie ungültige Namen oder häufig auftretende Fehlinterpretationen (–) zitiert. Es folgen für jeden Namen unter *Ind. loc.* Informationen zur Typuslokalität oder allgemeine geographische Details aus dem Protolog der Originalbeschreibung. Die Angaben vom Etikett des Typus werden unter *Holo-* oder *Lectotypus* bzw. – falls eine abschließende Typisierung eines Namens nicht möglich war – unter *Typus* aufgeführt.

Wenn bereits frühere Abbildungen eines Taxons existieren, werden diese unter *Abb.* vor den eigenen Darstellungen (*Eigene Abb.*) zitiert.

Als letzter Punkt im Artkopf folgen unter *Exs.* die aus dem Untersuchungsgebiet stammenden Exsiccata der Sippe mit Angabe der Ausgabennummer und des Namens, unter dem sie verteilt wurden.

Den Beschreibungen liegen Untersuchungen an getrocknetem wie lebendem Material zugrunde und sie umfassen die gesamte Variationsbreite der Sippen. Die Meßwerte wurden aber ausschließlich an getrockneten und gepreßten Pflanzen ermittelt.

Im Köpfchen- und Involucrubereich ergeben sich durch die unterschiedlich starke Pressung manchmal erhebliche Meßungenauigkeiten und eine Verwischung der zum Teil beträchtlichen Größenunterschiede. Auf Grund der Trocknung muß in allen Teilen mit einem Schwund von ca. 10 % gerechnet werden.

Bei Maßangaben mit Extremwerten in Klammern schließen die Werte außerhalb derselben mindestens 80 % der untersuchten Pflanzen ein. Bezüglich der

meßtechnischen Erfassung morphologischer Merkmale wird auf Abb. 3 und 4 verwiesen.

Die karyologischen und palynologischen Methoden werden bei den Einzelkapiteln vorgestellt.

Die Zeichnungen sollen dazu beitragen, das Charakteristische hervorzuheben und Unterschiede zwischen den Sippen zu betonen, welche aus den die gesamte Variationsbreite der Sippen umfassenden Beschreibungen oft nur schwer herauszulesen sind.

Alle unterschiedenen Sippen wurden im Habitus dargestellt, wenn es auch wegen der beträchtlichen Variabilität in manchen Fällen nicht einfach war, eine "typische" Pflanze abzubilden.

In den Darstellungen der Blattspektren folgen von links nach rechts Grundblätter, untere Stengelblätter sowie mittlere und obere Stengelblätter. Als *untere Stengelblätter* werden die gestielten Blätter des unteren Stengeldrittels bezeichnet, als *mittlere Stengelblätter* die sitzenden Blätter des mittleren Stengeldrittels und als *obere Stengelblätter* die oft stark reduzierten Blätter des oberen Stengeldrittels. Je nach Ausmaß der Variabilität in diesem Bereich wurde eine unterschiedliche Zahl von Blattspektren abgebildet. Weil die Schwankungsbreite der Blattgröße in der Gesamtgattung sehr groß ist, mußten bei der Darstellung unterschiedliche Vergrößerungs- oder Verkleinerungsmaßstäbe gewählt werden. Innerhalb der einzelnen Verwandtschaftsgruppen (Sektionen) sind allerdings die Blattabbildungen aus Gründen der Vergleichbarkeit in einheitlichem Maßstab gehalten.

Die Detailzeichnungen (Hüllblätter, Achänen, Blüten) wurden für alle Arten, mit Ausnahme von *L. lacustre*, im gleichen Vergrößerungsmaßstab ausgeführt.

Alle von mir bearbeiteten Belege wurden kartiert, und die karyologisch geprüften Aufsammlungen jeweils mit Sternsignatur hervorgehoben. Aus der Literatur entnommene Verbreitungsangaben gehen nur bei zweifelsfreien Verhältnissen mit offener Signatur in die Karten ein.

Die Fundortlisten sind immer in der Reihung Spanien, Portugal, Frankreich und Nordafrika erstellt, während die Verwaltungseinheiten (Provinzen, Distrikte, Départements, Gouvernements, Wilaya) alphabetisch angeordnet sind.

## HISTORISCHER ÜBERBLICK

Inhalt dieses Kapitels ist eine chronologische Zusammenstellung bedeutender Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Leucanthemum*. Dabei werden die wichtigsten Ein- und Aufteilungen der Sippen des sogenannten *Chrysanthemum*-Komplexes in systematischen Abhandlungen, Revisionen und Floren vom 17. Jahrhundert bis zum heutigen Tag diskutiert. Die auf der Iberischen Halbinsel vertretenen Taxa finden hierbei eine besondere Berücksichtigung.

Die Erforschungsgeschichte der Gattung *Leucanthemum* läßt eine Gliederung in drei Abschnitte zu. Eine erste Phase reicht von den Anfängen der Pflanzenkunde bis zur Anerkennung als taxonomische Einheit durch TOURNEFORT im ausgehenden 17. Jahrhundert. Der zweite Abschnitt umfaßt die Zeit von 1694 bis zum Anfang des 20. Jahrhunderts und ist durch die Entwicklung divergierender Klassifikationsvorschläge gekennzeichnet, wobei die Studien von BRIQUET (1916)

am Ende dieser Periode stehen. Im dritten Abschnitt kommt es dann zur Überprüfung der bestehenden Gliederungen und zur Erarbeitung neuer Konzepte durch die Einbeziehung von Ergebnissen neuerer Forschungsrichtungen wie Karyologie, Embryologie und Phytochemie.

Der Name *Leucanthemum* leitet sich vom griechischen λευκός (leukós = weiß) und άνθεμος (ánthemos = Blume) ab. DIOSKURIDES bezeichnete mit diesem Namen verschiedene *Matricaria*-, *Anthemis*- und "*Chrysanthemum*"-Arten mit weißen Zungenblüten.

Bei den "Vätern der Pflanzenkunde" (SPRENGEL, 1817), O. BRUNFELS, H. BOCK und L. FUCHS werden die Wiesenmargueriten als *Bellis major* (TRAGUS, 1539; FUCHS, 1542) bzw. *Oculus bovis* (BRUNFELS, 1530) geführt. Auch die ersten Abbildungen, die zweifelsfrei *Leucanthemum*-Arten zugeordnet werden können, finden sich bereits bei diesen Autoren. In den Kräuterbüchern des 16. und 17. Jahrhunderts stehen die Margueriten unter *Bellis* (MATTHIOLUS, 1565; CAMERARIUS, 1586; DODOENS, 1616) oder *Bellium* (TABERNAEMONTANUS, 1588-1591). Die Darstellungen dieser Autoren wurden später sehr oft zitiert.

Auch die ersten Botaniker, welche sich mit der systematischen Gliederung des Pflanzenreiches beschäftigten, wie zum Beispiel BAUHIN (1623), MORISON (1680) oder RAY (1682), führten in ihren Systemen die Margueriten noch unter *Bellis*.

Die Gattung *Leucanthemum* als taxonomische Einheit richtete TOURNEFORT in seinen *Elémens de Botanique* (TOURNEFORT, 1694) ein. Er weist in der kurzen Phrase "La marguerite est un genre de plante dont la fleur et la fruit sont tout-à-fait semblables à la fleur et au fruit du Chrysanthemum; mais la couronne de ces fleurs est blanche" auf die weitgehende Übereinstimmung mit der Gattung *Chrysanthemum* hin, hebt als einziges Unterscheidungsmerkmal die Färbung der Zungenblüten hervor und lieferte 1700 und 1719 auch die ersten ausreichenden und zuordenbaren Artbeschreibungen.

In der Folge findet die neue Gattung bei den meisten seiner Zeitgenossen Anerkennung, wie zum Beispiel bei BOERHAAVE (1710), RUPPIUS (1718) und MAGNOL (1720). Andere Autoren, wie RAY (1703) und HERRMANN (1690) ziehen es dagegen weiterhin vor, die weißen Margueriten unter *Bellis* zu führen. Eine andere Gruppe, zu der auch LINNÉ (1737a, 1737b, 1737c) gehört, verweist *Leucanthemum* Tourn. in die Synonymie von *Chrysanthemum*.

VAILLANT (1722) entwirft ein stärker abweichendes Gattungskonzept und stellt die von TOURNEFORT unter *Chrysanthemum* und *Leucanthemum* geführten Sippen in die Gattungen *Matricaria* und *Bellidioides*. Den Namen *Leucanthemum* verwirft er zugunsten von *Bellidioides* Vaill. mit der Begründung: "On a crû que pour exprimer ce genre, on devoit préférer le nom *Bellidioides* à celui de *Leucanthemum*, duquel s'est servi l'Auteur des *Institutions de Botanique*, vû que ce dernier nom n'auroit pû convenir aux espèces à fleurs jaunes."

LINNÉ unterscheidet in *Genera plantarum* (LINNÉ, 1737a, 1754) die Gattungen *Chrysanthemum*, *Matricaria* und *Tanacetum* als unabhängige Taxa. *Leucanthemum* Tourn. hingegen erkennt er nicht an und verweist es in die Synonymie von *Chrysanthemum*. Er faßte *Chrysanthemum* sehr weit und führte unter dieser Gattung in *Species plantarum* (LINNÉ, 1753) 14 Arten auf, von denen heute nicht weniger als 12 in andere Gattungen (*Tanacetum* L., *Leucanthemum* Mill., *Leucanthemella* Tzvelev, *Argyranthemum* Webb. ex Schultz-Bip., *Leucanthemopsis* (Giroux) Heywood, *Dendranthema* Desmoulins und *Plagiatus* L'Hér. ex DC.)

plaziert werden. LINNÉ erwähnte 1753 mit *Chrysanthemum leucanthemum*, *Chr. montanum*, *Chr. graminifolium* und *Chr. monspeliense* vier Arten, die *Leucanthemum* Mill. im heutigen Sinne zugehören.

In der Folgezeit wurde immer wieder der Versuch unternommen, das heterogene Gattungskonzept von LINNÉ zu verbessern und zu einer befriedigenderen Gliederung zu kommen. Die wechselnde Bewertung einzelner Merkmale führte dann im weiteren Verlauf zu den bekannten extrem verworrenen nomenklatorischen Verhältnissen innerhalb dieser Verwandtschaftsgruppe.

Nach dem nomenklatorischen Startpunkt im Jahre 1753 lieferte MILLER in der vierten Auflage seines *The gardeners dictionary* (MILLER, 1754) mit der kurzen Phrase "It agrees in very respect with the *Chrysanthemum*, except in the Colour of its Semi-florets, which in these are constantly white" die erste Erwähnung von *Leucanthemum* als Gattung, welche alle Voraussetzungen für eine gültige Beschreibung erfüllt. Im Gegensatz hierzu sind die von ihm aufgezählten Arten nicht gültig, weil die binäre Nomenklatur noch keine Anwendung fand. MILLERS Gattung *Leucanthemum* basiert ganz auf der von TOURNEFORT (1694, 1700, 1719), was auch in dem weitgehend übereinstimmenden Text zum Ausdruck kommt.

ADANSON, dem vor Anerkennung der Beschreibungen von MILLER (vergl. DRUCE, 1914) lange Zeit die Autorschaft für *Leucanthemum* zugeschrieben wurde, läßt die Blütenfärbung außer Acht und benutzt in seinen *Familles des plantes* (ADANSON, 1763) für die Unterscheidung von *Leucanthemum* und *Matricaria* das Fehlen bzw. Vorhandensein eines Pappus "membrane courte dentée" an den Achänen als Differenzierungsmerkmal. Die Gattung *Chrysanthemum* findet bei ihm keine Anerkennung.

Dagegen zieht LAMARCK in *Flore française* (LAMARCK, 1779) wieder die Zungenblütenfärbung zur Unterscheidung der Gattungen *Leucanthemum* und *Chrysanthemum* heran. Bei der Überführung von *Chrysanthemum leucanthemum* L. in die Gattung *Leucanthemum* vollzieht er die jetzt notwendige Namensänderung in *L. vulgare* Lam.. Zugleich werden weitere von LINNÉ beschriebene Arten umkombiniert.

Ein extrem weit angelegtes Gattungskonzept verwendet DESROUSSEAU für seine Bearbeitung der Gruppe im dritten Band von LAMARCKS *Encyclopédie méthodique. Botanique* (LAMARCK, 1792). Er verwirft zusätzlich die von LINNÉ (1737a, 1754) vollzogene Trennung von *Chrysanthemum* und *Matricaria* mit den Worten "La considération du caractère membraneux ou non membraneux des écailles intérieures du calice commun, dont Linné a fait usage pour séparer le *Matricaria* du *Chrysanthemum*, est une de ces considérations minutieuses, équivoques dans bien des cas, et qui ne sont pas dignes d'offrir une distinction générique" als unzureichend begründet und faßt die beiden Gruppen unter *Matricaria* zusammen.

Diese derart weit gefaßte und dadurch extrem inhomogene Gattung *Matricaria* wird zwar von POIRET (1814, 1823) in der Fortführung des von LAMARCK begründeten Werkes beibehalten, findet aber ansonsten keine Anerkennung.

Einen weiteren Versuch taxonomischer Verwertung der Ausbildung eines Pappus machen HALLER (1768) und GAERTNER (1790-1792) mit ihrer Unterscheidung der Gattung *Pyrethrum* "Semen corona dentata ornatum" von *Matricaria* "Semen non coronata".

In der Folge wird immer wieder versucht, diesen Ansatz auf verschiedenen Ebenen für die Gliederung von *Chrysanthemum* s.l. zu benützen. So unterscheidet WILLDENOW in seiner Bearbeitung der fünften Auflage der *Species plantarum* (WILLDENOW, 1803) *Chrysanthemum* "pappus nullus" von *Pyrethrum* "pappus marginatus" auf Grund des Pappusmerkmals. Wie unsicher dieses für die Unterteilung der Gruppe ist, wird deutlich in der Plazierung nah verwandter Sippen, wie zum Beispiel *Leucanthemum atratum* und *L. halleri* in verschiedenen Gattungen.

Neben anderen Autoren faßt GAUDIN (1829) *Chrysanthemum* wieder weiter und unterscheidet *Matricaria* "semina corona destituta" und *Pyrethrum* "semina margine scariosa coronata" auf Sektionsebene.

LESSING geht in seiner *Synopsis generum Compositarum* (LESSING, 1832) in der Verwendung dieses Merkmalsbereiches noch einen Schritt weiter, indem er die Ausbildung eines Pappus an Scheiben- bzw. Randblüten als Kriterium für die Gruppenbildung einbezieht. Er stellt die Gattung *Phalacrodiscus* Less. auf, welche durch kahle Scheibenblütenachänen und pappustragende Randblütenfrüchte charakterisiert ist. Davon unterscheidet sich *Chrysanthemum* auf Grund ausschließlich kahler Achänen und *Pyrethrum* durch den an allen Früchten des Köpfchens ausgebildeten Pappus. Auch diese Klassifikation brachte keinen bedeutenden Fortschritt, denn weiterhin wurden nah verwandte und heute zu *Leucanthemum* gestellte Sippen drei verschiedenen Gattungen zugeordnet.

Infolge Festlegung auf einzelne Merkmale, wie Vorhandensein oder Fehlen von Zungenblüten (*Tanacetum*), Färbung der Krone oder Ausbildung eines Pappus und deren Überbewertung kam man zu keiner befriedigenden Gattungsklassifikation.

Erst die auf mehrere Merkmale gegründeten Gattungsdiagnosen von DE CANDOLLE im sechsten Band seines monumentalen *Prodromus systematicis naturalis regni vegetabilis* (DE CANDOLLE, 1838) brachten neue Erkenntnisse bezüglich der generischen Verhältnisse innerhalb der Gruppe. *Leucanthemum* ist bei DE CANDOLLE unter anderem durch heterogame Köpfchen mit weiblichen oder selten auch neutralen Zungen- und zwittrigen Scheibenblüten, ein kahles und flaches bzw. konvexes Receptaculum sowie homomorphe, gerippte Achänen charakterisiert, die bei den Scheibenblüten immer kahl, bei den Zungenblüten ebenso kahl oder aber mit einem Pappus versehen sind. *Chrysanthemum* s.s. ist auf der Basis seiner heteromorphen Achänen unterschieden, *Pyrethrum* und *Tanacetum* durch den an allen Blüten ausgebildeten Pappus.

DE CANDOLLE unterteilt *Leucanthemum* auf Basis der Geschlechtsverhältnisse in den Köpfchen sowie der Ausbildung eines Pappus in vier Sektionen, die folgendermaßen definiert werden: "1) *PhalacroGLOSSUM* – *Achaenia* radii etiam ut disci omnino calva. Flores radii foeminei. 2) *PhalacroDISCUS* – *Achaenia* disci epapposa, radii pappo coroniformi saepius unilaterali superata. Flores radii foeminei. 3) *Eunuchoglossum* – *Achaenia* pappo unilaterali donata, disci omnino calva. Flores radii neutri steriles. 4) *Phalacrocarpum* – *Achaenia* disci et radii calva. Ligulae styliferae fertiles. Flores disci steriles."

Er realisierte bereits sehr gut die Sonderstellung der einjährigen Margueriten, was in der Anmerkung "An genus proprium" im Anschluß an die Diagnose der Sektion *Eunuchoglossum* zum Ausdruck kommt.

DE CANDOLLE (1838) beschreibt mit *L. ircutianum* eine neue Art und über-

führt das kurz zuvor von GAY (in PERREYMOND, 1833) beschriebene *Chrysanthemum pallens* sowie das von RAMOND DE CARBONNIÈRES (1800) benannte *Chrysanthemum maximum* in die Gattung *Leucanthemum*.

Wenn auch seine Klassifikation einen klaren Fortschritt gegenüber den früheren Gliederungsversuchen darstellt, ist sie dennoch weit von einer befriedigenden Einteilung entfernt. Die von ihm beibehaltene, unhaltbare Trennung der Gattungen *Pyrethrum* und *Tanacetum* auf Grund unbedeutender Köpfchenmerkmale (discoïd/radiat) kann als Beispiel dienen.

SCHULTZ BIPONTINUS stellt in seinen Studien *Über die Tanaceteen* (SCHULTZ BIPONTINUS, 1844) eine Reihe neuer Merkmale aus dem Bereich der Achänenmorphologie vor, auf die er diese Revision der europäischen Sippen des *Chrysanthemum*-Komplexes gründet. Das bedeutendste Ergebnis seiner Bearbeitung ist wohl die Verwerfung der generischen Unterscheidung von *Pyrethrum* und *Tanacetum*. Er überführt viele Sippen in letztere Gattung, weil sie Vorrang gegenüber *Pyrethrum* hat. SCHULTZ BIPONTINUS trieb die Anwendung seiner karpologischen Merkmale sehr weit, was die Unterscheidung einer Vielzahl kleinster Gattungen mit sich brachte. In Bezug auf *Leucanthemum* ergaben sich aus seinen Untersuchungen keine neuen Erkenntnisse.

Eine erste kritische Betrachtung des taxonomischen Wertes bisher für die Gliederung des Formenkreises verwendeter Merkmale liefert FENZL (1853), der das Pappusmerkmal als sehr variabel erkennt und es als Kriterium für die Unterscheidung von Gattungen ablehnt. In Konsequenz weist er *Leucanthemum* als Untergattung einer sehr weit gefaßten Gattung *Tanacetum* zu, *Chrysanthemum* bleibt jedoch auf Grund der Heterokarpie unterschieden. FENZL vertritt auch ein ähnlich weites Artkonzept und ordnet nahezu alle bis dahin bekannten Sippen als Varietäten oder Spielarten unter *Tanacetum leucanthemum* ein.

REICHENBACH fil. präsentiert in den *Icones florum germanicae et helveticae* (REICHENBACH, 1853-1854) eine leicht modifizierte Variante des Systems von SCHULTZ BIPONTINUS. Innerhalb einer großen Gattung *Tanacetum* wird erstmals auf Grund der Blütenstandsmorphologie eine Sektion *Leucanthemum* "capitula in caulium elongatorum apicibus solitaria" von einer Sektion *Pyrethrum* "capitula in ramis composito corymbosis" unterschieden.

WILLKOMM & LANGE behalten in *Prodromus Florae Hispanicae* (WILLKOMM & LANGE, 1870) im Prinzip die Gliederung von DE CANDOLLE bei, nehmen aber die Sektion *Phalacrocarpum* und die Sippen der Sektion *EunuchoGLOSSUM* als unabhängige Gattungen aus *Leucanthemum* sensu DC. heraus. Ihre Gattung *Leucanthemum* umfaßt somit DE CANDOLLES Sektionen *PhalacroGLOSSUM* und *Phalacrodiscus* und damit alle heute in *Leucanthemum* sect. *Leucanthemum* stehenden Sippen der spanischen Flora.

WILLKOMM & LANGE unterscheiden in diesem bis heute wichtigsten Florenwerk Spaniens fünf *Leucanthemum*-Arten. Zwei weitere Sippen, die heute zu *Leucanthemum* gestellt werden, finden sich nun in zwei Nachbargattungen, das von POIRET (1789) aus Nordafrika beschriebene *Chrysanthemum paludosum* in *Hymenostemma*, während das von BOISSIER (1839-1845) benannte *Pyrethrum arundanum* weiterhin in der Gattung *Pyrethrum* verbleibt.

Weitere bereits im 19. Jahrhundert erkannte Sippen, welche auch heute noch Bestand haben, sind die beiden in Portugal endemischen Arten *L. lacustre* und

*L. sylvaticum*, die von BROTERO (1804) unter *Chrysanthemum* beschrieben wurden, sowie *L. gracilicaule* (DUFOUR, 1820) und *L. decipiens* (POMEL, 1874-1875).

Eine Gegenreaktion auf die weitreichende Aufsplitterung von *Chrysanthemum* sensu LINNÉ kam mit den Bearbeitungen der *Anthemideae-Chrysantheminae* in den beiden großen enzyklopädischen Werken des ausgehenden 19. Jahrhunderts von BENTHAM (in BENTHAM & HOOKER, 1873) und HOFFMANN (1890-1894). Beide Autoren etablieren die Gattung *Chrysanthemum* wieder in der Umschreibung von LINNÉ. Eine Untergliederung erfolgt auf Sektionsebene, wobei die Sippen der Gattung *Leucanthemum* heutiger Betrachtungsweise in der Sektion *Pyrethrum* plaziert werden.

An der Wende zum 20. Jahrhundert war die Situation sehr verwirrend, wobei die Mehrheit doch wieder eine weit gefaßte Gattung *Chrysanthemum*, unter Einschluß von *Leucanthemum*, *Pyrethrum* und meist auch *Tanacetum* favorisierte. Eine Verbesserung dieser unbefriedigenden Verhältnisse war nur noch durch die Erschließung neuer Merkmalsbereiche zu erwarten.

Den klärenden und wahrscheinlich bedeutendsten Beitrag zur Systematik des sogenannten *Chrysanthemum*-Komplexes lieferte BRIQUET in seiner Bearbeitung dieser Gruppe für die *Flore des Alpes Maritimes* von E. BURNAT (1916).

BRIQUET führt nach seinen Untersuchungen über die Achänenstruktur (Anatomie und Morphologie) weitreichende Umgruppierungen innerhalb des *Chrysanthemum*-Komplexes durch. Er folgert, daß die Karpologie der Schlüssel zum Verständnis der Verhältnisse innerhalb dieser Gruppe ist und schreibt (p. 72): "En réalité, la carpologie des *Chrysantheminées*, actuellement esquissées d'après les caractères extérieurs, doit devenir ... le fondement de la systématique de ce groupe, mais à condition qu'il soit fait une étude critique complétée par l'anatomie, ce qui n'a pas été le cas jusqu'ici" und "... la structure du fruit est appelée à jouer à l'avenir dans la systématique des Composées un rôle analogue à celui qu'elle joue actuellement dans celle des Umbellifères".

BRIQUET unterscheidet die drei Hauptgruppen *Leucanthemum* Mill., *Tanacetum* L. und *Chrysanthemum* L. aufgrund der Achänensymmetrie (homomorph/heteromorph) und des Fehlens bzw. Vorhandenseins bestimmter Perikarpmodifikationen wie zum Beispiel Schleimzellen, Rippen oder Sekretkanäle.

Die schon von SCHULTZ BIPONTINUS (1844) als inakzeptabel erkannte, von vielen späteren Autoren (z. B. BENTHAM, 1873) aber wieder aufgenommene Verbindung von *Chrysanthemum* und *Pyrethrum* in Unterscheidung von *Tanacetum* wird erneut verworfen.

Die Gattung *Leucanthemum* ist bei BRIQUET (1916) unter anderem folgendermaßen definiert: "Akènes homomorphes, ... pourvus de 10 côtes microptériques portant sur le dos des cellules épicarpiques myxogènes, a vallécules profondes renfermant chacune un canal sécréteur volumineux. ... embryon a cotylédons transversaux." *Tanacetum* ist bei ihm durch nur undeutlich ausgebildete Rippen und die fehlenden Schleimzellen bzw. Sekretkanäle unterschieden, die Gattung *Chrysanthemum* durch heteromorphe Achänen und das Fehlen von Schleimzellen und Sekretkanälen charakterisiert.

Es lagen damit erstmals Kriterien für eine befriedigende Trennung zumindest der Hauptgruppen des *Chrysanthemum*-Komplexes vor. Eine Erklärung dafür, daß viele spätere Autoren bis in die heutige Zeit trotzdem auf der Klassifikation von HOFFMANN (1890-1894) beharrten, liegt möglicherweise daran, daß die rich-

tungweisenden Ergebnisse von BRIQUET zunächst in einer Lokalflora veröffentlicht und nur langsam bekannt wurden. Prinzipielle Unterstützung fanden aber dessen Vorstellungen in den letzten Jahrzehnten bei allen Synantherologen, die sich eingehender mit der Problematik dieser Gruppe beschäftigten.

Als schwierig – und auch heute zum Teil noch nicht befriedigend gelöst – erweist sich die Stellung und Abgrenzung der kleinen Satellitengattungen, wie zum Beispiel *Coleostephus* Cass. (CASSINI, 1826), *Glossopappus* Kunze (KUNZE, 1846), *Prolongoa* Boiss. (BOISSIER, 1839-1845), *Hymenostemma* (Kunze) Willk. (KUNZE, 1846) oder *Leucanthemopsis* (Giroux) Heywood (GIROUX, 1933) als europäische Vertreter aus dem Umkreis von *Leucanthemum*, *Tanacetum* und *Chrysanthemum*.

Wichtige Beiträge zur Systematik des *Chrysanthemum*-Komplexes lieferte in den letzten 30 Jahren vor allem die Londoner Schule um V. H. HEYWOOD mit den Bearbeitungen der Gattungen *Leucanthemopsis* (HEYWOOD, 1954, 1975), *Argyranthemum* (HUMPHRIES, 1976) und *Coleostephus* (ALAVI, 1976) sowie die Bearbeitung der Gruppe durch HEYWOOD in *Flora Europaea* [TUTIN & al. (Eds.), 1976]. Dort verfolgt HEYWOOD entsprechend den Richtlinien von ROTHMALER (1944) ein enges Gattungskonzept und unterscheidet generisch nahezu 20 taxonomische Einheiten des *Chrysanthemum*-Komplexes. Seiner in *Flora Europaea* verwendete Fassung der Gattung *Leucanthemum* entspricht die vorliegender Teilrevision zugrunde gelegte Umschreibung. Auch im zweiten ehrgeizigen Florenprojekt neuerer Zeit, der *Flora USSR* [SCHISCHKIN & BOBROV (Eds.), 1961] wird eine weitreichende Aufgliederung des *Chrysanthemum*-Komplexes auf Gattungsebene vorgenommen. In anderen modernen Florenwerken, wie zum Beispiel der *Flora der Schweiz* (HESS & al., 1972) oder der *Flore de France* (GUINOCHET & DE VILMORIN, 1982), bevorzugt man hingegen eine weit gefaßte Gattung *Chrysanthemum*.

Durch die spanischen Botaniker C. PAU (1902), F. SENNEN (1911, 1936) und P. FONT QUER (in GUINEA, 1947) werden weitere *Leucanthemum*-Sippen aus der Flora der Iberischen Halbinsel beschrieben.

Seit Mitte dieses Jahrhunderts tragen in zunehmendem Maße neue Forschungsrichtungen wie Karyologie, Phytochemie und Embryologie zur systematischen Klassifizierung von Pflanzengruppen bei. So wurden unter Verwendung der zusätzlichen Merkmale auch die taxonomischen Einheiten innerhalb des *Chrysanthemum*-Komplexes auf Gattungs- wie Artniveau überprüft.

Die embryologischen Befunde HARLINGS (1950, 1951, 1960) stützen uneingeschränkt das Gattungskonzept von BRIQUET. Im *Chrysanthemum*-Komplex stellte er ein von mono- über bi- bis tetrasporischer Embryosackentwicklung reichendes Spektrum fest. Die Gattungen *Chrysanthemum*, *Leucanthemum*, *Coleostephus*, *Glossopappus*, *Dendranthema* (TATEISHI, 1929), *Lepidophorum* und *Leucanthemopsis* (CHIARUGI, 1927) weisen den monosporischen, *Argyranthemum* den bisporischen und *Tanacetum*, *Balsamita* sowie *Heteranthemis* den tetrasporischen Entwicklungsgang auf.

Karyologische Daten brachten für die Systematik auf Gattungsebene nur insofern einen Nutzen, als in Bezug auf die Sippendifferenzierung verschiedener Verwandtschaftsgruppen unterschiedliche Evolutionsstrategien Anwendung fanden.

In Gattungen mit ausgeprägten Polyploidiereihen, wie zum Beispiel im Falle

von *Leucanthemum* oder *Dendranthema* trugen karyologische Informationen viel zur Klärung der Verhältnisse auf Artniveau bei. So führten die besonders wichtigen intensiven zytotaxonomischen Studien von FAVARGER (1959, 1963, 1965, 1975), KUZMANOV & al. (1981), MARCHI (1972, 1984), MARCHI & ILLUMINATI (1974), MARCHI & al. (1983), MIRKOVIC (1966, 1969), PAPES (1972a, 1972b, 1975), POLATSCHKE (1966), PRZYWARA (1970, 1974b), PRZYWARA & SCHMAGER (1968), VILLARD (1970) und ZELENÝ (1965, 1974, 1982) bei der Gattung *Leucanthemum* zur Aufdeckung eines von  $2n = 2x = 18$  bis  $2n = 22x = 198$  reichenden Ploidiespektrums.

Die Einbeziehung der Chromosomenzahlen hatte auch eine beträchtliche Vermehrung oder zumindest Aufwertung der unterschiedenen Sippen zur Folge. Allerdings ist auch heute die Inventarisierung noch nicht abgeschlossen, wie zum Beispiel die Neubeschreibungen von VOGT (1988), VOGT & CASTROVIEJO (1989) und die Ergebnisse dieser Revision für den Bereich der Iberischen Halbinsel belegen.

Wiederholt wurden in den letzten 25 Jahren auch phytochemische Untersuchungen für systematische Studien an Taxa des *Chrysanthemum*-Komplexes herangezogen. So konnten BOHLMANN & al. (1964) an der Verteilung von Polyacetylenverbindungen und HARBORNE & al. (1970), GREGER (1977) bzw. WILCOX (1984) an Flavonoidprofilen zeigen, daß die auf Basis chemischer Analysen gewonnene Gruppierung gut mit der von BRIQUET eingeführten und auf der Fruchtanatomie gegründeten Klassifikation übereinstimmt.

Über ein möglicherweise auf die Wurzelspitzen von Arten der Gattung *Leucanthemum* beschränktes Anthocyan-Pigment berichtet FAVARGER (1966).

So konnte am Ende durch all diese zusätzlichen Informationen die Gliederung des Gattungskomplexes in Richtung einer auf natürlichen Gruppen beruhenden Klassifikation vorangebracht werden.

#### DIE TAXONOMISCHE POSITION DER GATTUNG UND IHRE VERWANDTSCHAFTLICHEN BEZIEHUNGEN

Die Zugehörigkeit der Gattung *Leucanthemum* zur Tribus *Anthemideae* Cass. steht außer Diskussion. Üblicherweise (DE CANDOLLE, 1838; HOFFMANN, 1893; HEGI, 1928) wurde die Tribus auf Grund der Ausbildung oder des Fehlens von Spreublättern am Köpfchenboden in zwei Subtribus untergliedert. Danach sind die *Anthemidinae* Dumort. durch häutige Spreublätter charakterisiert, die Subtribus *Chrysantheminae* Less. unterscheidet sich allein durch das stets kahle Receptaculum.

Diese auf LESSING (1831) zurückgehende schematische Aufteilung der *Anthemideae* war zwar gut geeignet, die Gattungsfülle übersichtlicher anzuordnen, wird aber den verwandtschaftlichen Verhältnissen nicht gerecht. Sie führt zum Beispiel dazu, daß nah verwandte Sippen auf Subtribusebene voneinander getrennt werden. So erscheint die Gattung *Lepidophorum* Neck. ex DC. auf Grund ihrer Spreublätter in der Subtribus *Anthemidinae*, während die hinsichtlich vieler Merkmale mit ihr in Beziehung stehenden Genera *Coleostephus* und *Glossopappus* in der Subtribus *Chrysantheminae* auftauchen. Wie GREUTER (1968) bei *Ammanthus* und NAPP-ZINN & EBLE (1978) bei *Chrysanthemum* zeigen konnten, treten manchmal sogar Übergänge innerhalb einer Gattung auf.