

**Beiträge zur Taxonomie der Gattung *Sempervivum* L.  
(Crassulaceae) unter besonderer Berücksichtigung der in  
Kleinasien vorkommenden Sippen**

Inaugural-Dissertation

zur  
Erlangung des Doktorgrades

Dr. rer. nat.

des Fachbereichs  
Biologie und Geografie

an der

Universität Duisburg-Essen  
Campus Essen

vorgelegt von

Philipp Neeff

aus Haan (Rheinland)

April 2005

**Abgabe:** April 2005

**Tag der mündlichen Prüfung:** 18. 10. 2005

**Prüfungsausschuss:**

**Vorsitzender:** Prof. Dr. W. Kuttler

**1. Gutachter:** Prof Dr. G. B. Feige

**2. Gutachter:** Prof Dr. H. Pfanz

## Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung .....	3
2	Allgemeiner Teil .....	8
2.1	Material und Methoden .....	8
2.1.1	Material.....	8
2.1.2	Methoden.....	9
2.2	Überblick über die systematische Gliederung der Familie der Crassulaceae.....	11
2.3	Die Gattung <i>Sempervivum</i> s.l. ....	20
2.4	Morphologie der Gattung <i>Sempervivum</i> .....	27
2.5	Speziation in der Gattung <i>Sempervivum</i> .....	45
2.5.1	Isolations- Barrieren.....	46
2.5.2	Speziation (Artbildung) .....	47
2.6	Allgemeine Chorologie und Phylogeographie der Gattung .....	49
2.6.1	<i>Allgemeine Chorologie</i> .....	49
2.6.2	<i>Phylogeografie</i> .....	53
3	Spezieller Teil .....	59
3.1	Der Naturraum Kleinasien und die dortige Verbreitung der Gattung <i>Sempervivum</i> .....	59
3.2	Charakteristik der Taxa der Gattung <i>Sempervivum</i> in Kleinasien und angrenzenden Gebieten .....	77
4	Zusammenfassung.....	118
5	Abbildungs- und Tabellenverzeichnis.....	119
5.1	Abbildungsverzeichnis .....	119
5.2	Tabellenverzeichnis .....	120
6	Literatur.....	121
7	Anhang.....	130

# 1 Einleitung

Im Mittelpunkt dieser Arbeit steht *Sempervivum*, die mit rund 65 Arten eine der größeren Gattung innerhalb der Familie der Crassulaceae darstellt. Sie ist charakterisiert durch die Bildung krautiger, hapaxanther Gewächse mit meist drüsig behaarten, gefransten oder gewimperten Blättern in Rosetten, vegetative Vermehrung durch axilläre Stolonen mit terminalen Tochterrosetten, reich beblätterte, zymöse Infloreszenzen mit vielblütigen Wickeln und obdiplostemonen Blüten. Letztere sind basal synsepal und choripetal. Das chorikarpe Gynoeceum bringt Balgfrüchte hervor. Die Gattung ist klar umrissen und ein monophyletischer Cladus innerhalb der Unterfamilie Sedoideae der Familie der Crassulaceae.

Bis in die 60er Jahre des 20. Jahrhunderts wurde versucht, die behaarten, gelb blühenden Taxa der Gattung *Sempervivum*, welche in der Türkei, im Transkaukasus und im Hochland von Iran gefunden wurden, europäischen Arten zuzuordnen. Dies wurde von WALE (1942) und MUIRHEAD (1966) eingehend diskutiert. Insbesondere fanden die Namen *S. globiferum* L. und *Sempervivum ruthenicum* SCHNITTSPAHN & LEHMANN für eine Vielzahl von Sippen Verwendung. So findet sich insbesondere die Bezeichnung *S. globiferum* in den einschlägigen Floren dieser Regionen (BOISSIER 1872, KOMAROV et al. 1939, GROSSHEIM 1950, RECHINGER et al. 1970). Im Zuge der Bearbeitung der „Flora of Turkey“ widmete sich MUIRHEAD in den 1960er Jahren intensiv der Gattung in diesem Raum. In einem 1966 veröffentlichten Artikel stellt sie klar, dass keine der europäischen Taxa in Kleinasien vorkommt und dass der Name *S. globiferum* L. fälschlicherweise verwendet wird.

Die vorliegende Studie versteht sich als Revision dieser Thesen und behandelt die Taxa der Gattung *Sempervivum*, die in Kleinasien und angrenzenden Gebieten vorkommen. Wie aus der Tab. 1 ersichtlich, sind im 19. und 20. Jahrhundert insgesamt 17 Taxa aus dem Raum Kleinasien, Transkaukasus und dem Hochland von Iran beschrieben worden.

Ergänzend zu den Angaben der Tabelle ist noch folgendes anzumerken: *Sempervivum armenum* wurde aus der Gegend um Bayburt beschrieben. *Sempervivum glabrifolium* BORISSOVA wurde im Zuge der Bearbeitung der Flora der UdSSR 1939 aus der Umgebung von Artvin und im Jahre 1940

*Sempervivum minus* von TURRILL anhand eines Herbarbeleges von E. BALL aus den Bergen des Haldizen Dağları südlich von Rize und von WALE 1942 *S. minus* var. *glabrum*. BORNMÜLLER & GAUBA umrissen 1940 *Sempervivum iranicum* aus dem Hochland von Iran. Im Jahre 1947 fand TER-CHATSCHATUROVA *Sempervivum sosnowskyi* auf dem Berg Gwirgwina in der Nähe von Bakuriani in Georgien.

Tabelle 1: Auflistung der bisher in Kleinasien, Transkaukasus und dem Hochland von Iran beschriebenen Taxa

1856 <i>Sempervivum armenum</i> BOISSIER & HUET
1939 <i>S. glabrifolium</i> BORISSOVA
1940 <i>S. iranicum</i> BORNMÜLLER & GAUBA
1940 <i>S. minus</i> TURRILL
1942 <i>S. minus</i> TURRILL var. <i>glabrum</i> WALE
1947 <i>S. sosnowskyi</i> TER-CHATSCHATUROVA
1965 <i>S. transcausicum</i> MUIRHEAD (syn. <i>S. georgicum</i> GURGENIDZE 1965)
1969 <i>Sempervivum artvinense</i> MUIRHEAD, <i>S. brevopilum</i> MUIRHEAD, <i>S. davisii</i> MUIRHEAD
<i>S. furseorum</i> MUIRHEAD, <i>S. gillianii</i> MUIRHEAD, <i>S. ispartae</i> MUIRHEAD, <i>S. staintonii</i> MUIRHEAD
1978 <i>S. pisidicum</i> PEŞMEN & GÜNER
1986 <i>S. brevipetalum</i> KIT TAN & SORGER, <i>S. globiferum</i> L. ssp. <i>aghricum</i> KIT TAN & SORGER
1989 <i>S. atropatanum</i> PARNELL

Im Jahre 1966 beschrieb MUIRHEAD *Sempervivum transcausicum* aus der Gegend um Tblissi. Dieser Name wird meist für die behaarten Formen des Transkaukasus verwendet. Später veröffentlichte MUIRHEAD (1969) eine Reihe von Taxa der Gattung auf türkischem Staatsgebiet: *Sempervivum artvinense*, *S. davisii*, *S. furseorum*, *S. brevopilum*, *S. gillianii*, *S. ispartae* und *S. staintonii*. Die Beschreibungen beruhen sowohl auf kultivierten Pflanzen, welche durch diverse Floristen in der Türkei im Rahmen der Bearbeitung der „Flora of Turkey“ gesammelt wurden, als auch auf Herbarmaterial der Herbarien Kew (London), Saint Petersburg und des Privatherbars von Dr. Huber-Morath aus Basel (MUIRHEAD 1969). *Sempervivum artvinense*, *S. furseorum* und *S. ispartae* sind lediglich als lebende Pflanzen gesammelt worden. Den Beschreibungen MUIRHEADS liegt das Artkonzept der "Flora of Turkey" zu Grunde. Danach haben Taxa Artstatus, wenn sie sich in zwei diskontinuierlichen Merkmalen unterscheiden, Unterarten-Status, falls die Unterschiede nur teilweise diskontinuierlich sind oder wenn ein Merkmalsunterschied gemeinsam mit einer geographischen Isolation gekoppelt ist. Schließlich erhalten Sippen Varietäten-

Status, wenn es sich um lokale Varianten handelt oder wenn eine auffallende Variante ungenügend bekannt ist und deren Status ungewiss ist (DAVIS 1965). Ebenfalls basierend auf diesem Artkonzept haben TAN & SORGER (1986), PEŞMEN & GÜNER (1978) und PARNELL (1989) seitdem vier weitere Arten beschrieben.

Die vorliegende Arbeit ist die erste neuerliche Untersuchung der Gattung *Sempervivum* in Kleinasien seit MUIRHEAD (1969). Zudem ist sie die erste, welche auf umfangreichen Feldstudien beruht und die im Osten angrenzenden Gebiete mit einbezieht. Vor Beginn der Untersuchung waren nur wenige Standorte von Arten der Gattung *Sempervivum* bekannt und Arten wie *S. artvinense*, *S. furseorum* und *S. ispartae* waren sogar nur vom Locus classicus bekannt.

*Ziele der vorliegenden Arbeit.* Vor dem Hintergrund der unzureichenden Kenntnis über die Verbreitung und das Artenspektrum der Gattung in Kleinasien und angrenzenden Räumen war eine Revision wünschenswert. Dementsprechend werden in der vorliegenden Arbeit die dort vorkommenden Arten charakterisiert und deren Morphologie, Variation und Verbreitung diskutiert. Ferner sollen die potentiellen Verbreitungsgebiete in diesem Raum umrissen werden. Ein Vergleich der exogenen geomorphologischen Dynamik, welche vermutlich zu der heutigen Diversität in den bekannten europäischen Verbreitungsgebieten geführt hat, soll auf den Raum Kleinasien übertragen und es sollen Hypothesen über die Speziationsprozesse in der Gattung aufgestellt werden. Dazu war es zwingend notwendig, umfangreich aus der bestehenden Fachliteratur zu zitieren, um die eigenen Feldbeobachtungen in die heutigen Kenntnisse über Artbildung und Verbreitung einzubetten. Die Größe des Untersuchungsgebietes lässt erahnen, dass es nur ein weiterer Baustein zu einer künftigen Gesamtdarstellung der Gruppe in Kleinasien sein wird. Noch wird z.T. auf ausführliche Darstellungen einiger ungenügend bekannter Sippen verzichtet und nicht genügend erforschte Sippen werden als Aggregate behandelt. Auf umfangreiche Neubeschreibungen und die Gliederung in Unterarten und Varietäten wurde bewusst verzichtet, da die verwandtschaftlichen Beziehungen vieler Sippen zueinander weiter diskussionswürdig bleiben.

## Danksagung

Ich danke Herrn Prof. Dr. G. B. Feige für die Möglichkeit, in seinem Institut eine Promotion durchführen zu können und seine Unterstützung bei der Erstellung der Arbeit. Bei Herrn Dr. H. Kutzelnigg bedanke ich mich für die intensive Betreuung und für zahlreiche konstruktive Diskussionen während der Bearbeitungszeit. Für die kritische Durchsicht des vorliegenden Manuskriptes danke ich letzteren sowie Herrn Dr. M. Jensen, Herrn PD Dr. B. Mies, Herrn Dr. R. Kricke und Frau Dr. S. Zepp.

Der Universität Essen und der Deutschen Kakteen-Gesellschaft (DKG) danke ich für Unterstützung im Jahre 2002 nach Armenien und Georgien und der DKG bei der Finanzierung der Exkursion im Jahre 2003 in die Türkei.

Für die Bereitstellung von lebendem Material der Gattung *Sempervivum* bin ich Herrn Dr. G. Dumont (Frankreich), Herrn Dr. U. Eggli (Zürich, Schweiz), Herrn E. Geiger (Regensburg, Deutschland), Herrn Dr. E. Gouda (Utrecht, Niederlande), Herrn M. Haberer (Nürtingen, Deutschland), Herrn R. Hillmann (Chur, Schweiz) und Herrn M. Miklanek (Bratislava, Slowakei) und Herrn B. Trapp (Wuppertal, Deutschland) zu Dank verpflichtet. Der leider im Jahre 2000 verstorbene Dr. Henk 't Hart (Niederlande) stellte mir freundlicherweise eine komplette Dublette seiner umfangreichen *Sempervivum*-Sammlung zur Verfügung, wofür ich ihm postum danke.

Für die Zusendung von Herbarmaterial und die Möglichkeit der Einsicht der Herbarien vor Ort danke ich allen Kuratoren und Mitarbeitern folgender Herbarien: Herrn Dr. Harris, Frau H. Hoy und Frau A. Smith (E), Herrn Dr. Eric Gouda (UT), Herrn Dr. B. E. Leuenberger (B), Herrn Dr. A. Farjon (K), Dr. Y. Byalt (LE), Herrn Dr. E. Vitek (W), Herrn Dr. W. Till (WU), Herrn Dr. H.-J. Esser (M), Herrn Prof. Dr. M. Vural (GAZI), Herrn Dr. A. Dönmez (HUB), Herrn Dr. T. Ekim (ISTF) und Prof. Dr. Spichiger (G). Den Verlagen Falk Ostfildern und Bibliographisches Institut & F.A. Brockhaus AG danke ich für die Lizenzierung zur Verwendung ihrer Karten als Hintergrund für die Darstellung der Verbreitung.

Den Freunden und Kollegen, welche mich bei den Aufenthalten während der Exkursionen freundlichst aufgenommen und mich begleiteten haben, möchte ich ganz herzlich danken, insbesondere Herrn Dr. I. Gabrielian (Jerewan, Armenien), Herrn Dr. S. Shetekauri (Tbilisi, Georgien), Herrn O. O.

Özer (Ankara, Türkei), Herrn E. Kanal (Düsseldorf, Deutschland), Herrn R. Hillmann (Chur, Schweiz), Herrn D. Herzog (Bern, Schweiz).

Meinen Kollegen und Freunden im Botanischen Institut danke ich für die Unterstützung. Besonders auch den Gärtnern des Botanischen Gartens unter der Leitung von Frau M. Fillippek. Großen Dank schulde ich meinen Eltern und meiner lieben Frau Emilia für ihr Verständnis und ihre Unterstützung.



## **2 Allgemeiner Teil**

### **2.1 Material und Methoden**

#### **2.1.1 Material**

Zur Untersuchung der türkischen Arten der Gattung *Sempervivum* stand Herbarmaterial der folgenden Herbarien zur Verfügung: B, E, G, GAZI, K, LE, M, HUB, ISTF, UT, W, WU. Typusmaterial wurde in K selbst und als Leihgaben aus anderen Herbarien (E, B, W, HUB) untersucht. Hinzu kam Material, das vom Autor bei Feldstudien herbarisiert wurde. Das Material diente zur Untersuchung der Infloreszenzen und dem Vergleich mit dem Typusmaterial. Die Akronyme der Herbarien richten sich nach HOLMGREN (Homepage: Index Herbariorum).

Im Rahmen der Untersuchungen wurden folgende Herbarien aufgesucht: Botanische Staatssammlung München (M, Sommer 2003), Royal Botanical Garden Kew, London England (K, Frühjahr 2004), Royal Botanical Garden Edinburgh, Schottland (E, Frühjahr 2004), Naturhistorisches Museum Wien, Österreich (W, Sommer 2004).

*Fundortangaben.* Die Fundortangaben, soweit gegeben, wurden nach den Originalscheiden der Herbarbögen zitiert und, falls erforderlich, durch eigene Angaben ergänzt. Dabei wurde stets den Quadratnetzangaben, wie sie in der „Flora of Turkey“ (DAVIS 1965) verwendet werden, gefolgt. Zitiert wurde nach folgendem Schema: Quadratnetzangabe (wenn angegeben), Provinz, Groß-Region, Meereshöhe, Fundort, Koordinaten, Sammeldatum, Name des Sammlers mit Sammelnummer (Nachweis des Herbars mit Belegnummer des Herbariums). Antiquierte Ortsnamen wurden in die heutige Schreibweise überführt, so wurde beispielsweise „Gumuschkhane“ als "Gümüşhane" zitiert.

*Zitierweise.* Die Namen der Autoren der Arten richten sich nach EGGLI (2003) und MUIRHEAD (1969).

Folgende Personen und Institutionen stellten freundlicherweise Lebendmaterial für die Untersuchungen zur Verfügung: Herr Dr. G. Dumont (Frankreich), Herr Dr. U. Egli (Sukkulentensammlung Zürich, Schweiz), Herr E.

Geiger (Regensburg, Deutschland), Herr Dr. E. Gouda und Herr Dr. Henk 't Hart † (Universität Utrecht, Niederlande), Herr M. Haberer (Nürtingen, Deutschland), Herr R. Hillmann (Chur, Schweiz), Herr M. Miklanek (Bratislava, Slowakei) und Herr B. Trapp (Wuppertal, Deutschland).

### **2.1.2 Methoden**

*Feldstudien.* Während der Feldstudien in der Türkei (10 Wochen), Armenien und Georgien (3 Wochen) und den Alpen (3 Wochen) wurden möglichst viele Arten in ihrem Habitat untersucht. Untersuchungen in den Alpen dienten dazu, Standortpräferenzen, Blühverhalten, Höhenverteilung und Hybridisierungsverhalten der Gattung zu studieren, Kenntnisse über die Gattung in einem relativ gut bekannten Raum zu gewinnen. Die Ergebnisse wurden schließlich auf den Raum des östlichen Mittelmeers übertragen. Die Ergebnisse wurden in drei Artikeln von NEEFF et al. (2002) veröffentlicht.

Da von den meisten türkischen Arten lediglich Typusmaterial existiert, wurde versucht, die Habitate aufzusuchen, in welchen das Typusmaterial gesammelt wurde. Auf dem Staatsgebiet der Türkei konnten während der Feldstudien rund 170 Fundorte der Gattung registriert werden, davon rund 25, welche als Typusregionen in den Erstbeschreibungen der Arten zitiert sind. Die Felduntersuchungen konzentrierten sich auf Gebiete, welche die für die Art typischen Höhenlagen aufweisen, insbesondere in der Türkei: Mittel-Nordanatolien, Nordostanatolien, das östliche Inner-Ostanatolien, die Vulkanbergzone Zentralanatoliens und der äußerste Westen Mittel-Südanatoliens, in Georgien und Armenien umfassten die Feldstudien rund 30 Standorte. Dies waren v.a. gut erschlossene und politisch weniger kritische Gebiete des westlichen Transkaukasus, dem Hochland von Armenien und äußersten Süden der Bergregion Karabach. Im Feld wurde die Exposition, Höhenlage und Gestein erfasst und das Blühverhalten der Sippen beobachtet. An den Standorten wurden sowohl einige Exemplare herbarisiert als auch Lebendmaterial in Form von nicht bewurzelten Ausläufern gesammelt, welche im Botanischen Garten der Universität Duisburg-Essen kultiviert wurden.

*Kultur.* Die gesammelten Ausläufer wurden auf einem geeigneten Substrat, bestehend aus Bims grob, Bims fein, Sand, Humus und Topferde (T-Erde der Firma Balster) in Teilen zu 2:2:1:1:2, in Multipaletten unter gleichen

Bedingungen kultiviert. Dies erwies sich als notwendig, um die Variationsbreite der Arten zu erfassen, aber auch, um die unterschiedliche Ausbildung der Rosetten der einzelnen Arten und intraspezifische Unterschiede untersuchen zu können. Insgesamt wurden aus dem Bereich Kleinasien, Transkaukasus und dem Hochland von Armenien etwa 1500 Pflanzen kultiviert, hinzu kamen etwa weitere 1000 Pflanzen aus den übrigen Verbreitungsgebieten der Gattung mit meist genauem Fundortnachweisen. So konnten die Arten untereinander optimal verglichen werden. Aufgrund der großen Variabilität der Taxa und zusätzlich auftretenden großen Modifikation der Sippen, erschien es sinnvoll sie in Kultur unter gleichen Bedingungen zu beobachten. So sind Merkmalsausprägungen zu erhalten, die es erlauben, einzelne Pflanzen miteinander zu vergleichen. Allerdings war auch hier geboten, die natürliche Variationsbreite zu beachten und einen gewissen Spielraum in der Morphologie einzuräumen, um Varietäten bzw. Unterarten nur unter bestimmten Gegebenheiten zu beschreiben.

Um Modifikationen als mögliche Reaktionen auf unterschiedliche Umweltbedingungen zu erfassen, wurden einige Pflanzen in größere Töpfe im Freiland, andere bei gleicher Topfgröße in Gewächshäusern kultiviert. Nach mindestens 12-monatiger Kulturzeit wurden die Rosetten durch Fotoaufnahmen mit einer *Nikon coolpix 990* dokumentiert. Die anschließenden Untersuchungen der Morphologie der Rosetten konzentrierten sich auf: Rosettendurchmesser, Anzahl der Rosettenblätter, Gestalt der Blattspreite und der Spitze, Querschnitt der Blattspreite, Form und Gestalt der axillären Stolonen -falls vorhanden- und der jungen Rosetten. Besonderes Augenmerk wurde auf das Indument der Spreitenränder und der -fläche gelegt.

*Lichtmikroskopie.* Für die Untersuchung des Induments wurden von ausgewählten Lebendproben Handschnitte der Blattränder und der Blattflächen, falls ein Indument ausgebildet war, angefertigt und in modifizierter Carnoy's-Lösung aus 3 Teilen Chloroform, 2 Teilen Ethanol<sub>abs</sub> und 1 Teil Eisessig 20 Minuten fixiert und in 3 Stufen à 10 Minuten ausgewaschen (50%, 75%, 98% Ethanol<sub>abs</sub>). Anschließend wurden sie mit Euparal (*Roth*) auf einem Objektträger eingeschlossen.

*Rasterelektronenmikroskopie (REM).* Für die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden ganze Blätter repräsentativer Arten der Gattung in modifizierter Carnoy's-Lösung 3 Stunden fixiert und in 3 Stufen zu je 1 Stunde mit Ethanol<sub>abs</sub> ausgewaschen, anschließend 3 Stunden mit Formaldehyddimethylacetal (C<sub>3</sub>H<sub>8</sub>O<sub>2</sub>) entwässert und 12 Stunden im Trockenschrank bei +30°C getrocknet. Die getrockneten Proben wurden mit Leitsilber auf Probenteller gebracht und mit einem *Polaron SEM Coating System* im Vakuum bei 10<sup>-1</sup> mbar durch Kathodenzerstäubung mit Kohlenstoff beschichtet. Beobachtet wurde bei 90facher Vergrößerung mit einem *Leitz REM 1200 B* bei 25 KV. Die Bilder wurden mit einer Spiegelreflexkamera der Firma *Nikon* Modell *F2* auf *Ilford Pan F Plus* abgelichtet.

## **2.2 Überblick über die systematische Gliederung der Familie der Crassulaceae**

Die erste Beschreibung der Familie der Crassulaceae geht zurück auf AUGUSTIN PYRAMUS DE CANDOLLES Arbeit „Mémoire sur la famille des jourbarbes“ aus dem Jahre 1801. In den folgenden 130 Jahren wurden verschiedene Versuche einer Klassifikation der Familie vorgestellt, welche die Beziehungen der einzelnen Gattungen untereinander aufzeigt (DE CANDOLLE 1828, SCHÖNLAND 1891, BERGER 1930, FRÖDERSTRÖM 1930,1931). Eine Zusammenfassung dieser Klassifikationen geben ´T HART & EGGLI (1995).

Insbesondere die Klassifikation von BERGER (1930) fand Eingang in die Literatur, da sie übersichtlich und einfach zu handhaben ist und detailliert die Einteilung der Familie und ihre Gattungen darstellt, weshalb ´T HART & EGGLI (1995) treffend zu dem Schluss kommen „[...] the resulting classification is primarily a „practical classification“, though as such extremely successful, and almost completely free of evolutionary speculations“. Bis heute wird die Klassifikation BERGERS immer noch häufig in der Literatur verwendet, obwohl die Kenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Taxa immer mehr zunimmt und sich gezeigt hat, dass seine Klassifikation künstlich ist.

Aufgrund der geschilderten Bedeutung soll das System BERGERS hier zunächst genauer vorgestellt werden. Anschließend werden die herausragenden Arbeiten besprochen, die zum heutigen Verständnis der Phylogenie der Familie beigetragen haben.

Tabelle 2: Klassifikation der Familie der Crassulaceae nach BERGER 1930

**BERGER (1930) unterscheidet zwei Stämme mit insgesamt 6 Unterfamilien. Jede Unterfamilie wurde nach einer der größeren Gattungen benannt. Farblich hervorgehobene Unterfamilien haben seit BERGER (1930) eine Umstrukturierung in der Klassifikation erfahren.**

<u>Crassulaceae</u> nach BERGER 1930		
„Stamm“	Unterfamilien	Gattungen
Crassula- „Stamm“	<b>Crassuloideae</b>	<b><i>Crassula, Dinacria, Rochea, Vauanthes, Pagella</i></b>
	<i>Kalanchoideae</i>	<i>Kalanchoe, Bryophyllum, Kitchingia</i>
	<i>Cotyledonoideae</i>	<i>Cotyledon, Adromischus, Umbilicus, Chiastophyllum, Pistorinia, Mucizonia</i>
Sedum-„Stamm“	<b>Sempervivoideae</b>	<b><i>Sempervivum, Aeonium, Monanthes, Aichryson, Greenovia</i></b>
	<i>Sedoideae</i>	<i>Sedum, Rosularia, Orostachys, Diamorpha, Pseudosedum, Afrovivella, Sempervivella, Sinocrassula, Hypagophytum</i>
	<b>Echeverioideae</b>	<b><i>Echeveria, Villadia, Altamiranoa, Pachyphytum, Lenophyllum</i></b>

Wie in Tab. 2 dargestellt, unterschied BERGER (1930) zwei „Stämme“: den *Crassula*-Stamm und den *Sedum*-Stamm. Ferner unterschied BERGER sechs Unterfamilien, welche er nach den jeweils größten Gattungen benennt und diese nach gemeinsamen Merkmalen und ihrem Verbreitungsschwerpunkt zusammenfasste.

Der *Crassula*-Stamm umfasst Taxa mit haplostemonen choripetalen bzw. mehr oder weniger sympetalen Blüten. Dorthinein stellt BERGER die Unterfamilie der Crassuloideae mit einem Verbreitungsschwerpunkt in Südafrika, östlichem Afrika und Madagaskar. Charakterisiert sind deren Vertreter durch meist 5zählige Blüten (teils auch 4-9zählig) und gegenständige Blätter mit den Gattungen *Crassula*, *Dinacria* (heute zu *Crassula*)<sup>1</sup>, *Rochea* (heute zu *Crassula*) und *Vauanthes* (heute zu *Crassula*). Ferner unterschied BERGER die

<sup>1</sup> Die Stellung der Gattungen nach EGGLI (2003).

Unterfamilie der Kalanchoideae mit einer Verbreitung im tropischen Afrika und Madagaskar. Deren Vertreter haben tetramere Blüten und meist gegenständige Blätter. Sie umfasst die Gattungen *Kalanchoe*, *Bryophyllum* (heute zu *Kalanchoe*), und *Kitchingia* (heute zu *Kalanchoe*). Und schließlich führte BERGER die Unterfamilie der Cotyledonoideae mit einer weiten Verbreitung in Afrika und dem mediterranen Raum an. Die Mitglieder der Unterfamilie weisen pentamere Blüten und wirtelige oder gegenständige Blätter auf. Sie umfasst die Gattungen *Cotyledon*, *Adromischus*, *Umbilicus*, *Chiastophyllum* (heute zu *Umbilicus*), *Pistorinia* und *Mucizonia* (heute zu *Sedum*).

Den Rest der Familie stellte BERGER in einen *Sedum*-Stamm mit obdiplostemonen oder wenn mit haplostemonen Blüten mit wechselständigen Blättern. Die Unterfamilie der Sempervivoideae besitzt eine Verbreitung in Makaronesien, im mediterranen Raum, den Gebirgen Europas, Südost-Europas und dem Kaukasus. Die Mitglieder haben polymere choripetale Blüten mit wirteligen und meist Rosetten bildenden Blättern. Dazu gehören die Gattungen *Sempervivum*, *Aeonium*, *Greenovia* (heute zu *Aeonium*), *Aichryson* und *Monanthes*. Die Unterfamilie der Sedoideae hat eine circumboreale Verbreitung und umfasst mit *Sedum* die artenreichste Gattung der Familie. Die Sedoideae haben meist pentamere (z.T. 3- bis 12-zählige) Blüten und gewöhnlich wirtelige Blätter, zuweilen in Rosetten, seltener gegenständig mit den Gattungen *Diamorpha* (heute zu *Sedum*), *Orostachys*, *Rosularia*, *Pseudosedum*, *Afrovivella*, *Sempervivella* (heute zu *Sedum*), *Sinocrassula* und *Hypagophytum*. Schließlich folgt die rein neuweltliche Unterfamilie der Echeverioideae mit einem Verbreitungsschwerpunkt im Südwesten der USA, Zentralamerika und Mexiko. Pentamere Blüten, wirteligen Blättern, diese häufig zu Rosetten, oder seltener gegenständig sind charakteristisch. Sie umfasst die Gattungen *Villadia*, *Altamiranoa* (heute zu *Sedum*), *Echeveria*, *Pachyphytum* und *Lenophyllum*.

Seit der Veröffentlichung BERGERS im Jahre 1930 gab es eine Vielzahl von Studien, die maßgeblich zum Verständnis der Crassulaceae beigetragen haben (vgl. 'T HART, 1995). Insbesondere seien hier die Arbeiten über die Embryologie von MAURITZON (1933), über die Blütenmorphologie von QUIMBY (1939), die cytotaxonomischen Arbeiten von UHL (1948, 1992), die vergleichend anatomisch-morphologischen Untersuchungen der Blüten von WASSMER (1955), die anatomischen Untersuchungen der Gefäße der Sprossachse von JENSEN (1966, 1968), die Analysen der Pollenmorphologie von HIDEUX (1981),

Überlegungen zur Herkunft der verholzten Sedoideae von ´T HART & KOEK NOORMANN (1989), die Studien zur Evolution und Klassifikation der europäischen *Sedum* Arten von ´T HART (1991), Untersuchungen des CAM (Crassulaceen-Säurestoffwechsel) in *Sedum* und *Aeonium* von PILON-SMITS (1992), Untersuchungen der Samenschalenstruktur von KNAPP (1994) und schließlich die Analyse der cpDNA von VAN HAM (1994) erwähnt. Später trug noch die Sequenzierung des Chloroplasten Gens *matK* durch MORT et al. (2001) zum weiteren Verständnis der Familie und der Stellung der Gattungen innerhalb der Crassulaceae bei.

Die Untersuchungen der cpDNA an über 100 Arten der Crassulaceae durch VAN HAM (1995) haben zu einer neuen Klassifikation fast der gesamten Familie geführt. Für die Gattung *Sedum* bedeutete dies eine Einteilung nach ´T HART (1995) in zwei Untergattungen (subgen. *Gormanina* und subgen. *Sedum*), zudem das endgültige Abtrennen von Taxa in eigene Gattungen, welche früher in die Gattung *Sedum* gestellt wurden, wie z.B. *Phedimus*, *Hylotelephium*, *Rhodiola* und schließlich der Umsturz der Klassifikation BERGERS, insbesondere der Unterfamilien der Cotyledonoideae, Sedoideae und Echeverioideae.

Insbesondere sind es die Untersuchungen der cpDNA gewesen, welche ´T HART (1995) motivierten, eine neue Klassifikation der Crassulaceae vorzulegen. Wie aus der Tabelle hervorgeht, unterschied ´T HART (1995) eine Unterfamilie Crassuloideae mit einem Staubblattkeis (haplostemon) (mit den Gattungen *Crassula* und *Tillaea*) und die Sedoideae (mit BERGER´s Unterfamilien Kalanchoideae, Cotyledonoideae, Sempervivoideae und Echeverioideae) mit zwei Staubblattkreisen, obdiplostemon (epipetaler Kreis ist weiter außen angelegt) oder haplostemon dann stets ohne gegenständige Blätter. Die Unterfamilie der Sedoideae unterteilte er in zwei Gruppen: Die Triben Kalanchoeae und Sedeae.

Es sollen im Folgenden nur die wichtigsten Erkenntnisse einzelner Studien hervorgehoben werden. In der Gesamtbetrachtung aller Studien wird wiederum deutlich, dass die Klassifikation von BERGER zwar praktisch in ihrer Anwendung ist, aber nicht die natürlichen Verhältnisse innerhalb der Crassulaceae widerspiegelt.

Tabelle 3: Klassifikation der Familie der Crassulaceae nach THART 1995 im Vergleich mit der nach BERGER 1930 Die farbigen Hervorhebungen sollen die Änderungen der Klassifikation verdeutlichen (vgl. vorherige Tabelle). Die mit Sternchen (\*) gekennzeichneten Gattungen waren BERGER noch nicht bekannt, Sie wurden aufgrund ihrer Merkmalskombination nachträglich in BERGERS System eingefügt.

CRASSULACEAE					
Gattungen	BERGER 1930	THART 1995			
Crassula Tillaea	CRASSULOIDEAE	CRASSULOIDEAE			
Adromischus Cotyledon Tylecodon	COTYLEDONOIDEAE	TRIBUS KALANCHOEAE		S	
Kalanchoe Bryophyllum	KALANCHOIDEAE				
Rhodiola Pseudosedum Hylotelephium* Orostachys Phedimus*	SEDOIDEAE	T  R	SUBTRIBUS TELEPHINAE		E  D
Umbilicus	COTYLEDONOIDEAE				
Perrierosedum Hypagophytum		B			O
Sedum subgen. Gormania Rosularia Prometheum Sempervivella	SEDOIDEAE	U  S	S U B T R I B U S	Leucosedum-, Aeonium-, Sempervivum- Clade	I  D  E
Sempervivum Aeonium Aichryson Monanthes	SEMPERVIVOIDEAE				
Pistorinia	COTYLEDONOIDEAE	E			A
Afrovivella	SEDOIDEAE	D  E	S E D I N A E	Acre-Clade	E
Dudleya*	ECHEVERIOIDEAE				
Sedum subgen. Sedum Villadia Graptopetalum* Tacitus* Thompsonella Lenophyllum Echeveria Pachyphytum	SEDOIDEAE       ECHEVERIOIDEAE	A  E			



Für die Unterfamilie der Crassuloideae haben neuere Ergebnisse (´T HART 1995, VAN HAM 1995, KIM et al. 1996, VAN HAM et al. 1998, MORT et al. 2001) keine Änderungen erbracht. Sie stehen sowohl morphologisch als auch molekularbiologisch als Schwestergruppe den übrigen Taxa der Crassulaceae gegenüber. Den Rest der Familie stellte ´T HART (1995) in die Unterfamilie der Sedoideae mit den Triben Kalanchoeae und Sedeae.

*Tribus Kalanchoeae.* Diese basiert auf der *Kalanchoe*-Clade VAN HAMS (1995) und enthält sowohl Taxa, welche nach BERGER in die Cotyledonoideae (*Adromischus*, *Cotyledon*, *Tylecodon*) als auch in die Kalanchoideae (*Kalanchoe*, *Bryophyllum*) gestellt wurden. Diese monophyletische Clade ist ein stark gewichteter Zweig, der sowohl durch Untersuchungen der cpDNA (VAN HAM 1995) und des cpDNA Gens *matK* (MORT et al. 2001) gestützt wird. Die *Kalanchoe*-Clade wird nach ´T HART (1995) zusätzlich durch die embryologischen Studien MAURITZONS (1933) und die Studien der Pollenmorphologie von HIDEUX (1981) unterstützt. Morphologisch zeichnen sich alle Sippen der Kalanchoe-Clade durch sympetale Blüten (´T HART 1995, MORT et al. 2001) aus, zudem gab ´T HART (1995) noch gerippte (costate) Samenschalen und flache gekerbte (crenate) oder gezähnte (dentate), gestielte, kreuzgegenständige (decussate) Blätter als morphologische Charakteristika an.

*Tribus Sedeae.* Diese basiert auf von VAN HAM (1995) identifizierten fünf unterschiedlichen Claden, wobei ´T HART diese wiederum in zwei Subtriben stellte, nämlich die Telephinae und die Sedinae.

Die Subtribus Telephinae der von VAN HAM (1995) gefundenen Telephium-Clade stellt nach ´T HART (1995) das Brückenglied zwischen den afrikanischen Kalanchoeae und den in der nördlichen Hemisphäre verbreiteten Sedinae dar. Darin finden sich vornehmlich Gattungen, welche von BERGER (1930) zu den Sedoideae (*Rhodiola*, *Pseudosedum*, *Hylotelephium*, *Orostachys*, *Phedimus*, *Perrierosedum* und *Hypagophytum*) gestellt wurden, als auch die Gattung *Umbilicus*, die BERGER (1930) zu den Cotyledonoideae stellte, welche aber nach MORT et al. (2001) nicht näher mit diesen verwandt sind. Einige dieser Gattungen (*Rhodiola*, *Hylotelephium*, *Phedimus*, *Perrierosedum*) wurden in der Vergangenheit häufig zu *Sedum* gestellt (PRAEGER 1921, BERGER 1930 u.a.). Die Untersuchungen der cpDNA *matK* Sequenzen (MORT et al. 2001) ergaben innerhalb dieser *Telephium*-Clade drei gut gestützte Claden;

eine mit den mediterranen *Umbilicus* spp., eine zweite Clade mit den asiatischen *Orostachys* und *Sinocrassula* (als Schwestergruppen) sowie *Hylotelephium*. Die dritte Clade implizierte die eurasische Gattung *Phedimus*. Morphologisch definierte 'T HART die Taxa mit obdiplostemonen, meist pentameren choripetalen Blüten, die Blätter sind meist flach, gezähnt oder gekerbt und sie weisen Knollen, knollige Wurzeln oder holzige oder verdickte Rhizome auf.

Die Subtribus Sedinae basiert auf vier Claden (*Sedum acre*-Clade und *Leucosedum*-, *Aeonium*-, und *Sempervivum*-Clade), nach VAN HAMS (1995).

Zunächst soll die Rolle der Gattung *Sedum* innerhalb der Crassulaceae betrachtet werde. *Sedum* ist mit 420 Arten die artenreichste Gattung. Ihr Hauptverbreitungsgebiet sind die subtropischen und gemäßigten Zonen der Nordhemisphäre. Die meisten Arten finden sich in Nordamerika (170 Arten), gefolgt von Asien (ca. 140 Arten) und Eurasien (100 Arten) ('T HART & BLEIJ 2003). Es ist schwierig bis unmöglich, *Sedum* von den anderen Gattungen der Sedinae zu trennen. In der Klassifikation von 'T HART wird *Sedum* in ein Subgenus *Sedum* und ein Subgenus *Gormania* gegliedert, welche beide polyphyletisch sind.

*Sedum acre*-Clade. Sowohl Untersuchungen der cpDNA (VAN HAM 1995), der Variationen der cpDNA trnL(UAA)-trnF(GAA) intergenetic spacer (KIM et al. 1996) und des cpDNA Gens *matK* (MORT et al. 2001) unterstützen in unterschiedlicher Gewichtung eine monophyletische *Sedum acre*-Clade. Sie enthält makaronesische, mexikanische und europäische *Sedum* Arten gemeinsam mit Arten der Echeverioideae und scheint recht ursprünglich zu sein (KIM et al. 1996, MORT et al. 2001). Die bisher untersuchten Taxa dieser Linie der Crassulaceae zeichnen sich phytochemisch durch das Vorkommen von Alkaloiden (Pyrrolidine und Piperidine) und morphologisch durch Blüten mit häufig ungleich langen Sepalen aus. Ferner sind die Sippen meist kahl oder z.T. flaumhaarig, jedoch dann stets ohne drüsige Trichome und haben eine netzartig strukturierte Samenschale (KIM et al. 1996, 'T HART 1995).

Die *Leucosedum*-, *Aeonium*- und *Sempervivum*-Clade stellt nach 'T HART (1995) die Schwestergruppe der *Sedum acre*-Clade dar. Die in diese Clade gestellten Gattungen haben alle einen gemeinsamen Vorfahren, der in der Gattung *Sedum* Subgenus *Gormania* zu suchen ist. Die in diesem Subgenus vereinten Arten sind für gewöhnlich drüsig flaumhaarig, die Sepalen sind an der

Basis verwachsen und für gewöhnlich gleich lang, die Samenschale (Testa) ist gerippt oder bipapillat. Das Hauptverbreitungsgebiet der Gattungen der *Leucosedum*-, *Aeonium*-, und *Sempervivum*-Claden ist Eurasien und für einen Zweig, mit der Gattung *Dudleya*, in Nordamerika.

*Die Leucosedum-Clade.* Enthält nach VAN HAM (1995) die Gattungen *Mucizonia* und *Pistorinia* (BERGER's Cotyledonoideae), zusammen mit den eurasischen Gattungen der Sedoideae *Sedum* und *Rosularia* (VAN HAM & 'T HART 1998). Das Hauptverbreitungsgebiet ist der Südwesten der USA, Mexiko und Europa (MORT et al. 2001). Die Clade wird in VAN HAM's Untersuchungen gut gestützt (bootstrap 82%) bei den Untersuchung durch MORT et al. (2001) jedoch nur schwach (bootstrap <50%). MORT et al. (2001) begründen das mit der unterschiedlichen Wahl der in die Untersuchung einbezogenen Taxa. MORT et al. untersuchten 12 Taxa, die aus Mexiko und Europa stammen, während VAN HAM (1995) überwiegend europäische Taxa verwendete. MORT et al. (2001) konnten anhand des cpDNA Gens *matK* drei Subcladen innerhalb der *Leucosedum*-Clade ausmachen: eine mit der Gattung *Dudleya*, deren Schwestergruppe *Parvisedum* und eine Subclade mit meist europäischen Sedoideae (MORT et al. 2001).

*Die Aeonium-Clade.* Diese stark gestützte Clade enthält nach VAN HAM (1995) die makaronesischen Sempervivoideae *Aeonium*, *Monanthes*, *Greenovia* und *Aichryson* (VAN HAM & 'T HART 1998, MORT et al. 2001). Eine nähere Verwandtschaft zu *Sempervivum* besteht nach MORT et al. (2001) nicht.

*Die Sempervivum-Clade.* Ist nach VAN HAM (1995) nur schwach gestützt und enthält, die in der vorliegenden Arbeit behandelte Gattung *Sempervivum* sowie *Sedum assyriacum*, *S. mooneyi* und *S. sediforme*. Letztere gehört zu *Sedum* Serie *Rupestris*, welche demnach vermutlich nahe bei *Sempervivum* steht. Die anderen Gattungen der Sempervivoideae (*Aeonium*, *Monanthes*) scheinen keine nähere Verwandtschaft aufzuweisen (VAN HAM & 'T HART 1998, MORT et al. 2001).

In jüngerer Zeit wurde von THIEDE et al. (2005) eine revidierte Klassifikation vorgeschlagen. Diese wird damit begründet, dass 'T HART's Klassifikation durch die strikte Einhaltung der in der Systematik üblichen Gebrauch der Rangfolge zu unübersichtlich und unpraktisch ist. Er schlägt deshalb eine Klassifikation vor, die der Konvention von Sequenzen folgt (THIEDE

et al. 2005). Diese soll hier jedoch nicht besprochen werden, da sie weitestgehend auf den oben besprochenen Claden beruht.

Wie bereits oben besprochen, ist *Sempervivum* eine klar umrissene Gattung innerhalb der Familie der Crassulaceae. Aufgrund des kleinen Verbreitungsgebietes und der relativ einheitlichen Morphologie kann sie als junge Gruppe innerhalb der Familie angesprochen werden. Eine abschließende infragenerische Gliederung ist bis heute nicht erfolgt. Lediglich eine Gliederung der *Sempervivum* s.l. in *Jovibarba* und *Sempervivum* s.str. ist eindeutig und soll im folgenden Kapitel erläutert und diskutiert werden.

### 2.3 Die Gattung *Sempervivum* s.l.

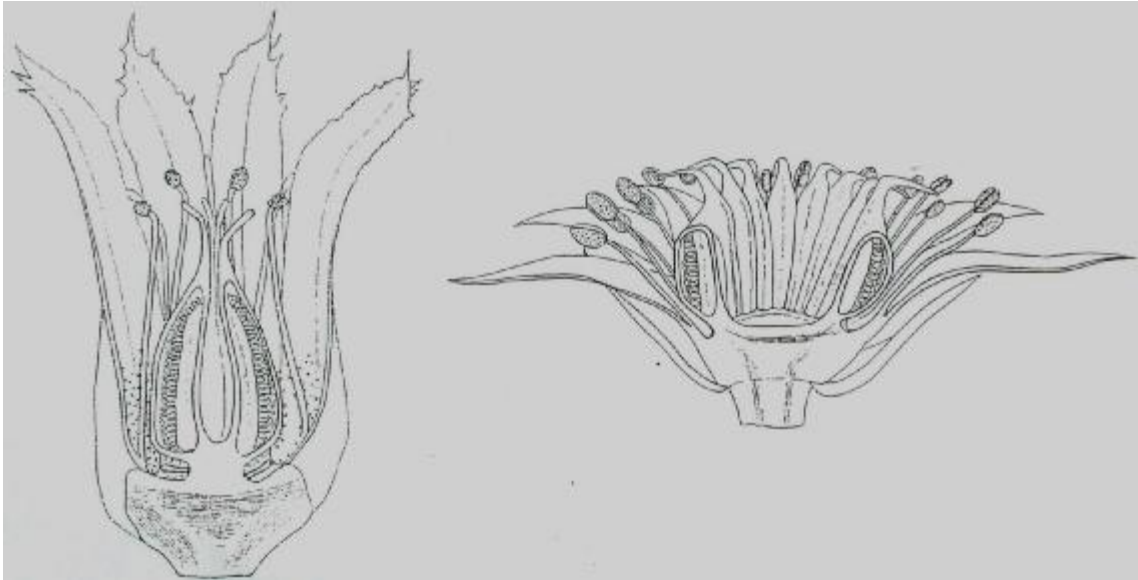
Zur Frage der Abgrenzung der Taxa *Jovibarba* und *Sempervivum* s.str. Innerhalb der Gattung *Sempervivum* s.l. existiert eine Gruppe von Taxa, welche von einigen Autoren taxonomisch als Sektion *Jovibarba* DE CANDOLLE aufgefasst wird (BERGER 1930, PRAEGER 1932, BRUMMITT 1992, STEVENS et al. 1996, T HART et al. 2003, THIEDE et al. 2005), von anderen jedoch in die eigene Gattung *Jovibarba* OPIZ gestellt wird (HUBER 1961, LEUTE 1966, JACOBSEN 1970, PARNELL et al. 1990, 1991, 1993, LETZ et al. 1993, LIPPERT 1995, LETZ 1998, WISSKIRCHEN et al. 1998). Die Rechtfertigung des Gattungsstatus von *Jovibarba* wird bereits seit Jahrzehnten diskutiert, jedoch sind die Beziehungen zur Gattung *Sempervivum* und die Phylogenie nach wie vor ungeklärt.

Neben dem Namen *Jovibarba* OPIZ findet man in der älteren Literatur auch den Namen *Diopogon* JORDAN & FOURREAU (z.B. HUBER 1961, LEUTE 1966). Welche der beiden Bezeichnungen für das Taxon nomenklatorisch korrekt ist und welche Schreibweise der Sektion *Jovibarba* DE CANDOLLE gültig ist, wurde eingehend von EGGLI & NYFFELER (1992) diskutiert. Sie kommen zu dem Ergebnis, dass der Name *Diopogon* JORDAN & FOURREAU zugunsten des Namens *Jovibarba* OPIZ nach der Prioritätsregel des ICBN (Internationaler Code der botanischen Nomenklatur) zu verwerfen ist. Dies ergibt sich aus der Darstellung von OPIZ (1852), der das Taxon *Jovibarba* nomenklatorisch korrekt aus dem Status der Sektion *Jovisbarba* KOCH in den Gattungsstatus stellte. In Bezug auf die richtige Schreibweise muss die Form, nach der Prioritätsregel des ICBN, Sektion *Jovisbarba* KOCH jedoch zugunsten von Sektion *Jovibarba* DE CANDOLLE verworfen werden, da letztere zuerst veröffentlicht wurde.

Für eine Klärung der Frage, ob das Taxon *Jovibarba* den Status einer eigenen Gattung oder in die Gattung *Sempervivum* gestellt werden sollte, werden im Folgenden zunächst die Merkmale betrachtet, welche als Argument für die Trennung der Taxa *Sempervivum* und *Jovibarba* genannt werden.

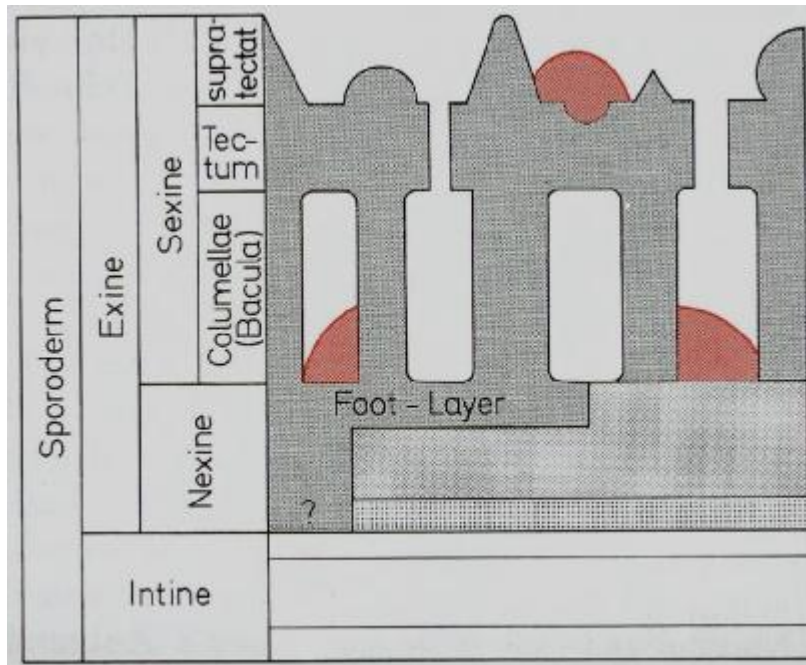
**Blütenmorphologie.** Das Taxon *Sempervivum* s. str. weist 8-18zählige Blüten auf und unterscheidet sich dadurch von den meist 6zähligen Blüten des Taxons *Jovibarba*. Wie WASSMER (1955) zeigen konnte, ist die Blütenachse während der Entwicklung bei *Sempervivum* tellerartig verbreitert, dadurch sind die Petalen sternförmig ausgebreitet. Bei *Jovibarba* hingegen ist sie schmal becherförmig und hat daher Petalen, welche „glockig“ aufgerichtet sind. Bei

*Jovibarba* sind die Petalen unterseits gekielt und deren Spitzen gefranst, bei *Sempervivum* s.str. sind sie ungekielt und stets ganzrandig.



**Abbildung 1:** Blütenmorphologische Unterschiede zwischen den Taxa *Jovibarba* und *Sempervivum* s.str. *Jovibarba* hat meist 6zählige Blüten mit gefransten und aufrechten Petalen, dadurch unterscheidet sie sich von *Sempervivum* s.str. mit meist 8-18-zähligen Blüten mit sternförmig ausgebreiteten Petalen. (aus GÜNTHART 1902)

**Pollenstruktur.** Der Pollen der Gattung *Sempervivum* s.l. weist eine tectate Exine auf. PARNELL (1991) untersuchte die Pollenstruktur der beiden Gruppen mit einem Rasterelektronenmikroskop (REM) und einem Transmissions-Elektronenmikroskop (TEM). Er kommt zu folgendem Ergebnis: Bei *Sempervivum* s.str. können die Pollenkörner in ihrer Größe variieren und sind in der Form prolat und tricolporat mit einer striat-rugulaten Ektexine (vgl. Abb. 2). Die Sexine weist auf der supra-tectaten Schicht ein zufällig anastomisierendes aber glattes Muster („*random anastomosing pattern*“) auf. Die Bereiche des Tectums zwischen diesem Muster sind glatt. Das Tectum und auch die Bereiche zwischen den Columellae weisen Pollenkitt auf. Die Columellae (Bacula) selber sind unverzweigt, regelmäßig im Umriss und variieren in Durchmesser und Abständen zueinander, die Zwischenräume nehmen etwa 17% des Querschnitts im Bereich der Ektexine ein. Die Fußschicht („*foot layer*“) ist gut entwickelt. Die Intine weist keine nachzuweisenden cytoplasmatischen Einlagerungen auf (PARNELL 1991).



**Abbildung 2:** Schema des Feinbaus der Pollenkornwand von tectatem Pollen bei Angiospermen zur Übersicht (aus STRASBURGER 2002).

Die Pollenkörner können bei *Jovibarba* in ihrer Größe variieren, sind insgesamt im Schnitt 13% größer als bei *Sempervivum* s.str. Die Exine ist etwa 65% dicker als die von *Sempervivum* s.str. und zeigt keinen Pollenkitt. Sie weist ein gänzlich glattes und einheitliches Tectum mit einer oberflächlichen Schicht auf, jedoch ohne supra-TECTATE Muster der Sexine. Die Columellae selber ist verzweigt, zeigt einen unregelmäßigen Umriss und ist etwa dreimal so lang wie bei *Sempervivum* s.str. Sie ist in Größe, Form und Häufigkeit variabel und die Zwischenräume nehmen im Bereich der Ektexine mehr als doppelt soviel Raum ein wie bei *Sempervivum* s.str. Die Fußschicht ist ebenfalls gut entwickelt und die Intine faserig. Aufgrund seiner Untersuchungen kommt PARNELL (1991) zu dem Ergebnis: „[...] there are considerable differences between the two genera in relation to their pollen morphology, supporting their taxonomic separation“.

Die Untersuchungen der Pollenstrukturen durch PARNELL (1991) zwischen der Sektion *Jovibarba* und der Sektion *Sempervivum* zeigen Unterschiede insbesondere in der Wandstruktur der Pollenkörner. Dies zeigt, dass die Gattung *Sempervivum* eine eurypalyne Gruppe ist, was aber eine Rechtfertigung eines eigenen Gattungsstatus der Sektion *Jovibarba* nicht zwangsläufig begründet.

**Chromosomenzahl.** Die Verwendung der Chromosomenzahl kann als zusätzliches Merkmal mit in die Taxonomie einfließen. Wie BRAMWELL (1970) anführt, ist bei den Crassulaceae eine hohe Variabilität der

Chromosomengrundzahlen und auch der des haploiden Chromosomensatzes häufig. Die Chromosomengrundzahl 19 bei *Jovibarba* wird argumentativ herangezogen und den Chromosomengrundzahlen von 16, 17, 18, 19, 20, 21 von *Sempervivum* gegenübergestellt (UHL 1960, ZÉSIGER 1961, BRAMWELL 1970). Es sei darauf hingewiesen, dass UHL (1961) sich nach Veröffentlichung von *Sempervivum*-Arten mit einer Chromosomengrundzahl von 19 (*S. macedonicum*) in der Nomenklatur nach dem in jener Zeit jüngst erschienenen Sukkulenten-Lexikon von JACOBSEN (1960) richtet und wahrscheinlich deswegen *Jovibarba* zwecks Konservierung des Namens Gattungsstatus einräumt.

Mit den zuvor genannten Unterschieden in Blütenbau, Pollenstruktur und Chromosomenzahlen wird bei den genannten Autoren begründet, warum *Jovibarba* ein eigener Gattungsstatus einzuräumen sei. Dabei werden aber die Gemeinsamkeiten der beiden Gruppen außer acht gelassen und das jeweils angeführte systematisch relevante Argument hoch gewertet. Beide Gruppen haben jedoch mehr Gemeinsamkeiten als Unterschiede. Die Gemeinsamkeiten beziehen sich insbesondere auf die gleiche Morphologie, Verbreitung, die Präferenz für die gleichen Habitate, Chromosomengrundzahlen, Kreuzbarkeit der beiden Gruppen untereinander und gleiche Ausstattung mit Inhaltsstoffen. Daher erscheint eine Trennung in *Sempervivum* und *Jovibarba* als nicht gerechtfertigt.

*Morphologie.* Beide Sektionen bilden mehr oder weniger dichte Rosetten aus. Sie vermehren sich vegetativ stets über Ausläufer, die z.T. sehr gestaucht in den Blattachsen entspringen und bilden so große Bestände. Die Blätter sind gefranst oder bewimpert, kahl oder behaart und stets mit drüsigen Trichomen besetzt, welche von gleichem Bau sind. Der Bauplan der Trichome unterscheidet sich nicht zwischen den Sektionen. Die Ausbildung der Epikutikular-Wachse ist identisch. Alle Spezies beider Sektionen sind monokarp. Die aus dem Apikalmeristem hervorgehenden zymösen Infloreszenzen tragen zwei bis drei Wickelenden (Einzel- oder Doppelwickel). Die gemeinsamen morphologischen Merkmale überwiegen die wenigen Unterschiede im Blütenbau bei weitem.





**Abbildung 3:** Ausbildung der Ausläufer bei 1) *Sempervivum montanum* ssp. *stiriacum* und 2) *S. globiferum* ssp. *allionii*.

*Chorologie.* Wie aus den chorologischen Karten von MEUSEL et al. (1965) ersichtlich, erstreckt sich das Verbreitungsgebiet der Sektion *Sempervivum* über den europäisch-alpinen Raum, Zentral- und Südost-Europa sowie Südwest-Asien. Das Hauptverbreitungsgebiet sind die Alpen, Balkan, Nordostanatolien und der Kaukasus. In westlicher Richtung erstreckt sich dieses bis zu den Pyrenäen und der Iberischen Halbinsel und östlich bis in den Kaukasus und den Iran. Lediglich eine Art, *S. atlanticum*, findet sich im Atlas-Gebirge Nordafrikas. Das Verbreitungsgebiet der Sektion *Jovibarba* ist wesentlich kleiner als dasjenige der Sektion *Sempervivum*, deckt sich aber in großen Teilen. Wie im Abschnitt über die Verbreitung aufgeführt wird, kommt die Sektion *Jovibarba* bis weit in den Norden des östlichen Europas vor. Wie in den Alpen und Karpaten beobachtet werden konnte, findet sich die Sektion *Jovibarba* v.a. in tieferen Lagen des Verbreitungsgebietes.

*Ökologie.* Die Gattung *Sempervivum* s.l. zeigt eine besondere Anpassung an die Boden- und Klimabedingungen der montanen bis subnivalen Stufe. Die Sippen besiedeln dort die alpinen Matten, Felsköpfe, Schutthalden und auch Grasland. Dabei zeigen sich zwischen den Sektionen am Naturstandort keine Unterschiede in der Präferenz der Habitate. Obwohl alle Arten der Gattung frostresistent sind, trifft dies für die der Sektion *Jovibarba* in besonderem Maße zu. Pflanzen, die im Botanischen Garten der Universität Duisburg-Essen gehalten werden, haben insbesondere bei feucht-kaltem Winter mit episodisch hohen Niederschlägen abwechselnd mit starken Frösten z.T. großen Schaden erlitten, die Sippen aus der Sektion *Jovibarba* (insbesondere aus der *S. globiferum*-Gruppe) haben diese ungünstigen

Witterungsbedingungen schadlos überstanden. Dies könnte die weiter nördlich gelegene Verbreitungsgrenze erklären, wo bedingt durch die kontinentalen Klimabedingungen extrem niedrige Wintertemperaturen auftreten. Die Arten der Sektion *Sempervivum* hingegen kommen v.a. in montanen bis subnivalen Lagen der Hochgebirge vor, wo sie im Winter durch mächtige Schneedecken vor extrem niedrigen Temperaturen geschützt werden.

*Hybridisierbarkeit.* Kreuzungen gelingen grundsätzlich zwischen den beiden Sektionen, wenn auch nicht spontan. Falls *Jovibarba* eine selbständige Gruppe darstellt oder anders formuliert nicht näher verwandt ist, sollten Kreuzungen nicht möglich sein. Hybriden sind zwar am Naturstandort bisher nicht nachgewiesen, jedoch beschreiben FAVARGER et al. (1968) das Zustandekommen solcher Hybriden. Obwohl diese wenig fertil bis steril sind, darf man nicht über die offensichtlich enge Verwandtschaft der beiden Gruppen hinwegsehen, die es erst ermöglicht, Hybriden künstlich zu erzeugen. Der fehlende Pollenkitt in der Sektion *Jovibarba*, der Pollen klebrig macht und zu einer Anhaftung an bestäubenden Insekten führt, könnte einer der Gründe sein, dass Naturhybriden zwischen den beiden Gruppen fehlen, da spontane Bestäubung bisher nicht beobachtet wurde. In Privatsammlungen sind diese intersektionalen Hybriden nicht unbekannt.

*Phytochemie.* Untersuchungen von Inhaltsstoffen geben ebenfalls wichtige Hinweise auf den Verwandtschaftsgrad, insbesondere zur Abgrenzung von Taxa höherer Rangstufen und zur Darstellung ihrer phylogenetischen Beziehungen. Dies wurde von HEGNAUER (1986) in einem Übersichtsartikel<sup>2</sup> an unterschiedlichen Taxa gezeigt. In diesem betont er den taxonomischen Wert der Chemotaxonomie und weist darauf hin, dass „comparative phytochemistry combined with an adequate plant classification is an excellent guide for chemical exploration of the plant world“. STEVENS et al. (1996) verglichen die Inhaltsstoffe von 34 *Sempervivum*-Arten mit denen von *Sempervivum heuffelii* (Sektion *Jovibarba*). Die Sektionen weisen ein ähnliches Muster an Inhaltsstoffen auf, es unterscheidet sich beispielsweise deutlich von dem der Gattung *Sedum*. Aufgrund der großen Übereinstimmung, insbesondere im Gehalt des Flavonoids Kaempferol kamen sie zu dem Schluss: „Our results are

---

<sup>2</sup> HEGNAUER (1986: 1521) bringt mit der folgenden Formulierung die Problematik, welche auf die Diskussion in der Gattung *Sempervivum* s.l. zutrifft, auf den Punkt: „Taxonomists very often disagree with regard to the delimitation of plant groups which should be ranked as species or genus [...] There are absolutely no objective and infallible criteria for rank-determination in plant classification.“

in favour of [...] the inclusion of *Jovibarba* in *Sempervivum*“. Über den systematischen Wert von Kaempferol betonen ´T HART et al. (1999) das ausschließliche Vorkommen dieses Inhaltsstoffs in den beiden Sektionen verglichen mit den vielen hunderten Flavonoiden im Pflanzenreich. Dieselben Autoren weisen ebenfalls auf den Wert der gleichförmigen chemischen Zusammensetzung der Epikutikularwachse bei *Sempervivum* hin. Sie heben hervor, dass besonders bei den Crassulaceae zwischen den Gattungen und auch innerhalb der Gattungen im Allgemeinen große Unterschiede zwischen den Terpenoiden herrschen. Diese bestehen nach STEVENS (zitiert in ´T HART et al. 1999) hauptsächlich aus Fettsäuren (C<sub>33</sub>) und bisher nicht identifizierten Diterpenoiden.

*Molekularbiologie.* Eine weitere Annäherung zur Klärung der Phylogenie der Gattung *Sempervivum* und den Status der Sektion *Jovibarba* könnten repräsentative Daten aus molekularbiologischen Untersuchungen bringen. Hierbei wäre nicht nur eine ausreichend große Stichprobe an Arten zu untersuchen, sondern diese müssten zudem noch mit Hilfe von morphologischen Daten ergänzt werden. Anhand von DNA-Sequenzen ist es möglich, phylogenetische Ereignisse zu rekonstruieren und Klarheit auf fast allen systematischen Ebenen zu erhalten. Durch Analyse der cpDNA versuchte KIM einen Hinweis auf die Verwandtschaft von *Jovibarba* und *Sempervivum* zu erhalten. Diese Untersuchungen führte KIM an der Universität Utrecht durch; obwohl nicht veröffentlicht, sind sie mehrfach als Zitate in die Literatur eingegangen (´T HART et al. 1999, 2003, THIEDE et al. akzeptiert zur Publikation) und von ´T HART bestätigt worden (´T HART, persönliche Mitteilung an den Autor). KIM (´T HART et al. 1999) postulierte, dass *Jovibarba* und *Sempervivum* nahe miteinander verwandt sind und eine monophyletische Gruppe bilden, welche sich deutlich von den eurasiatischen Crassulaceae isoliert. Aufgrund der DNA-Merkmale zeigen ´T HART et al. (1999) drei Möglichkeiten der phylogenetischen Verwandtschaft von *Jovibarba* und *Sempervivum*: Erstens, beide Taxa sind monophyletisch und stehen als Schwesterngruppen zueinander oder zweitens, *Jovibarba* repräsentiert eine paraphyletische Stammgruppe von dieser ausgehend *Sempervivum* als monophyletische Gruppe anzusehen ist oder drittens: *Sempervivum* ist eine paraphyletische Stammgruppe innerhalb dieser sich *Jovibarba* noch nicht abgespalten hat.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die taxonomischen Merkmale weitaus mehr Gemeinsamkeiten zwischen *Sempervivum* s.str. und der Sektion *Jovibarba* zeigen als bisher gewürdigt, so dass es nicht haltbar erscheint, aufgrund weniger morphologischer Unterschiede diese beiden Gruppen als eigenständige Gattungen zu führen. Ferner lassen insbesondere die chorologischen, cytologischen, phytochemischen kombiniert mit morphologischen Merkmale wie die Infloreszenzen, die Art und Weise der vegetativen Vermehrung und die monokarpe Lebensweise der Arten auf eine enge Verwandtschaft der Taxa schließen. Deswegen ist es sinnvoll, das Taxon *Jovibarba* in die Gattung *Sempervivum* zu stellen. Der Autor der vorliegenden Arbeit schließt sich der Meinung von 'T HART (1995) an „*Jovibarba* (DC.) Opiz [...] is very closely related to *Sempervivum* and most probably better treated as a subgenus of the latter“.

## **2.4 Morphologie der Gattung *Sempervivum***

Die folgende Zusammenstellung der Morphologie der Gattung *Sempervivum* dient als Ausgangsbasis für die kritische Sicht der hier untersuchten Taxa. Hinweise zur allgemeinen Morphologie der Gattung finden sich insbesondere bei GÜNTHART (1902), BERGER (1930), PRAEGER (1930), WASSMER (1955), NAPP-ZINN (1984), und LIPPERT (1995).

*Blüte.* Die hypogynen Blüten von *Sempervivum* sind 6-20zählig, regelmäßig radiär gebaut, choripetal und zwittrig. Die Zahl der Blütenorgane ist innerhalb einer Art variabel, ebenfalls die Anzahl der Blüten pro Infloreszenz.

*Perianth.* Die Petalen sind lanzettlich bis linealisch, sternförmig ausgebreitet (Sektion *Sempervivum*); oder aufrecht, lanzettlich bis spatelig, dorsal gekielt, mit gefransten Rändern (Sektion *Jovibarba*, *S. globiferum*-Gruppe) oder apikal dreizählig (Sektion *Jovibarba*, *S. heuffelii*). In der Sektion *Jovibarba* sind die Petalen stets gelb, bei *Sempervivum* s.str. entweder rot, gelb oder weißlichgelb. Die Intensität der Färbung kann schwanken, normalerweise rot blühende Sippen können gelegentlich auch gelbe oder fast weiße Kronblätter ausbilden. Die Sepalen sind schmal länglich, linealisch oder lanzettlich, eilanzettlich bis dreieckig. Die Gestalt der Sepalen, der Grad der Verwachsung und die Ausbildung der Spitze sind nützliche Bestimmungsmerkmale, um Arten gegeneinander abzugrenzen. Die Sepalen

sind nach WASSMER (1955) an der Basis untereinander und mit der Achse verwachsen.

*Androeceum.* Die Blüten der *Semperviven* sind stets protandrisch, was gewöhnlich eine Selbstbestäubung verhindert; diese ist allerdings künstlich möglich. Die Anzahl der Stamina ist stets doppelt so hoch wie die der Petalen und Sepalen. Sie sind in zwei Kreisen angeordnet, wobei der äußere den Kronblättern (epipetal), der innere den Kelchblättern (episepal) gegenübersteht (obdiplostemon). Nach WASSMER (1955) kommt das Phänomen der Obdiplostemonie durch eine „Unterbrechung der normalen Alternanz im Bereich des Androeceums“ zustande. Als Ergebnis finden sich die Staubblätter des äußeren Kreises vor den Kronblättern und nicht wie erwartet zwischen diesen. Des Weiteren finden sich die „inneren Stamina vor den Kelchblättern, die Karpelle vor den Kronblättern“. Der epipetale Staubblattkreis verwächst kongenital mit dem dahinter stehenden Staubblattwirtel, dabei treten nach WASSMER (1955) die Filamente in der frühen Entwicklung an der Basis in Verbindung, bilden einen geschlossenen Ring und verwachsen unmittelbar mit den Kronblättern. Die Filamente und Antheren können unterschiedlich gefärbt sein.

*Gynoeceum.* Die freien Karpelle stehen den Petalen gegenüber, treten in gleicher Anzahl wie diese auf und sind aufrecht. Sie sind an der Achse inseriert und nicht mit dieser verwachsen (WASSMER 1955), sowie deutlich in Fruchtknoten und Griffel unterteilt. Nach WASSMER (1955) unterbleibt bei *Sempervivum* eine Differenzierung der Griffelspitze in eine deutliche Narbe. So beobachtete er an *Sempervivum dolomiticum*, dass die „lang gestreckten Zellen des Griffelparenchyms [...] aus dem Griffelende“ hervortreten und eine Fläche bilden, die zur Aufnahme des Pollens geeignet ist. Die Karpelle weisen ein Karpellschüppchen auf, welches Nektar absondert. Nach BERGER (1930) stellt es eine Emergenz des Fruchtblattes dar und findet sich bei allen Crassulaceae. Die Plazenten sind reichlich verzweigt (WASSMER 1955) und tragen zahlreiche anatrophe Samenanlagen mit zwei Integumenten, welche nach BERGER (1930) auch später getrennt bleiben.

*Infloreszenz.* *Sempervivum* ist hapaxanth. Nach ca. drei bis sechs Jahren kommt es zur Internodienstreckung und die Rosetten gehen in einen Blütenstand auf, der nach der Fruchtreife abstirbt. Die Blütenstände sind

zymös, die terminale Blüte wird von (2-) 3 Ästen übergipfelt und tragen Dichasien bzw. Pleiochasien mit Wickelenden. Die Endblüte kann konkaleszent entlang der Mutterachse verschoben werden. Die Seitenäste stellen Wickel oder Doppelwickel dar. Meist finden sich beide Formen an einem Blütenstand. So besteht eine Infloreszenz häufig aus zwei Doppel- und einem Einfachwickel.

*Blatt.* Die Blätter sind äquifazial gebaut, ein einheitliches Mesophyll mit Chloroplasten übernimmt mehr oder weniger auch die Funktion eines Wasserspeichergewebes (NAPP-ZINN 1984). Die ganzrandigen Blätter sind spiralg an der Sprossachse inseriert und durch kurze Internodien zu Rosetten gehäuft und dem Boden aufsitzend. Neben Rosetten und vegetativen Ausläufern ist das Blatt meist das einzige Merkmal, das zur Bestimmung zur Verfügung steht.

*Blattspreite.* Die Gestalt der Blattspreite kann innerhalb der Arten schwanken und ist nicht überzubewerten. Insbesondere Umwelteinflüsse führen häufig zu einer abnormen Veränderung der Gestalt. Während der morphologischen Untersuchungen, die dieser Arbeit zu Grunde liegen, hat sich gezeigt, dass insbesondere die äußeren Blätter der inneren Rosette zum Studium am besten geeignet sind. Welche Gestalten die Blattspreiten aufweisen, soll im Folgenden ausgeführt werden, dabei folgt die Terminologie weitgehend der von HARRINGTON & DURRELL (1957). Die Blattspreite kann sein: **eiförmig (engl. ovate)**: in Form eines Eis, an der Blattbasis am breitesten, **verkehrt-eiförmig (engl. obovate)**: invers eiförmig, die größte Breite findet sich im Bereich der Blattspitze, **spatelig (engl. spathulate)**: gegen die Blattspitze hin verbreitert, die Blattränder sind gegen die Basis konkav, **lanceollich (engl. lanceolate)**: Mehrmals länger als breit und unterhalb der Mitte des Blattes am breitesten, **verkehrt-lanceollich (engl. oblanceolate)**: Invers lanceollich oberhalb der Mitte am breitesten, **länglich (engl. oblong)**: zwei bis viermal so lang wie breit und die Blattränder mehr oder weniger parallel zueinander. Man unterscheidet breit länglich (zweimal so lang wie breit) und schmal länglich (viermal so lang wie breit), **elliptisch (engl. elliptic)**: Länger bis zweimal so lang wie breit und in der Mitte des Blattes am breitesten.

Die Blattspitzen können sein: **stumpf (engl. obtuse)**: in einem stumpfen (>130°) Winkel zulaufend und die Spitze selbst meist rund, **spitz (engl. acute)**: In einem spitzen Winkel zulaufend, man unterscheidet **schmal** (Winkel 45°) und **breit** spitz (Winkel >45° bis <90°), **zugespitzt (engl. acuminate)**: Die Blattränder stoßen spitzwinklig zusammen, sind aber ihrerseits konkav. Man unterscheidet **abrupt** zugespitzt mit kurzer Spitze und **lang** zugespitzt mit langer Spitze, **bespitzt (engl. cuspidate)**: Die Blattspitze ist stumpf mit kurzer aufgesetzter Spitze.

Die Form des Blattquerschnittes scheint ein konstantes und arttypisches Merkmal zu sein und ist daher von besonderem Wert. Man unterscheidet Blätter, die **halbstielrund (engl. planconvex)** sind, d.h.: Blattoberseite meist plan, Blattunterseite konvex; sowie **zweischneidig (engl. biconvex)**: Blattober- und -unterseite sind konvex.

*Rosetten*. Bei der Determination der Arten ist die Gestalt der Rosetten von besonderem Wert. Die Ausprägung dieses vegetativen Merkmals unterliegt starken Schwankungen durch Umwelteinflüsse. Die Rosetten können **offen** sein wie z.B. bei *S. staintonii*, bei der alle Blätter sternförmig ausgebreitet sind, sie sind **locker**, wenn Rosettenblätter lediglich zusammengeneigt sind wie bei *S. tectorum* und **kompakt**, wenn die Rosette fast kugelig geschlossen ist bzw. die Blätter sich bis weit über die Hälfte aneinander schmiegen wie z.B. bei *Sempervivum ciliosum* oder *S. minus*. Des Weiteren können **Färbung, Anzahl der Blätter** und **Durchmesser** der Rosetten als Merkmale verwandt werden, auch hier sollte eine gewisse Variationsbreite beachtet werden. Bei vielen Arten ist während der Vegetationsperiode eine ausgeprägte Anisophyllie zu beobachten. Diese wurde eingehend von DOPOSCHEG-UHLÁR (1913) untersucht. Er zeigte, dass die Anisophyllie der *Sempervivum*-Rosetten mit der Wirkung von Schwerkraft und Lichtreiz verbunden ist (DOPOSCHEG-UHLÁR 1913). Die Anisophyllie beschränkt sich auf die äußeren Rosettenblätter und zeigt sich nur während der Vegetationsperiode. Im Herbst sterben die beteiligten Blätter ab und die Rosetten werden wieder isophyll. Die Anisophyllie ist als Anpassung an den extremen Lebensraum zu interpretieren. So dient das Aufrichten dem Vergrößern der Oberfläche des Pflanzenkörpers und dem Auffangen von mehr Sonnenlicht, um während der kurzen Vegetationsperiode möglichst rasch die

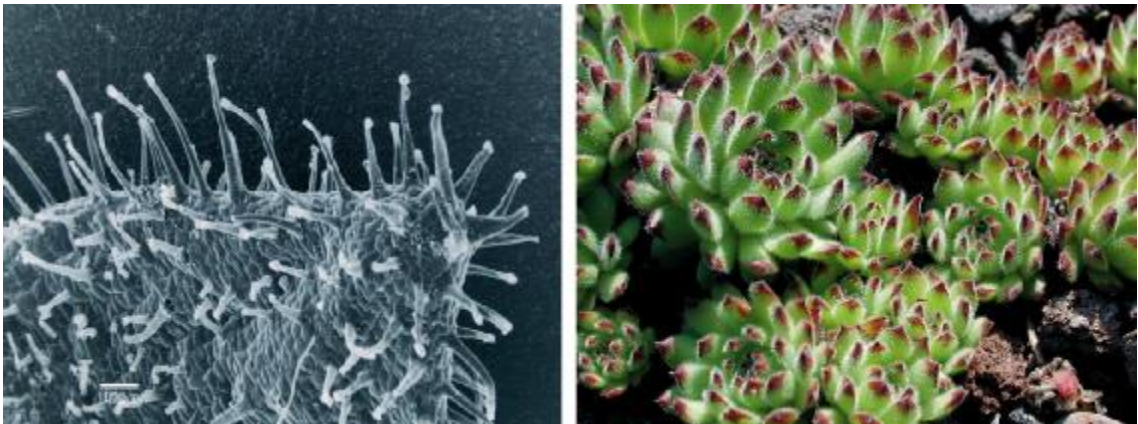
vegetative und auch generative Vermehrung voranzutreiben. Im Herbst sterben die beteiligten Blätter schließlich ab.

*Stolonen.* *Sempervivum* vermehrt sich vegetativ durch Stolonen, und die Sippen können dadurch im Laufe der Zeit große Polster bilden. Diese Stolonen entspringen axillär, wachsen plagiotrop und bilden an den Enden wieder neue Pflanzen. Sie können annuell oder perennierend sein, der Durchmesser beträgt in der Regel zwischen 2 und 4 mm. Annuelle bzw. nicht ausdauernde Stolonen finden sich insbesondere bei den Arten des Großen Kaukasus und bei *S. globiferum* (Sektion Jovibarba), perennierende Formen meist bei den übrigen Arten. Auch die Länge der Ausläufer ist recht unterschiedlich. So bildet *S. cantabricum* kurze Stolonen und relativ kompakte Polster, *Sempervivum charadzeae* hat bis zu 30 cm lange Ausläufer und bildet mehr oder weniger große Matten. Die Stolonen können bei der Determination der Arten eine wichtige Rolle spielen. Durch Hapaxanthie und die vegetative Ausbreitung durch Stolonen ist die Gattung in besonderem Maße an ihren Lebensraum angepasst. Bei *S. globiferum* (Sektion Jovibarba) lösen sich die Tochterrosetten von der Mutterpflanze, rollen herab und dienen so Ausbreitung der Art am Wuchsort.

*Umweltbedingte Modifikationen.* Veränderungen des Pflanzenkörpers aufgrund abiotischer Faktoren sind bei *Sempervivum* augenfällig. Beschattung, Wasserverfügbarkeit und Nährstoffe führen zu einer abnormen Ausbildung der Rosetten und machen dann eine Bestimmung unmöglich. Daher ist es bei der Gattung besonders wichtig, verschiedene Arten unter gleichen Kulturbedingungen zu halten um diese miteinander vergleichen zu können. Unter trockenen und voll exponierten Bedingungen wird die Gestalt der Blattspreiten eher deutlich. Bei Beschattung, hoher Wassergabe und hohem Nährstoffgehalt kommt es zur Etiolierung der Blätter, was sich in einem verstärkten Längenwachstum insbesondere der äußeren Blätter zeigt. BRENNER (zitiert in BERGER 1930) untersuchte u.a. an *Sempervivum marmoreum* den Einfluss feuchter Umgebung auf Gestalt und inneren Bau der Blätter. Dabei kommt es zur Verlängerung der Internodien, die Blätter verlieren ihren fleischigen Charakter, werden größer, flacher und auch der innere Bau, z.B. der Leitbündelverlauf, ändert sich.



*Das Indument.* Eine Übersicht über Beschreibung, Entwicklung und physiologische Aspekte von Trichomen und deren Verbreitung im Pflanzenreich geben UPHOF & HUMMEL (1962). Die ökologische Bedeutung der Pubeszens für die Pflanze ist nicht eindeutig geklärt; es wurden mehrere Ansätze diskutiert, welche in einem Übersichtsartikel von JOHNSON (1975) zusammengefasst sind. Über das Vorkommen von unterschiedlichen Trichomen in der Familie der Crassulaceae gibt GREGORY (1998) und speziell in der Gattung *Sempervivum* NEEFF (2000) eine Übersicht. Eine Anleitung zur detaillierten Beschreibung von Trichomen bei Pflanzen geben THEOBALD et al. (1980), dieser wird hier vornehmlich gefolgt.



**Abbildung 4:** *Sempervivum pittonii*. Dieser Lokalendemit aus der Steiermark (Österreich) zeigt auf seinen Blattflächen einen dichten Besatz von relativ langen Trichomen und lässt dadurch die Rosetten flaumhaarig erscheinen.

*Aufbau der Trichome.* Trichome lassen sich gegen Emergenzen dadurch abgrenzen, dass bei letzteren subepidermale Schichten an der Bildung beteiligt sind. Die Beschreibung der Trichome hat nur dann Erfolg, wenn ausschließlich klar definierte Termini benutzt werden (THEOBALD et al. 1980).

Nach THEOBALD et al. (1980) sind für eine adäquate Trichom-Beschreibung vier grundlegende Schritte notwendig.

1. Das Vorkommen von Trichomen auf der gesamten Oberfläche des Pflanzenkörpers (Indument)
2. Die Morphologie der einzelnen Trichome
3. Studium des Besatzes mit unterschiedlichen Trichomen bei den Arten
4. Gewebekundliche Beschreibung der Trichome

Zu 1. *Das Auftreten von Trichomen (Indument)*. Man unterscheidet bei der Gattung *Sempervivum* Taxa, welche auf der Blattfläche behaart sind, von kahlen Formen. Obwohl THEOBALD et al. ausführen, dass „ [...] presence or absence may be of trivial importance but the type of trichomes present is often of considerable value for taxonomic purposes [...] .“ (THEOBALD et al. 1980), werden in der Gattung *Sempervivum* üblicherweise Taxa mit gleicher Morphologie aber fehlenden bzw. vorhandenen Indument als Unterarten oder Varietäten angesehen, wenn diese ferner ein disjunktes Areal aufweisen z.B. *Sempervivum wulfenii* ssp. *wulfenii* aus den Ostalpen (kahl) und *S. wulfenii* ssp. *juvanii* aus Slowenien (behaart) oder auch *Sempervivum tectorum* var. *tectorum* (kahl) aus den Alpen, Pyrenäen und Apennin und *S. tectorum* var. *avernense* (behaart) aus dem Apennin und der Auvergne.

Meist ist die ganze Pflanze dicht mit Trichomen besetzt, dies stellt wohl auch den ursprünglichen Zustand der Gattung dar. Die Kombination der Trichome auf Blattfläche und Blattrand ist in den meisten Fällen ein gutes Bestimmungs- und Unterscheidungsmerkmal.



**Abbildung 5:** *Sempervivum grandiflorum*. Diese Art aus den Alpen zeigt auf den Blattflächen und den Blatträndern ein Indument, das aus relativ langen Drüsenhaaren besteht. Die Drüsenköpfchen sondern ein Sekret ab, welches den Rosetten ihren typischen Duft verleiht und diese klebrig macht. *Sempervivum*-Arten lassen sich aufgrund ihres Induments in Kombination mit anderen, vegetativen Merkmalen gut von anderen Arten abgrenzen.

Zu 2. *Morphologie des einzelnen Trichoms*. Basierend auf der Terminologie von THEOBALDS et al. (1980) findet sich folgender Trichomtyp bei der Gattung *Sempervivum*: Es sind stets einfache unverzweigte Trichome, welche kurz oder lang sind und dann das unten erwähnte Erscheinungsbild von puberulenten und pubeszenten Blättern aufweisen. Beide ausgebildete Formen

können zudem dünn oder verdickt (zottig, engl. *shaggy*) sein. Wobei sich die dünnen Formen meist auf das Indument der Blattflächen beschränken und die verdickten Formen als Trichome der Blattränder in Erscheinung treten. Obwohl grundsätzlich die Länge der Trichome eine untergeordnete Rolle spielt, gibt es einige Arten, welche ein ausgesprochen kurzes Indument auf den Flächen aufweisen, welches nur mit entsprechender Sehverstärkung erfasst werden kann.



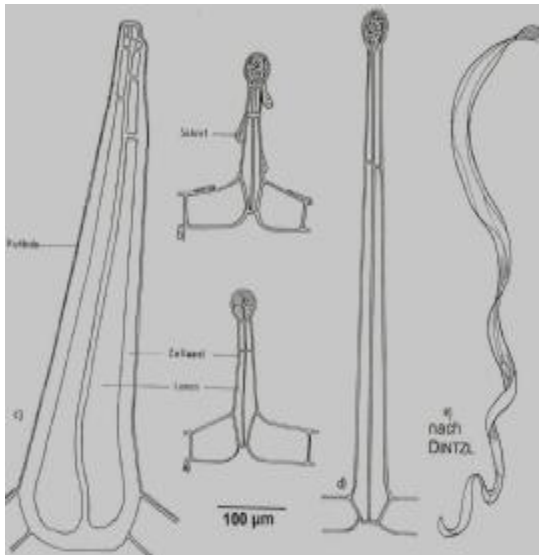
**Abbildung 6:** *Sempervivum thompsonianum*. Die Art weist pubeszenz und gewimperte Blätter auf. Der Besatz an Trichomen ist bereits mit dem bloßen Auge sichtbar.

Zu 3. *Studium des Besatzes an unterschiedlichen Trichomen.* Bei *Sempervivum* handelt es sich stets um gleich aufgebaute Trichome. Sie sind lediglich in der unterschiedlichen Dicke der Bewandung und Kutinisierung und in ihrer Länge zu unterscheiden.

Zu 4. *Gewebekundliche Beschreibung der Trichome.* Das Indument ist in der Gattung verhältnismäßig einfach gebaut. Nach DINZL (1905) teilt sich während der Entwicklung der Trichome aus einer Epidermiszelle diese zunächst antiklin. Die beiden entstandenen Zellen erheben sich über die Epidermis und es kommt zu periklinen Teilungen (DINZL 1905).

Nach der Terminologie von THEOBALD et al. (1980) lassen sich die Trichome der Gattung *Sempervivum* wie folgt beschreiben: Ein einzelnes Trichom besteht aus einem Schaft (*body*) und einem Köpfchen (*apex*). Ein eigener Fuß ist nicht ausgebildet, vielmehr besteht der Schaft aus insgesamt vier lang gestreckten Zellen, welche bis in die Epidermis reichen. Oft hat man den Eindruck, dass der Schaft nicht aus zwei basalen Zellen besteht, sondern

nur aus einer. Dieser Eindruck wird durch die unterschiedlichen Winkel der Betrachtung durch das Lichtmikroskop hervorgerufen. Das Köpfchen besteht ebenfalls aus vier Zellen, diese sind aber meist von gleicher Größe oder haben sich bei einigen Arten zu einem sekretierenden Drüsenköpfchen vereint.

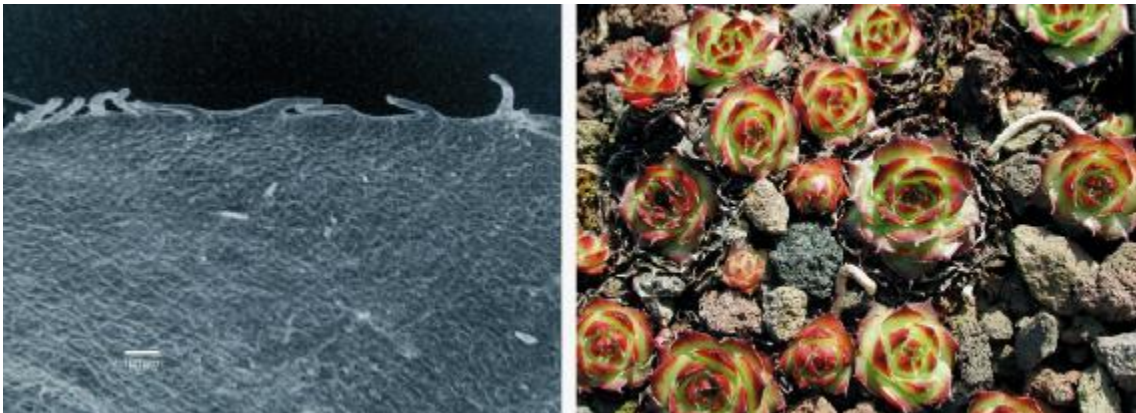


**Abbildung 7:** Übersicht Trichome: Alle Trichome der Gattung *Sempervivum* zeigen einen einheitlichen Aufbau (a) Dieser besteht aus einem Schaft mit vier Zellen, wobei die unteren in der Epidermis verankert sind. Das Drüsen-Köpfchen ist noch nicht ausdifferenziert. Die Trichome können sich weiter zu einem Drüsenhaar (b) entwickeln, oder durch extremes Längenwachstum zu einem langen Trichom (d). Eine extreme Form stellen die spinnwebartigen Haare von *S. arachnoideum* (e) dar. In anderen Fällen entwickeln sich dickwandige Trichome, welche sich insbesondere an den Blatträndern finden c) und bei einigen Arten extrem verstärkte Zellwände aufweisen. (e: nach DINTZL 1905)

Das einzelne Trichom ist drüsig (glandular) und weist definitionsgemäß stets ein Drüsenköpfchen auf. Dieses ist z.T. nur mikroskopisch erkennbar, da gerade bei den Fransen des Blattrandes die Zellwände derart verdickt sind, dass eine Unterscheidung zwischen Schaft und Köpfchen verwischt ist. Nur bei einigen wenigen Taxa scheidet dieses Drüsenköpfchen auch Sekrete aus. Bei *S. montanum*, *S. grandiflorum* und *S. davisii* konnte eine intensive Sekretion festgestellt werden. Entwicklungsstadien wurden insbesondere bei *S. grandiflorum* beobachtet. Die Trichome weisen bei dieser Art eine intensive Plasmaströmung auf. Im Verlauf der Entwicklung lösen sich die periklinen und antiklinen Zellwände des plasmareichen Drüsenköpfchens immer mehr auf. Die Zellen des Drüsenköpfchens fangen nun an, das gebildete Sekret so stark abzusondern, dass diese an den Trichomen herablaufen und dem ganzen Blatt ein glänzend-klebriges Erscheinungsbild geben. Die Sekretion bei *S. montanum* ist nicht so stark, jedoch rufen auch hier die Sekrete den typischen „Harzgeruch“ der Art hervor. Die Rosettenblätter von *S. grandiflorum*, *S. davisii* und *S. montanum* sind allseits drüsenhaarig, ihre Drüsenhaare weisen v.a. im Bereich des Drüsenköpfchens eine dünne Zellwand auf.



Die Trichome sind stets vielzellig (engl. *multicellular*), Schaft zweireihig (engl. *biseriate*), es finden sich keine Oberflächenstrukturen, jedoch sind zuweilen artspezifische Verdickungen gerade im Bereich des Köpfchen vorhanden. Unterschiede finden sich auch in der Wanddicke bei den einzelnen Taxa. So unterscheidet man aufgrund der Wanddicke zwischen Fransen (stark verdickte Zellwand) und Wimpern (dünne Zellwand) der Blattränder. Einige Trichome zeigen z. T. deutlich verstärkte Zellwände. Bei Betrachtung mit dem bloßen Auge äußert sich dies in den typischen Fransen des Blattrandes, die viele *Sempervivum*-Arten aufweisen. Die Trichome zeigen nicht nur unterschiedlich dicke Zellwände, sondern sind auch ganz unterschiedlich in ihrer Länge, nicht nur bei den Arten untereinander, sondern auch innerhalb einer Art. Die Fransen sind Trichome, welche im Verlauf der Entwicklung eine extreme Verstärkung der Zellwände erfahren haben.



**Abbildung 8:** *Sempervivum caucasicum*. Diese weit verbreitete Art aus dem Kaukasus ist auf den Blattflächen kahl, bildet jedoch Fransen –wenn z.T. auch nur spärlich- an den Blatträndern aus.

Bei *S. calcareum* zeigt sich, dass die Trichome eine unterschiedliche Länge aufweisen, jedoch im Grundprinzip gleich gebaut sind. Dem Betrachter zeigt sich schon mit bloßem Auge eine dichte Bewimperung mit etwas zur Blattbasis geneigten Wimpern. Dass die Längen der Trichome unterschiedlich sind, fällt hingegen kaum in Augenschein. Die nur geringfügig verdickten Zellwände lassen das Trichom etwas zottig erscheinen.

Die Trichome von *S. transcaucasicum* sind nur etwa halb so lang wie die von *S. calcareum*, haben aber -relativ dazu- dickere Zellwände. Bei *S. calcareum* sowie bei *S. transcaucasicum* stehen die Trichome verhältnismäßig

weit auseinander und sind unterschiedlich in ihrer Länge, jedoch bei beiden Arten etwas zur Blattbasis geneigt. Bei *S. wulfenii* stehen die Randwimpern fast senkrecht zur Blattachse, ansonsten sind sie in Wandstärke und Aufbau mit denen der zwei zuvor genannten Arten identisch. Bei *Sempervivum tectorum*, *S. armenum*, *S. staintonii* und *S. heuffelii* (Sektion *Jovibarba*) sind die Zellwände derart verstärkt, dass die für diese Arten langen, steifen, in Richtung Basis geneigten Wimpern entstehen. Bei vielen Randtrichomen von *S. tectorum* fällt auf, dass eine weitere perikline Teilung der Zellen unterbleibt, es entstehen Trichome, die nur aus vier Zellen aufgebaut sind. Bei den Trichomen der Blattränder konnte bei *S. tectorum* auch Plasmaströmung beobachtet werden.



**Abbildung 9:** *Sempervivum ciliosum*. Die Trichome bestehen aus langen Randwimpern und geben den Rosetten ihr arttypisches Erscheinungsbild.

Bei *Sempervivum ciliosum* erreichen die Trichome an den Rändern der Blattspitzen eine Länge von bis zu vier mm. Die Beobachtung zeigte, dass die Trichome der Blattränder zur Spitze hin immer länger sind. Eine Entwicklung dieser Trichome lässt sich also an einem Blatt gut nachvollziehen. Unter dem Lichtmikroskop weisen alle Trichome dieser Art intensive Plasmaströmung auf, die Zellwände sind verstärkt, jedoch fällt dies, bezogen auf das starke Längenwachstum, kaum ins Gewicht.

Die Trichome der Blattspitzen von *Sempervivum arachnoideum* erfahren solch ein extremes Längenwachstum, so dass das für die Art charakteristische, an ein Spinnennetz erinnernde äußere Erscheinungsbild entsteht. Je nach Standort kann dieses Merkmal stark variieren. So ist es an sonnigen Standorten wesentlich intensiver ausgebildet als an schattigen oder feuchteren.

Alle Trichome der verschiedenen Taxa sind mehr oder weniger einheitlich kutinisiert. Auch der Besatz mit lebenden oder toten Trichomen ist auffällig, während lebende Trichome die Rosetten hell erscheinen lassen, geben sekretierende Trichome den Rosetten einen glänzenden Schein, tote Trichome geben den Rosetten ein weißliches Erscheinungsbild.



**Abbildung 10:** *Sempervivum pumilum*. Diese Art aus dem Kaukasus zeigt auf den Blattflächen ein kurzes Indument, die Blattränder sind gerade abstehend gefranst und die Trichome der Blattspitzen häufig verlängert.

Dies zeigt sich beispielsweise bei den Rosettenblättern von *S. marmoreum* ssp. *erythraeum*, *S. brevopilum* und *S. xfeiganum*. Mit dem bloßem Auge erscheinen die Blätter weißlich-grau. Die Beobachtungen zeigten, dass die Trichome der Blattober- und Unterseite eine auffällig einheitliche Länge aufweisen. Sie stehen relativ dicht beieinander, wobei die Dichte bei älteren Blättern abnimmt. Dies hängt offenbar mit dem Flächenwachstum des Blattes im Verlauf seiner Entwicklung zusammen. Es ist anzunehmen, dass nur bis zu einem gewissen Zeitpunkt der Entwicklung neue Trichome gebildet werden, die nach einer Zeit des Wachstums schließlich absterben. Diese Hypothese wird dadurch gestützt, dass alle Trichome der Blattober- und Unterseite der Rosettenblätter keine Plasmaströmung aufweisen und demnach abgestorben sind. Durch die Lichtbrechung erscheinen die Rosetten grau.

Sowohl bei *S. montanum* als auch bei *S. grandiflorum* fällt auf, dass alle Drüsenhaare mehr oder weniger gleich lang sind. Die Haare von *S. pittonii* hingegen sind alle unterschiedlich lang und weisen eine intensive Plasmaströmung auf. Sekrete konnten nicht beobachtet werden. Die Trichome an den Rändern und an der Blattspitze hatten im Gegensatz zu denen an Blattober- und Unterseite fast doppelt so dicke Zellwände, was dem Blatt ein

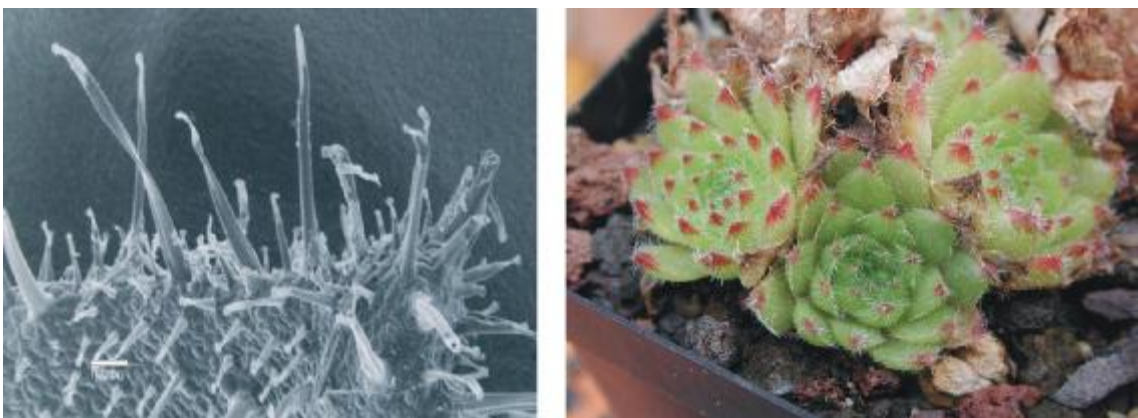


etwas zottiges Aussehen verleiht. Die Köpfchen der Trichome der Blattspitze sind zudem durch Anthocyane rot gefärbt.



**Abbildung 11:** *Sempervivum dzavachischvilii*. Diese kleinrosettige Art aus dem Kaukasus weist auf den Blattflächen ein sehr kurzes Indument auf, was die Rosetten gräulich erscheinen lässt.

*Das Indument der Blattflächen.* Wie gezeigt werden konnte, ist das Indument der Blattflächen in der Gattung *Sempervivum* hilfreich bei der Bestimmung von Arten. Es können bei der Gattung *Sempervivum* folgende Typen des Induments unterschieden werden, wobei gut bekannte Arten hier als Referenzen genannt werden.

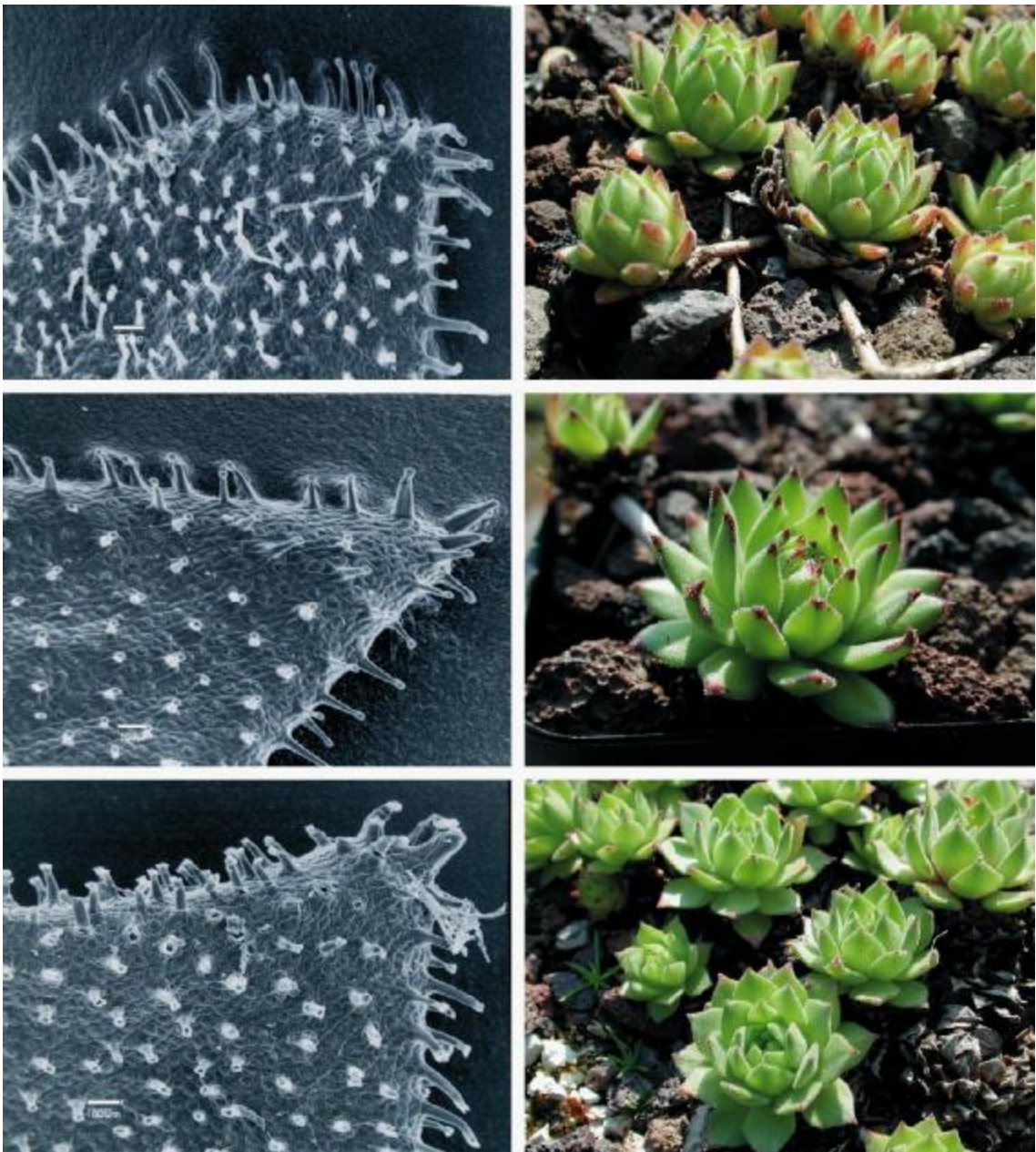


**Abbildung 12:** *Sempervivum leucanthum*. Die pubeszenten Rosettenblätter zeigen einen dichten Besatz von Trichomen auf den Blattflächen und dem Blattrand.



Die Terminologie folgt weitestgehend der von HARRINGTON & DURRELL (1957). Das Indument ist:

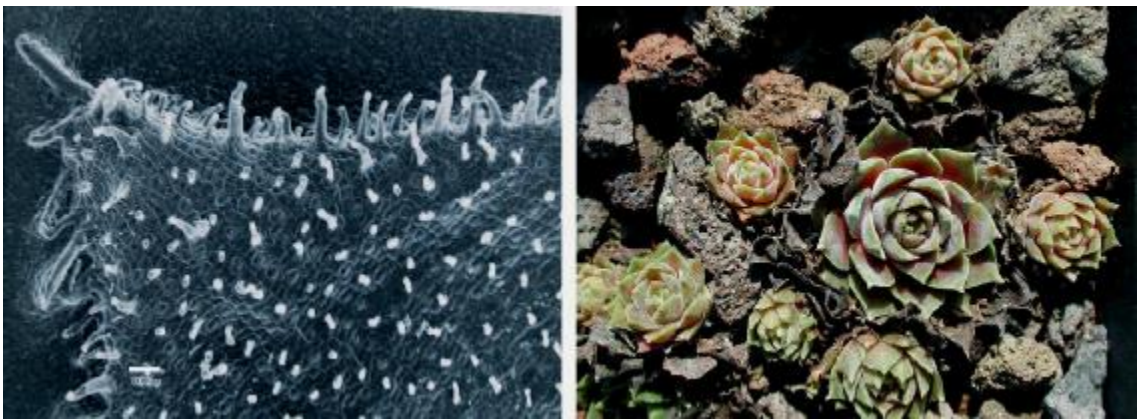
**flaumhaarig (pubeszent):** z.B. *Sempervivum leucanthum*, Blattflächen mit kurzen weichen Haaren besetzt, welche kein Drüsensekret absondern und mit dem Auge gut sichtbar sind,



**Abbildung 13:** Die drei *Sempervivum montanum* Unterarten der Alpen. Oben *S. montanum* ssp. *montanum*, Mitte *S. montanum* ssp. *stiriacum* und unten *S. montanum* ssp. *burnatii*. Alle drei Unterarten bilden ein glandular pubeszent Indument aus. Die Trichome sondern Sekrete ab, welche den typischen Geruch dieser Art hervorrufen.

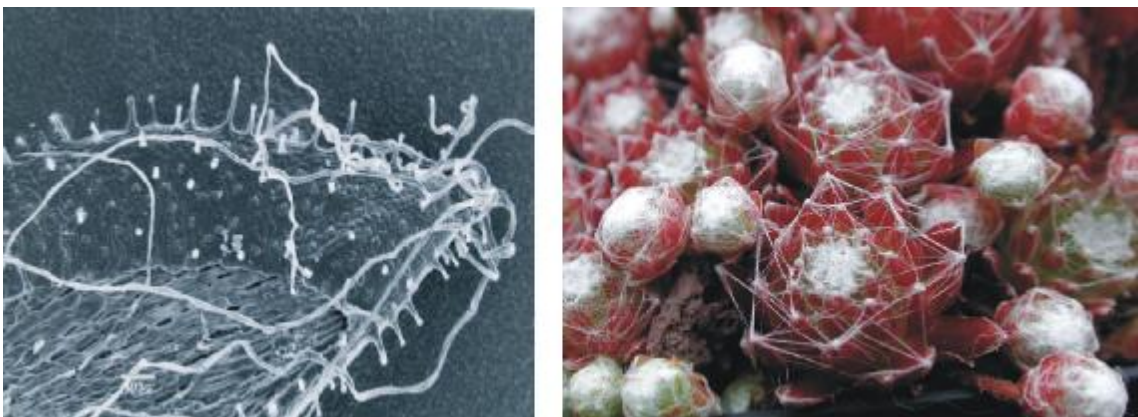
**drüsig flaumhaarig (glandular pubeszent):** z.B. *Sempervivum montanum*, wie drüsenhaarig, wobei das Indument nicht nur aus Trichomen mit Drüsenköpfchen besteht, diese sollten zudem noch Sekrete absondern. Die Blätter sind dann meist klebrig,

**puberulent (minutely pubeszent):** z.B. *Sempervivum marmoratum* ssp. *erythraeum*, das Indument besteht aus sehr kurzen Trichomen, welche nur mit einer Lupe (mind. 8x) als solche erkennbar sind. Das Blatt erscheint durch die Lichtbrechung grau,



**Abbildung 14:** *Sempervivum marmoratum* ssp. *erythraeum*. Diese Sippe aus Bulgarien bildet auf den Blattflächen ein kurzes, kaum sichtbares Indument aus und verleiht den Rosetten ihre graue Färbung.

**spinnwebig, (arachnoid):** Die Trichome der Blattspitzen sind spinnwebenartig ineinander verwoben. Nur bei *Sempervivum arachnoideum* in der Gattung auftretend,



**Abbildung 15:** Bei *Sempervivum arachnoideum* sind besonders die Trichome der Blattspitzen stark verlängert und miteinander verwoben.



**kahl (glabrous):** z.B. *Sempervivum armenum*, das Indument fehlt, bis auf einen Besatz von Trichomen an den Blatträndern,

**verkahlend (glabrescent):** z.B. *Sempervivum armenum*, die jungen Rosetten zeigen teils noch ein ausgeprägtes Indument, welches aber bei älteren Rosetten mit der Zeit verloren geht,

**bereift (pruinose)** z.B. *Sempervivum wulfenii* ssp. *wulfenii*, die Blattflächen weisen Epikutikularwachse auf.

*Die Trichome des Blattrandes.* Die Blattränder können sein:

**gewimpert (fimbriat):** Das Indument des Blattrandes besteht aus dünnwandigen Trichomen, diese weisen häufig noch ein Drüsenköpfchen auf, oder

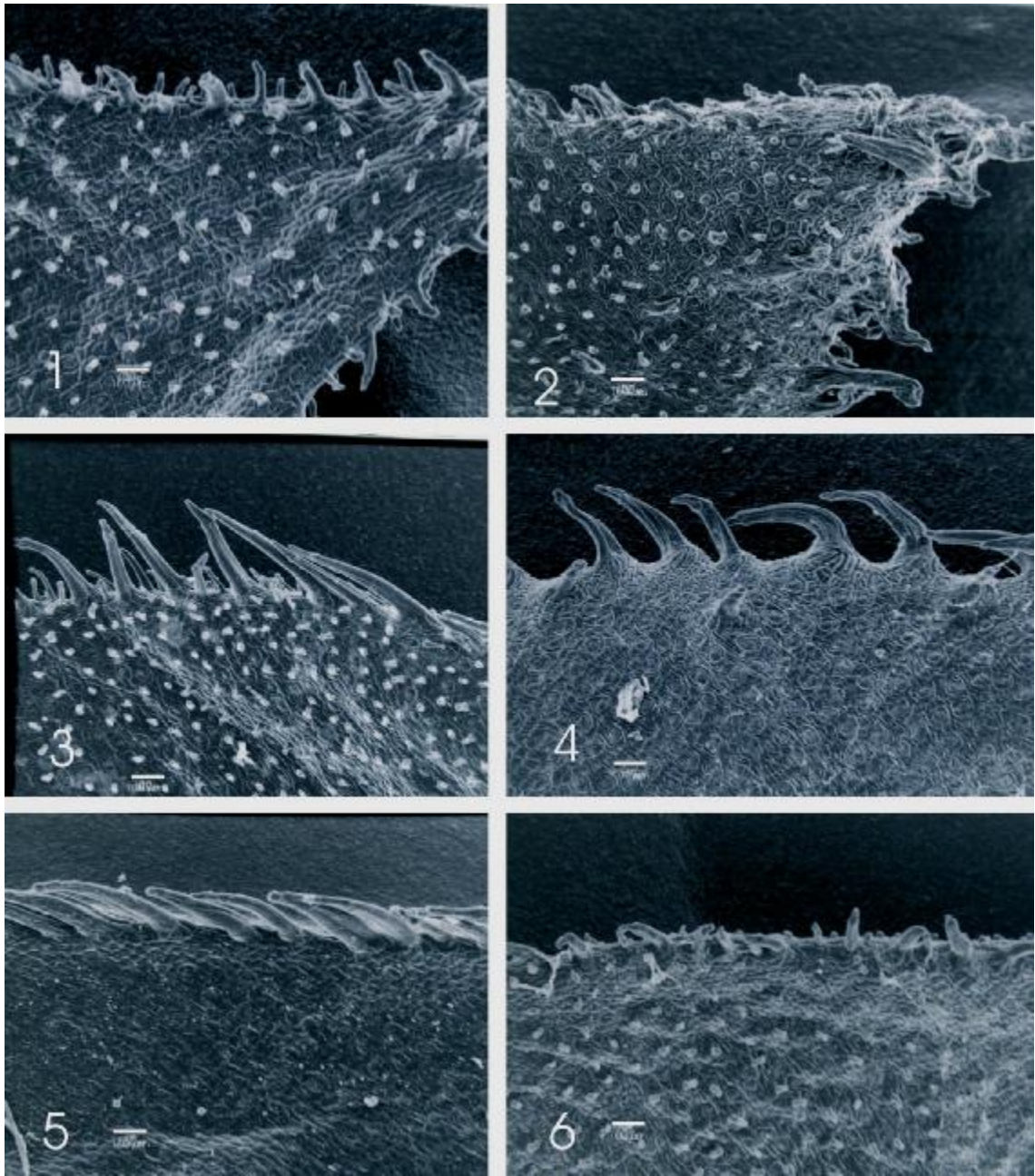


**Abbildung 16:** *Sempervivum wulfenii*. Die kahlen Blätter sind bereift und erscheinen dadurch etwas gräulich. Der Blattrand zeigt die für diese Art typische Bewimperung.

**gefranst (ciliat):** Das Indument besteht aus dickwandigen Trichomen, wobei der Wandbereich häufig mit dem Drüsenköpfchen verschmilzt.

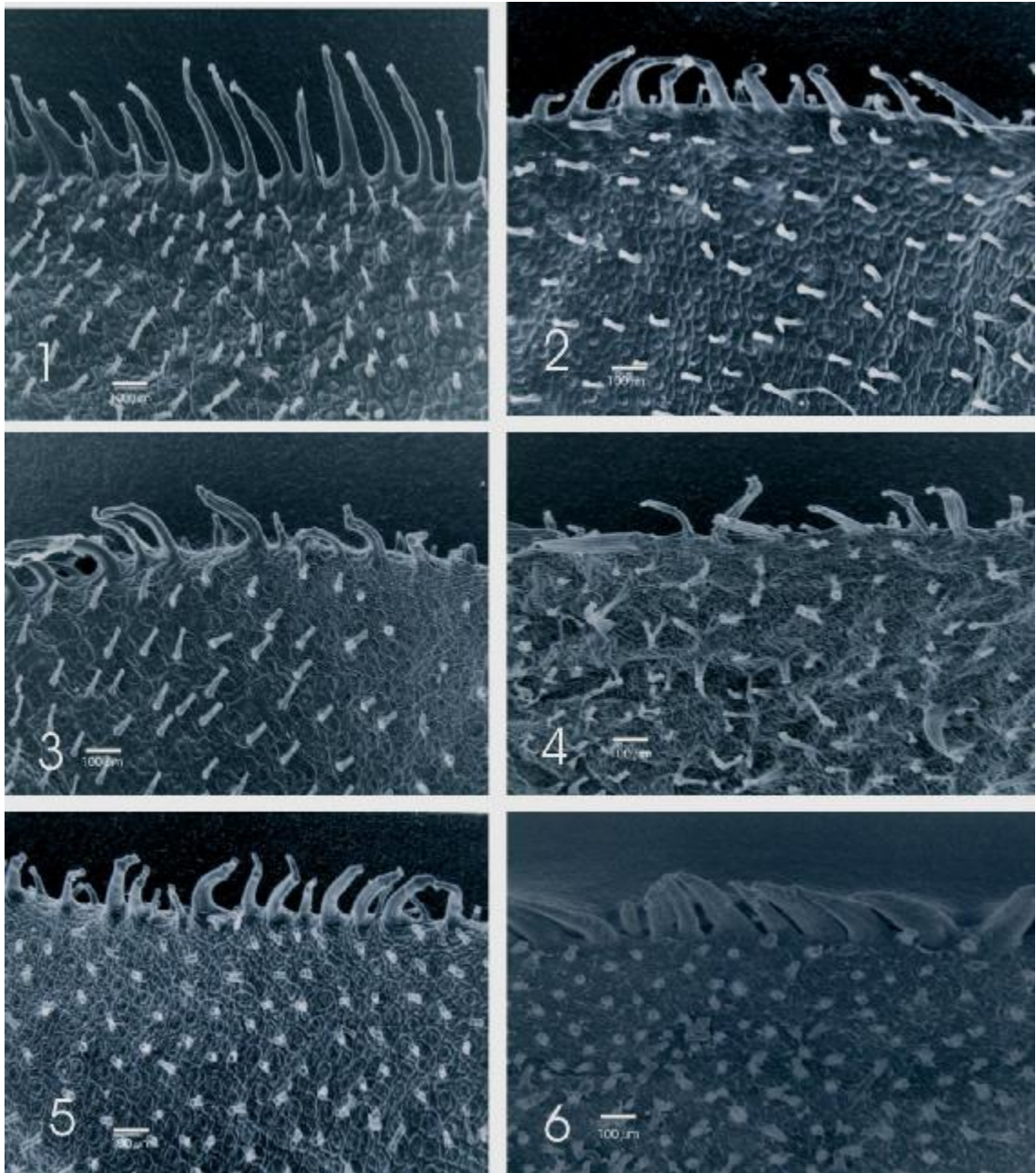


**Abbildung 17:** *Sempervivum heuffelii* (Sektion Jovibarba). Die dickwandigen Fransen des Blattrandes sind bei dieser Art gleichmäßig zur Basis geneigt.



**Abbildung 18:** Trichome ausgewählter türkischer Sippen I. 1) *Sempervivum pisidicum* 2) *S. herfriedianum* 3) *S. xfeigeanum* 4) *S. staintonii* 5) *S. armenum* 6) *S. brevopilum*.





**Abbildung 19:** Trichome ausgewählter türkischer Sippen II. 1) *Sempervivum artvinense* 2) *S. davisii* 3) *S. minus* 4) *S. furseorum* 5) *S. gillianii* 6) *S. brevopilum*

## 2.5 Speziation in der Gattung *Sempervivum*

Abgesehen von den üblichen Darstellungen der unterschiedlichen Artkonzepte sollen hier zunächst einige Aspekte diskutiert werden, wie Arten in der Gattung *Sempervivum* gegeneinander abgegrenzt, aber auch wie diese definiert und diagnostiziert werden können. Dabei werden insbesondere „horizontale Artkonzepte“ beachtet, welche den augenblicklichen Zustand der Phänotypen betrachten. Die folgenden Darstellungen lehnen sich an die allgemein anerkannten Evolutionstheorien aus STEBBINS (1980) und RIDLEY (2004) und werden auf die Gattung *Sempervivum* übertragen.

Einen interessanten Beitrag bringt das „ökologische Artkonzept“ für die Gattung. Demnach besetzen die Arten eine gemeinsame adaptive ökologische Nische, die sich von denen anderer Arten unterscheidet (VAN VALEN 1976). Nur solche Arten, die ausreichend ökologisch voneinander getrennt sind, können nach dem ökologischen Artkonzept koexistieren. Wobei Evolution durch ökologische Faktoren ausgelöst stattfindet und nicht den Genotyp betrifft, sondern in erster Linie die Phänotypen. VAN VALEN (1976) definiert eine Art wie folgt: „A species is a lineage (or a closely related set of lineages) which occupies an adaptive zone minimally different from that of any other lineage in its range and which evolves separately from all lineages outside its range“ (VAN VALEN 1976). Eine ökologische Isolierung ist bei *Sempervivum* vorstellbar. Dabei haben sich einzelne Populationen nicht nur an einzelne Gesteine angepasst, sondern auch an unterschiedliche kleinräumige Klimate, wie weiter unten noch ausführlicher dargestellt wird. So wächst z.B. *S. staintonii* in den heißen, tiefen Lagen in der Groß-Region Nordostanatolien.

Das „Phänetische Artkonzept“ greift für die Gattung insofern, als dass Arten durch gemeinsame Merkmalscharaktere definiert werden. Ein ausschließlicher Vergleich von Typusmaterial und die Bewertung von Sippen aufgrund deren Merkmalskombination, würde zu einer Vielzahl von Neubeschreibungen führen, was hier nicht sinnvoll wäre, wenn nicht ein ausreichender Spielraum in der Variabilität der Sippen zugelassen wird. Auf dieser Grundlage beruht auch die in der vorliegenden Arbeit umfangreiche Anwendung des Aggregat-Konzeptes (EHRENDORFER 1973), welches erlaubt, ähnliche Sippen zusammenzufassen, bis zukünftige Studien eine weitere

Aufgliederung erlauben. Dabei kann es sich durchaus auch um nicht näher verwandte Sippen handeln. Das Aggregat-Konzept wird in der vorliegenden Arbeit in diesem Sinn insbesondere auf *Sempervivum artvinense*, *S. brevopilum*, *S. davisii*, *S. furseorum* und *S. transcausicum* angewendet.

Eine Art muss über eine morphologische Merkmalskombination verfügen, anhand derer sie sich eindeutig definieren lässt. Dabei muss beachtet werden, dass die Variationsbreite innerhalb der Arten schwanken kann und auch abweichende Formen vorkommen können. Die Größe kann genetisch bedingt, aber auch aufgrund des zur Verfügung stehenden Wasser- und Nährstoffangebotes erheblich schwanken. Dies wirkt sich auf den gesamten Habitus der Pflanze aus. Es sollte beachtet werden, dass die Arten der Gattungen stets hybridisieren, wenn sie am selben Standort vorkommen und sich auch die Blütezeiten überschneiden. Dieses ist eine erhebliche Quelle für Genintrogressionen und die Entstehung hybridogener Sippen. Das Indument ist gewöhnlich artspezifisch, wobei Taxa, die ein disjunktes Areal aufweisen und sowohl kahle als auch behaarte Formen hervorgebracht haben, als Unterarten oder Varietäten betrachtet werden sollten.

Die natürliche Variation kommt bei *Sempervivum* in besonderem Maße zur Geltung, da die natürlichen Habitate auf montane bis subnivale Höhenstufen begrenzt sind. Dadurch ergeben sich „Inseln“ der Verbreitung im flachen Land und eine ökoklimatische Trennung von Berg und Talsippen. Die z.T. kleinräumige Isolation verhindert die Panmixie und lässt die einzelnen Populationen der einzelnen Arten unabhängig voneinander divergieren. Ferner kommt es zwischen den Arten eines Standortes aufgrund der sich überlappenden Blütezeit zur Bildung von Hybridschwärmen, welche sich dann mit den Eltern rückkreuzen und so für einen Genfluss zwischen den Arten sorgen. Introgressionen erhöhen zudem die morphologische Bandbreite.

### **2.5.1 Isolations- Barrieren**

Eine weitere Frage ist, wie die Arten der Gattung *Sempervivum* voneinander isoliert sind, so dass sie sich differenzieren bzw. auch koexistieren können. Die Bildung von reproduktiven Barrieren spielt im Prozess der Artbildung eine bedeutende Rolle. DOBZHANSKY 1970 (zitiert in RIDLEY 2004 und STEBBINS 1980) unterscheidet „präzygotische“ von „postzygotischen“ Barrieren.

Dabei sind bei *Sempervivum* nach Meinung des Autors der vorliegenden Arbeit nur präzygotische Barrieren für die Artbildung relevant, insbesondere die Trennung der Habitate und saisonale Isolation. Ferner findet auch Speziation über Hybridisierung statt.

*Ökologische oder Habitat-Isolation.* Populationen besiedeln unterschiedliche Habitate in der gleichen Region. Insbesondere die vertikale Verbreitung in einzelnen Gebirgen ist hier hervorzuheben. Sind einige Arten ausgesprochen alpin, finden sich andere bereits in der montanen Stufe und werden in höheren Lagen von der anderen Art abgelöst. Hybriden finden sich stets an den Kontaktzonen. Auch die horizontale Verbreitung gehört hierzu, wo in den gleichen Gebirgszügen Populationen räumlich in den gleichen Höhenlagen isoliert sind. Die Anpassung der Gattung an Standorte, wo das Gestein offen zu Tage tritt, verhindert meist eine großflächige Besiedlung und beschränkt sie auf offene Felsblöcke, alpine Matten und Schutthalden. So können Populationen wenige Kilometer auseinander liegen, ohne dass ein genetischer Austausch zwischen ihnen stattfindet. Die Arten haben sich an die klimatischen und edaphischen Gegebenheiten ihrer Habitate angepasst. Die großräumige vertikale Verbreitung wird ausdrücklich nicht als Ökologische oder Habitat Isolation bezeichnet.

*Saisonale Isolation:* Sie spiegelt sich in der unterschiedlichen Phänologie der Arten wieder. Diese präzygotische Barriere ist häufig unvollständig, so dass auch hier durch Überlappung der Blütezeiten genetischer Austausch und Hybridbildung stattfindet.

*Postzygotische Barrieren.* Sie scheinen in der Gattung von geringer Bedeutung zu sein, da sich alle Arten miteinander kreuzen und rückkreuzen lassen, und immer noch genügend fertile Diasporen hinterlassen, die den genetischen Fluss aufrechterhalten.

### **2.5.2 Speziation (Artbildung)**

*Allopatrische Artbildung.* Die Bildung von Arten aufgrund der geographischen Isolation ist innerhalb der Gattung ein kontinuierlicher Prozess. Dabei spielt insbesondere die großräumige horizontale Isolation eine entscheidende Rolle. Nur so lässt sich beispielsweise das Aufsplitten von *Sempervivum montanum* in den Alpen und den Karpaten in klar umrissene



Unterarten erklären. Ferner ist das Vorkommen der Arten in den unterschiedlichen Höhenstufen mit allopatrischer Artbildung zu erklären. Die natürlichen Verbreitungsgebiete der Gattung sind die Hochgebirge der Alpen. Die einzelnen Gebirgszüge sind durch Täler zerschnitten und bewirken so eine insulare Verbreitung der Gattung, was sich förderlich auf die allopatrische Artbildung auswirkt. Durch die Anemochorie in der Gattung können periphere Isolate fernab von der Ausgangspopulation entstehen und allopatrisch weiter divergieren. Dabei stellt die isolierte Lage selbst noch keine Isolations-Barriere dar, da es sich nicht um evolutiv hervorgegangene Eigenschaften handelt, die eine Kreuzung zweier Arten verhindert. Vielmehr sind Isolations-Barrieren nur solche, welche sich evolutiv in Populationen etablieren und die Arten divergieren lassen.

*Artbildung via Hybridisierung.* Da alle Arten der Gattung sich untereinander kreuzen lassen, ist Artbildung über die Bildung von Hybriden häufig. Dabei spielt der Mechanismus der Polyploidisierung eine wichtige Rolle. Dieser Prozess, durch Mutation ausgelöst, bringt interfertile, häufig polyploide Hybriden hervor, die von ihren Eltern reproduktiv isoliert sind und folglich neue Arten darstellen. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit ist beobachtet worden, dass in Populationen artspezifische Merkmale bei unterschiedlichen Arten, die am gleichen Standort vorkommen, bei beiden Arten auftreten. Dies kommt durch Introgressionen zustande. Hierbei rückkreuzen sich Hybriden mit einem oder beiden Eltern und tauschen Gene über die Artgrenzen hinweg aus. Dies betraf insbesondere das Indument, aber auch andere morphologische Merkmale wie Rosettenform, Blattgestalt, Infloreszenzen etc. Des Weiteren konnte beobachtet werden, dass sich Introgressionen in der Phänologie äußern, dabei blüht der vermeintliche Bastard zur gleichen Zeit wie einer der Elter. Es sind daher bei der Gattung in Populationen unterschiedliche Genotypen an den Standorten zu erwarten. Auch die Tatsache, dass zum Entstehen neuer hybridogener Arten ein weiteres Individuum hybridogenen Ursprungs vorhanden sein muss, wenn die Bastarde sich mit ihren Eltern aufgrund ihrer chromosomalen Inkompatibilität nicht rückkreuzen können, ist offensichtlich kein Problem, da Pflanzen hybridogenen Ursprungs zum einen große Tuffs von Klonen bilden können, zum anderen sich über diese Tuffs lange Zeit in Populationen etablieren. Die Wahrscheinlichkeit, dass sich zwei

Hybriden kreuzen und interfertile Individuen hervorbringen, ist folglich hoch. Dies wird durch die Aussage STEBBINS (1980) unterstützt, dass Artbildung über Hybridisierung bei Arten, die sich vegetativ fortpflanzen, häufiger ist als beispielsweise bei Therophyten.

*Sympatrische Artbildung.* Bei der sympatrischen Artbildung kommt es zur Artbildung, ohne dass eine geographische Trennung vorliegt. Dies scheint in der Gattung *Sempervivum* durchaus möglich, wenn sich Individuen in Populationen etablieren, die polymorph sind und sich durch präzygotische Isolation –wie z.B. Phänologie- unabhängig von anderen Individuen differenzieren können. Andererseits bieten Überschneidungen in der Phänologie auch die Möglichkeit eines breiten Austauschs an Genen und somit eine Steigerung der Anpassung an sich ändernde Umweltbedingungen. VAN VALEN (1976) bezeichnet Arten, welche auf breiter ebene sympatrisch vorkommen und Gene miteinander austauschen, als "multispecies". Dabei hebt er hervor, dass Arten, die unvollkommen reproduktiv isoliert sind, besser evolutiv adaptiert sind, da sie unterschiedliche Gene enthalten, welche eine Anpassung an verschiedene Habitate implizieren (VAN VALEN 1976).

## **2.6 Allgemeine Chorologie und Phylogeographie der Gattung**

### **2.6.1 Allgemeine Chorologie**

Informationen zur allgemeinen Verbreitung der Gattung *Sempervivum* s.l. finden sich bei PRAEGER (1932), MEUSEL et al. (1965), LIPPERT (1995), JALAS et al. (1999) und DUMONT (Homepage). Fundortangaben für die Iberische Halbinsel wurden SMITH (1981) entnommen. Für die in Deutschland verbreiteten Sippen wurden Raster-Punktkarten von HAEUPLER & SCHÖNFELDER (1988), SCHÖNFELDER & BRESINSKY (1990) und SEBALD et al. (1992) ausgewertet. Für Österreich standen Punktkarten von WITTMANN et al. (1987), für Tirol von POLATSCHEK (1999) und für die Schweiz von WELTEN & SUTTER (1982) zur Verfügung. ZONNEVELD (1981) bildet eine Punktkarte zur Verbreitung von *S. arachnoideum* in den Alpen ab und FAVARGER & SCHERBATOFF (1973) eine von *S. calcareum*. Gitternetz-Punktkarten bei POLDINI (1991) zeigen die Verbreitung der Sippen in der Region Friaul-Julisches Venetien (Italien) und Rasterpunktkarten bei PIGNATTI (1982) die Verbreitung in Italien. Hinweise zu den rumänischen Arten finden sich bei SAVULESCU (1956), Verbreitungskarten

und Fundortangaben zu den Arten der Slowakei sind bei ZAHRADNÍKOVÁ (1985) und LETZ & MARHOLD (1998) angegeben. Hinweise zur Verbreitung der Gattung auf dem Balkan gibt POLUNIN (1987) und für die Sippen Griechenlands HAGEMANN (1986) und ´T HART (2002). Verbreitungsangaben und Karten Kleinasiens wurden insbesondere von MUIRHEAD (1969) und von KONOP (1978) publiziert. Zu den kaukasischen Arten geben KOMAROV & YUZEPCHUK (1971) Fundortangaben und eine Verbreitungskarte ist bei KONOP (1987) abgebildet. Vergleiche hierzu auch die Verbreitungskarten von NEEFF (2000, 2003).

Die Gattung *Sempervivum* erstreckt sich über ein Verbreitungsgebiet, welches sich auf den europäisch-alpinen Raum, Zentral- und Südost-Europa sowie Südwest-Asien beschränkt. Das Hauptverbreitungsgebiet sind die Alpen, der Balkan, Nordostanatolien und der Kaukasus. In westlicher Richtung erstreckt sich dieses bis zu der Iberischen Halbinsel und östlich bis in den Kaukasus und den Iran. Lediglich eine Art, *S. atlanticum* (BALL) BALL, findet sich im Atlas-Gebirge Marokkos.

Die Arten besiedeln die montane bis subnivale Stufe. Sie sind typisch in Höhenlagen über 1000 m ü. NN, die theoretisch als Beginn der montanen Stufe gesehen wird. Südlich 43° nördlicher Breite wird diese Grenze auf 1500m, südlich des 40° nördlicher Breite auf 2000m angehoben. Dies ergibt sich aus Beobachtungen, welche bei Felduntersuchungen in den Alpen, Karpaten und in Kleinasien in den Jahren 1999 bis 2004 vom Autor gemacht wurden. So kommen in den genannten Bereichen nur dann auch in tieferen Lagen Bestände der Gattung vor, wenn auch höhere Bereiche vorgelagert sind. Diese dienen vermutlich als Diasporenreservoir bzw. als Rückzugsgebiete bei Klimaschwankungen.

Die Gattung *Sempervivum* besiedelt in den genannten Räumen vorzugsweise alpine Matten, Felsen, Felsköpfe und Steilhänge, findet sich aber auch im Grasland. Vorzugsweise werden südexponierte Standorte besiedelt, in südlichen Breiten (>40°) verschiebt sich die Standortpräferenz nach Südosten und Osten teilweise auch Südwesten und in sehr südlichen Breitengraden auch nach Norden. Dies steht mit der hohen Sonneneinstrahlung und der damit verbundenen Wärmeentwicklung an diesen Standorten im Zusammenhang. Ferner ist eine Verbreitung in den südlichen Gefilden an Wasser gebunden, eine Feststellung, welche auch von RALF HILLMANN (persönliche Mitteilung an

den Autor) vertreten wird. So finden sich häufig Bestände nur an Wasserläufen und Flüssen oder Standorten, welche ein humideres Mikroklima aufweisen. Diese ökologische Präferenz verschiebt die natürliche vertikale Verbreitung in höhere Lagen, so dass man im mediterranen Raum *Sempervivum* gewöhnlich nur noch in Höhen von über 2000 m findet.



**Abbildung 20:** Bevorzugte Standorte der Gattung *Sempervivum*. Von links nach rechts, oben: Felsköpfe und alpine Matten im Giresun Dağları westlich des Eğribel Geçidi bei 2250m unten: Steinschuttfloren an der Strasse von Tortum nach Aksukapı zum Azot Geçidi nach Oltu 2320m und im Ilgaz Dağları.

*Iberische Halbinsel.* Auf der Iberischen Halbinsel ist die Gattung *Sempervivum* mit zwei endemischen Arten vertreten: *Sempervivum minutum* (syn. *S. nevadense*) und *S. cantabricum*. *S. minutum* ist im östlichen andalusischen Gebirgsland endemisch, dort insbesondere in der Sierra Nevada und vermutlich auch in der Sierra de Baza. Im Kastilischen Scheidegebirge, im nördlichen Bereich des Iberischen Randgebirges und dem Kantabrischen Gebirge findet sich *Sempervivum cantabricum*, welches nur auf der Iberischen Halbinsel vorkommt. Ferner kommen dort noch *S. arachnoideum* und *S. xguiseppii* vor. In den Pyrenäen treten Taxa auf, welche in den Alpen weit

verbreitet sind, neben dem schon erwähnten *S. arachnoideum* noch *S. tectorum* und *S. montanum*. Die Arten der Iberischen Halbinsel fehlen in den Pyrenäen.

*Alpen.* In den Alpen sind eurychore Sippen wie *Sempervivum tectorum*, *S. montanum*, *S. arachnoideum*, sowie stenochore Sippen wie die Endemiten *S. calcareum*, *S. wulfenii*, *S. grandiflorum* und Lokalendemiten wie *S. pittonii* zu finden. *S. wulfenii* ssp. *juvanii* ist in einigen Gebirgen des östlichen Sloweniens insbesondere auf dem Donačka gora und Resenik endemisch. *Sempervivum montanum* hat sich durch die horizontale Trennung in vier Unterarten differenziert. Die ssp. *montanum* ist am weitesten verbreitet und besiedelt den alpinen Raum von den Meeralpen im Südwesten bis etwa zu den Hohen Tauern. Von da an wird sie von der ssp. *stiriicum* abgelöst, deren Verbreitungsgebiet vom Steirischen Randgebirge im Osten begrenzt wird. Die dritte Unterart, ssp. *burnatii*, hat ihren Verbreitungsschwerpunkt von den Grajischen Alpen bis zu den Cottischen Alpen und einen zweiten in den Meeralpen. Die ssp. *carpaticum* ist die Unterart der Karpaten.

*Apenninenhalbinsel.* Auf der Apenninenhalbinsel sind *S. arachnoideum* und *S. tectorum* weit verbreitet. Das Verbreitungsgebiet von *S. tectorum* reicht aber lediglich bis zur Basilicata. Eine Unterart ssp. *avernense* (syn. ssp. *italicum*) kommt in La Maiella und östlich der Ciociaria bei Rom vor. *S. montanum* hat seine Verbreitungsgrenze im nördlichen Teil des umbrischen Apennin und kommt noch auf Korsika neben *S. arachnoideum* vor.

*Karpaten.* Die Karpaten stellen ein interessantes Gebiet dar, da hier sowohl Arten der Alpen (*S. montanum*, *S. globiferum* ssp. *hirtum*) als auch des Balkans (*S. marmoreum*, *S. marmoreum* ssp. *matricum*, *S. ruthenicum* und *S. heuffelii*) auftreten. In den Karpaten scheint also eine Überlappung von Verbreitungsgebieten vorzuliegen, deren Schwerpunkt zum einen in den Alpenbereich führen, andererseits zum Balkan weisen.

*Balkan, Dinarisches Gebirge und Griechenland.* In diesem Gebiet finden sich Arten, welche in den anderen Räumen fehlen. Bis auf *S. kosaninii* sind die Arten gelb blühend. *Sempervivum ciliolum* ist in Bulgarien, dem ehemaligen Jugoslawien und in Griechenland endemisch. Die Art hat ihr südlichstes Verbreitungsgebiet in Mittelgriechenland. *Sempervivum ruthenicum* findet sich von Mazedonien bis Zentral-Russland. Ihr südlichstes Verbreitungsgebiet sind Mittelgriechenland und Nordostgriechenland. *S. leucanthum* ist in

Nordgriechenland, im südlichen Teil des ehemaligen Jugoslawien und wahrscheinlich in Südwest Bulgarien endemisch. Am weitesten verbreitet ist *S. marmoreum*, die Art findet sich auf der gesamten Balkan Halbinsel, das Verbreitungsgebiet erstreckt sich bis nach Moldavien und die Karpaten. In Griechenland findet sich die Art auf dem Pindos in Mittelgriechenland und dem Peloponnes. *S. marmoreum* wird von T HART et al. (2003) in drei Unterarten geführt *S. marmoreum* ssp. *erythraeum* aus Bulgarien und *S. marmoreum* ssp. *reginae-amalie* aus Albanien, Griechenland, NW Mazedonien und Ungarn und schließlich *S. marmoreum* ssp. *ballsii* aus Griechenland. *S. kosaninii* ist nur vom Mount Osljak (oberhalb Prizren) aus Mazedonien bekannt. In den Gebirgen des östlichen Jugoslawien, Nord Griechenland, in Bulgarien und im westlichen Rumänien findet sich *S. zeleborii*.

*Kleinasien und östlich angrenzende Gebiete.* Die Arten Kleinasiens, insbesondere solche aus Inneranatolien, dem Bithyschen- und dem Pontischem Gebirge wurden von MUIRHEAD (1969) beschrieben. Weitere Artbeschreibungen beziehen sich auf den Lykischen Taurus. Detaillierte Angaben zur Verbreitung der Gattung in der Türkei und angrenzenden Gebieten sind Thema des nächsten Kapitels.

*Kaukasus.* Auch im Kaukasus ist die Gattung mit einem großen Artenspektrum zu finden. Hervorzuheben sind *S. pumilum* und *S. caucasicum*, welche sympatrisch den alpinen Bereich besiedeln. Ferner wurden sechs Lokalendemiten beschrieben, welche z. T nur vom Typusmaterial bzw. vom Fundort der Erstbeschreibung bekannt sind. Das Gebiet um den Kaukasus bedarf dringend einer gründlichen Überarbeitung.

Die östliche Verbreitungsgrenze von *Sempervivum* stellt das Hochland von Iran mit den Arten *Sempervivum iranicum* und *S. atropatanum* dar.

### 2.6.2 Phylogeografie

Das streng begrenzte Verbreitungsgebiet deutet darauf hin, dass es sich um eine junge Pflanzengattung handelt, die sich rasch weiter entwickelt. PRAEGER (1932) vermutet auch, dass es sich um eine beginnende Entwicklung zum Endemismus handelt. Durch die besondere Anpassung der *Sempervivum*-Arten an die Boden- und Klimabedingungen der montanen bis subnivalen Stufe sind die Arten räumlich isoliert. So sind häufig Endemiten in einzelnen

Verbreitungsräumen zu beobachten. Gerade in den Alpen und im Balkan wird die Entwicklung der Gattung *Sempervivum* deutlich. Einerseits finden sich noch die Relikte einer einstigen Verbindung zu den Arten des Balkans, welche durch *S. pittonii* vertreten wird. Andererseits sind auch solche Arten zu finden, welche sich in voller Entwicklung befinden, vertreten durch *S. montanum* und *S. arachnoideum*. *S. montanum* scheint gerade in den Alpen evolutiv zu divergieren. Die Verbreitungsgrenzen sind die Pyrenäen und die Apennin bzw. Karpaten. Die Art zeigt aber noch Relikte, die nach Osteuropa weisen, wie Funde von *S. montanum* in Bulgarien belegen.

Die Sektion *Jovibarba* scheint sympatrisch innerhalb des Verbreitungsgebietes einer Ausgangspopulation entstanden zu sein. Die Sektion umfasst im Südwesten die Alpen, im Süden das südliche Dinarische Gebirge, den Balkan und die Transsilvanischen Alpen. Hier deckt sich die Verbreitung mit der der Sektion *Sempervivum*. Die westliche Grenze des Verbreitungsgebietes der Sektion *Jovibarba* sind das Sudetenland und der Böhmerwald. Im Osten wird das Verbreitungsgebiet durch die Oka Don-Ebene begrenzt. Die nördliche Grenze ist der Baltische Landrücken und die Waldai-Höhen. Einzelne Fundorte sind aus den östlichen deutschen Mittelgebirgen und dem östlichen norddeutschen Tiefland bekannt. Auch *Sempervivum globiferum* hat sich in den Alpen in drei Subspezies *ssp. allionii*, *ssp. arenaria* und *ssp. hirta* differenziert.

Wie oben ausgeführt, besiedelt die Gattung *Sempervivum* ausschließlich die montanen bis subnivalen Bereiche der Gebirge, welche von der alpidischen Gebirgsbildung erfasst wurden. Dies lässt den Schluss zu, dass es sich um eine Gruppe der Crassulaceae handelt, welche durch die alpidische Gebirgsbildung als vikariierendes Ereignis entstanden ist. Ferner fällt eine Häufung von Arten in den Bereichen der Alpen, der Karpaten, des Balkans und Nordostanatolien auf. Dies sind allesamt Bereiche, welche während des Plio- und Pleistozäns vergletschert waren. Die globalen Prozesse der Vereisung, insbesondere während des Pliozäns und Pleistozäns führte zu einer Verdrängung der Flora und Fauna (ZACHOS et al. 2001). Welche Räume als Refugien in Frage kommen und welche Rolle die Vereisung auf Speziationsprozesse hatte, wurde vielfach diskutiert (HEWITT 1996, 2000, KLIČKA et al. 1997, WILLIS et al. 2000, DAVIS et al. 2001, DROVETSKI 2003 u.a.). In *Taxon* Vol. 52(3): 415-510 widmete sich ein



ganzer Abschnitt, als Ergebnis des Symposiums „Evolution and Phylogeography of Arctic and Alpine Plants in Europe“ des „Sixth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology“ (ICSEB-VI) in Patras, Griechenland dieser Problematik (TRIBSCH et al. 2003).



**Abbildung 21:** Verbreitungsgebiet und Artenzahl pro Gitternetz der Gattung *Sempervivum*. Die Gebiete mit der höchsten Artenzahl sind auch solche, welche während des Pleistozäns glazial überformt wurden.

Hintergrundkarte aus WAGNER 1971. © Bibliographisches Institut & F.A. Brockhaus AG

Sowohl eine Migration nach dem Abschmelzen der Eisfelder als auch ein Rückzug in Refugien, die meist außerhalb der vergletscherten Gebiete lagen, wird postuliert (BROCHMANN 2003, STEHLIK 2003, TRIBSCH et al. 2003, VARGAS 2003), ferner, dass eine Diversifizierung der Taxa während des Pleistozäns stattgefunden habe (COMES et al. 2003, VARGAS 2003). KLIČKA et al. (1997) heben den großräumigen geographischen Einfluss der Eiszeiten auf die biotische Umwelt hervor und postulieren einen Zusammenhang zwischen diesen Ereignissen und dem Aufsplitten sowie einen Flaschenhalseffekt bei Populationen. DAVIS et al. (2001) sind der Meinung, dass Klimaänderungen ausreichen, um die Muster der Pflanzenmigration zu erklären. HEWITT (1996, 2000) hebt hervor, dass Wanderungen über längere Distanzen zu



Flaschenhalseffekt und Verlust von Allelen und einer Tendenz zur Homozygotie führt. Der Grad der Homozygotie ist dabei abhängig von der Ausbreitungsgeschwindigkeit. Des Weiteren führen der Wechsel von Kalt- und Warmzeiten und die damit verbundene Ausbreitung und das Zurückweichen der Sippen zu einer Reorganisation des Genoms. Unterschiedliche Umweltbedingungen selektieren dabei Genome. DAVIS et al. (2001) weisen darauf hin, dass Genom-Differenzierung während der Isolierung von Populationen belegt ist. Wie auch VARGAS (2003) zeigen konnte, sind Speziationsprozesse aber nicht ausschließlich auf den Einfluss des Inlandeises zurückzuführen, sondern finden auch aufgrund geographischer Isolation statt, ohne dass diese durch vikariierende Ereignisse verursacht wurde.

Die Gebirge der Iberischen Halbinsel, Pyrenäen, Alpen und Balkan waren während der Kaltzeiten vergletschert, und die niederen Bereiche waren Tundra und Steppe (HEWITT 1996) und boten vermutlich für *Sempervivum* gute Bedingungen für eine Ansiedlung. Übertragen auf die Sippen der Gattung würde es bedeuten, dass beim Rückzug der Eisschilde auch tiefere Lagen besiedelt werden konnten, welche zunächst vegetationsfrei waren, um in interglazialen Warmzeiten wieder auf die montanen und alpinen Bereiche auszuweichen. Durch Bildung von Stolonen können die neuen Habitate vegetativ und generativ durch Bildung von Diasporen nach einigen Jahren schnell besiedelt werden. Die Bildung spontaner Hybriden hält den interspezifischen genetischen Fluss aufrecht und anschließende Polyploidisierung sorgt für die Kompatibilität der Genome. Durch die Isolation von Populationen aufgrund der insularen Lage der Habitate, aber auch vertikal, bedingt durch die verschiedenen Höhenstufen, konnten sich Arten differenzieren, da sich jede an die Umweltbedingungen der entsprechenden Höhenlage angepasst hat. Nach HEWITT (1996, 2000) fanden sich am Rande der Eisschilde Refugien für die sonst montanen und alpinen Sippen und Populationen, welche in den Warmzeiten wieder expandierten, wobei die Pyrenäen, Alpen und Gebirge Griechenlands und der Türkei Barrieren darstellten. Dies könnte ein Grund für den Artenreichtum der Gattung *Sempervivum* v.a. auf der Südseite der Alpen sein. HEWITT (2000) gibt zudem Hybridisierungszonen im Norden der Iberischen Halbinsel an, welche sich mit der von *S. cantabricum* und anderer *Sempervivum* mit einem

Hauptverbreitungsgebiet in den Pyrenäen und den Alpen deckt. Ferner bezeichnet er die Pyrenäen als Barriere für den Genfluss zwischen französischen und spanischen Genomen, und dass nur ein geringer Austausch zwischen Sippen seit Rückgang des Inlandeises vor 9000 Jahren stattgefunden habe. Auch dies deckt sich mit der Situation der Gattung *Sempervivum* auf der Iberischen Halbinsel, wo eine Hybridisierungszone im Kantabrischen Gebirge existiert. Ob die Sippen die Kaltzeiten in Refugien am Rande der Eisschilde überstanden oder ob sie sich aus südlich gelegenen Refugien der Iberischen Halbinsel, Apennin und Balkanhalbinsel nach den Kaltzeiten nordwärts ausgebreitet haben, lässt sich zur Zeit nicht eindeutig klären. TRIBSCH et al. (2003) haben jedoch gezeigt, dass insbesondere *Sempervivum dolomiticum*, *S. wulfenii* ssp. *juvanii*, *S. montanum* ssp. *stiriicum*, *S. pittonii* und *S. wulfenii* in den Ostalpen Habitate besiedeln, welche von den Autoren als Refugien identifiziert wurden. Andererseits zeigen die Artenarmut und die geringe Variabilität der Gattung auf der Iberischen Halbinsel (SMITH 1981) insbesondere von *S. cantabricum*, dass es sich hier um ein Areal von begrenzter genetischer Variabilität handelt. Die Unterschiede sind eher auf die isolierte Lage der Populationen zurückzuführen als auf den Einfluss einer Vergletscherung. Es wäre zu prüfen, ob die Sippen von *S. cantabricum* von Populationen abstammen, die in der Sierra Nevada (Südspanien) ihren Ursprung haben und sich nach den Kaltzeiten wieder über die Iberische Halbinsel ausgebreitet haben.

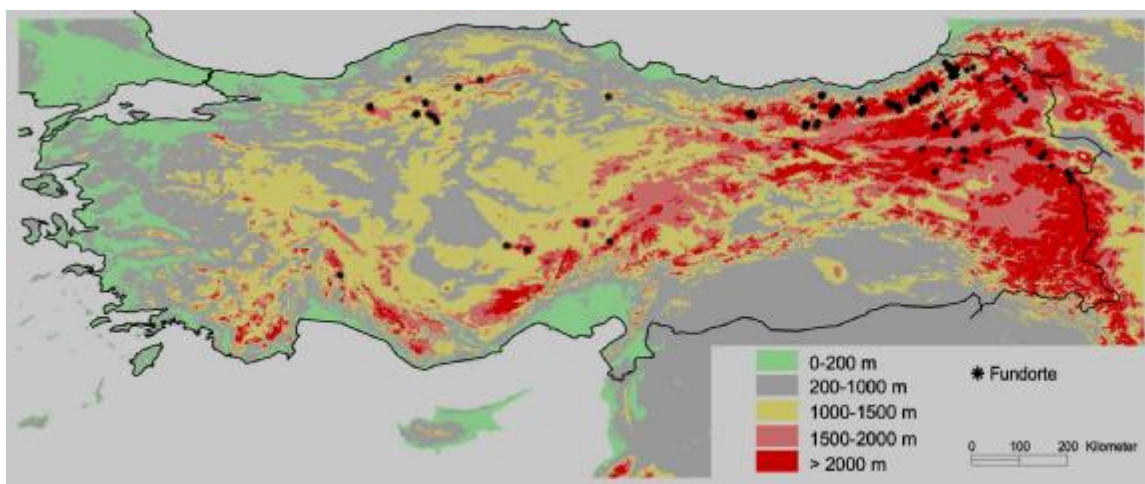
DAVIS et al. (2001) weisen darauf hin, dass Diasporen, welche von bereits an gewissen Standortgegebenheiten angepassten Populationen stammen, einen Standortvorteil haben und so Selektion auf die genetische Kombination wirkt. Auch bedeutet die Verbreitung von Samen immer eine Verbreitung von Genen (*gene flow*) und wirkt sich vorteilhaft auf die evolutiven Änderungen aus; ferner, dass Wanderungsgeschwindigkeiten sich innerhalb der Taxa unterscheiden (DAVIS et al. 2001). Die Sippen der Gattung *Sempervivum* produzieren sehr kleine Samen (<1mm), so können die Sippen anemochor über weite Strecken verbreitet werden (*long distance dispersal*) und sorgen so für eine Neubesiedlung geeigneter Habitate in relativ kurzer Zeit. Die Samen werden als Ballonflieger definiert (DÜLL & KUTZELNIGG 1994). Die euanemochore Verbreitung hilft der Gattung, ihr natürliches Verbreitungsgebiet

ständig zu erweitern und geeignete Biotope zu besiedeln, indem die Diasporen viele Kilometer vom Wind fort getragen werden. Dabei zeigt die Gattung eine bestimmte Präferenz für Steinschuttfleuren, Felsen und alpine Matten, hat also eine bestimmte enge Bindung an ihre Biotope, demnach kann sie als stenök bezeichnet werden. Der Verbreitung sind durch das Vorkommen in Gebirgen gewisse Schranken gesetzt, zudem ist diese teilweise an das am Standort herrschende Mikroklima gebunden. Hierbei ist zu beachten, dass die unterschiedlichen Taxa auch ein unterschiedliches Blühverhalten aufweisen. So sind *S. montanum* und *S. arachnoideum* sehr blühfreudig und produzieren eine große Anzahl von Diasporen pro Vegetationszeit. Dem entspricht auch das große Verbreitungsareal dieser beiden Arten, und folglich ist auch die Wanderungsgeschwindigkeit entsprechend hoch. Hingegen blüht *S. calcareum* relativ selten, was das Endemiten Dasein dieser Art in den Seealpen widerspiegelt.

### 3 Spezieller Teil

#### 3.1 Der Naturraum Kleinasiens und die dortige Verbreitung der Gattung *Sempervivum*

Ziel der Feldforschung war es, die potentielle und tatsächliche Verbreitung der Gattung *Sempervivum* in der Türkei und deren Variationsbreite zu erfassen. Es sollte geklärt werden, ob die Verbreitungsmuster mit der geomorphologischen Geschichte der Gebiete in Einklang gebracht werden können. Hierzu wurden drei Reisen in die Türkei (insgesamt 10 Wochen) in den Jahren 2002 und 2003 unternommen. Dabei wurde u.a. der Frage nachgegangen, welche Höhenstufen die Gattung *Sempervivum* in der Türkei besiedelt (Abbildung 22). Ausgehend von der Annahme, die untere Verbreitungsgrenze würde bei etwa 1000 m liegen, wurde bei den Felduntersuchungen festgestellt, dass die Bereiche zwischen 1500 und 2000 m nur spärlich besiedelt werden, und die Hauptverbreitung der Gattung in der Türkei erst bei etwa 2000 m beginnt.



**Abbildung 22:** Verbreitung der Gattung *Sempervivum* in der Türkei. Die potentielle Verbreitung (rot): die unterste Grenze wurde auf 1500 m festgelegt, wobei die Hauptverbreitung in den meisten Fällen über 2000 m liegt. Tatsächliche Nachweise: Fundorte während der Feldstudien in den Jahren 2002 und 2003. Die Höhengliederung richtet sich nach DEWDNEY (1971).

Es wurden vornehmlich Standorte aufgesucht, welche sich in der von der Gattung bevorzugten Höhenlage befinden. Der niedrigste Fundort lag bei 140 m ü.NN in der Provinz Artvin zwischen Artvin und Borçka und der

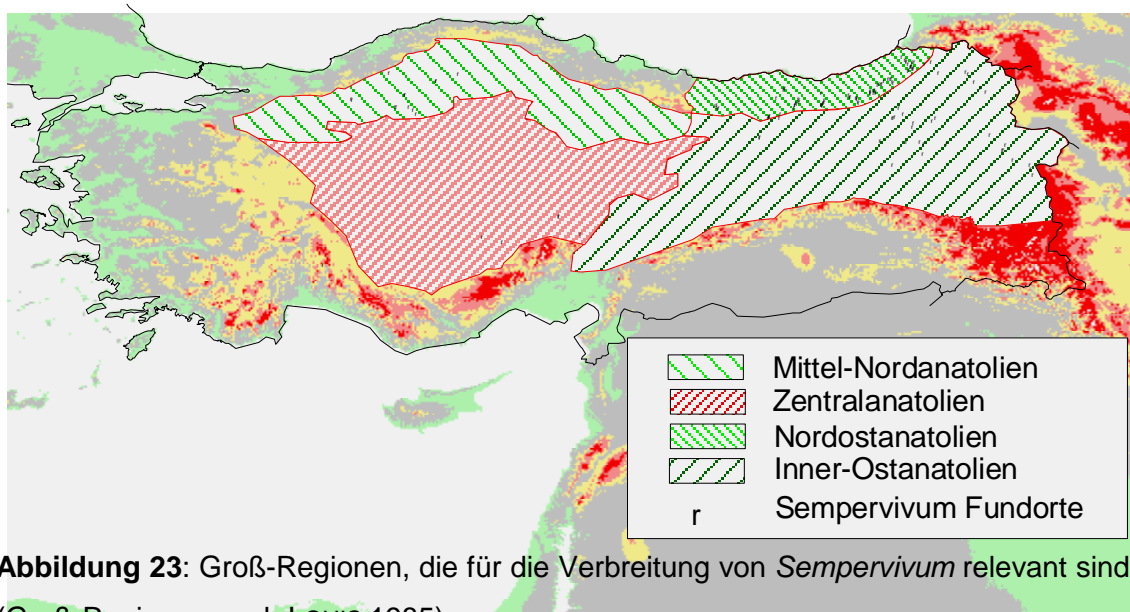
Höchste bei 2960 m ü.NN in der Provinz Erzurum am Palandöken Dağı südlich von Erzurum. Wie weiter unten ausgeführt wird, entspricht diese Höhenamplitude aber nicht der tatsächlichen Verbreitung in den einzelnen Groß-Regionen. Da nur wenige Fundorte der beschriebenen Arten bekannt sind, wurde versucht, insbesondere diejenigen Standorte aufzusuchen, an denen das Pflanzenmaterial gesammelt wurde, welches den Erstbeschreibungen zugrunde gelegt wurde. Aufgrund der enormen Größe der Türkei (774 815km<sup>2</sup>; HARENBERG 2001), wurden bewusst einige Groß-Regionen aus der Untersuchung ausgeschlossen. Das waren zum einen solche, die aufgrund der Höhe keine Populationen der Gattung *Sempervivum* erwarten ließen, zum anderen auch solche, die wegen aktueller politischer Konflikte unzugänglich waren.

*Der Naturraum.* Die Ausführungen zum Naturraum basieren auf den Werken von DEWDNEY (1971), BRINKMANN (1976), LOUIS (1985) und WEISCHET & ENDLICHER (2000). Die Gliederung des Naturraumes folgt überwiegend der Darstellung von LOUIS (1985), da sich diese am besten zur Darstellung des Verbreitungsmusters der Gattung *Sempervivum* in den Gebirgen der Türkei eignet. LOUIS unterscheidet insgesamt 10 Groß-Regionen, wobei lediglich fünf für die Gattung relevant scheinen: Zentralanatolien, Mittel-Nordanatolien, Nordostanatolien, Inner-Ostanatolien und Mittel-Südanatolien. Mit Ausnahme von Zentralanatolien zeichnen sich die genannten Groß-Regionen durch ausgedehnte Gebirgslandschaften aus.

Aufgrund der Bindung an die montanen und alpinen Stufen zeigt sich lediglich für die Groß-Regionen Nordostanatolien und Inner-Ostanatolien ein geschlossenes potentiell Verbreitungsareal. In den anderen Groß-Regionen ergibt sich eine disperse Verbreitung der Gattung. In allen Räumen konnte beobachtet werden, dass *Sempervivum* sich nur in den niederen Lagen (< 1500 m) findet, wenn auch höhere Bereiche (> 2000 m) vorgelagert sind.

Zentralanatolien ist ein relativ flaches Hochland mit durchschnittlichen Höhenlagen zwischen 800-1000 (-1500) m und wird deutlich im Norden von den Gebirgen des Nordanatolischen Randgebirges, im Osten durch den Osttaurus, im Süden durch das Taurussystem und im Westen von der Westanatolischen Gebirgsschwelle begrenzt (LOUIS 1985). Durch die zentrale Lage des

Hochlandes und die Umrahmung durch Gebirge erhält diese Großregion im Jahresmittel lediglich 300-500mm Niederschläge (WEISCHET et al. 2000).



**Abbildung 23:** Groß-Regionen, die für die Verbreitung von *Sempervivum* relevant sind (Groß-Regionen nach LOUIS 1985).

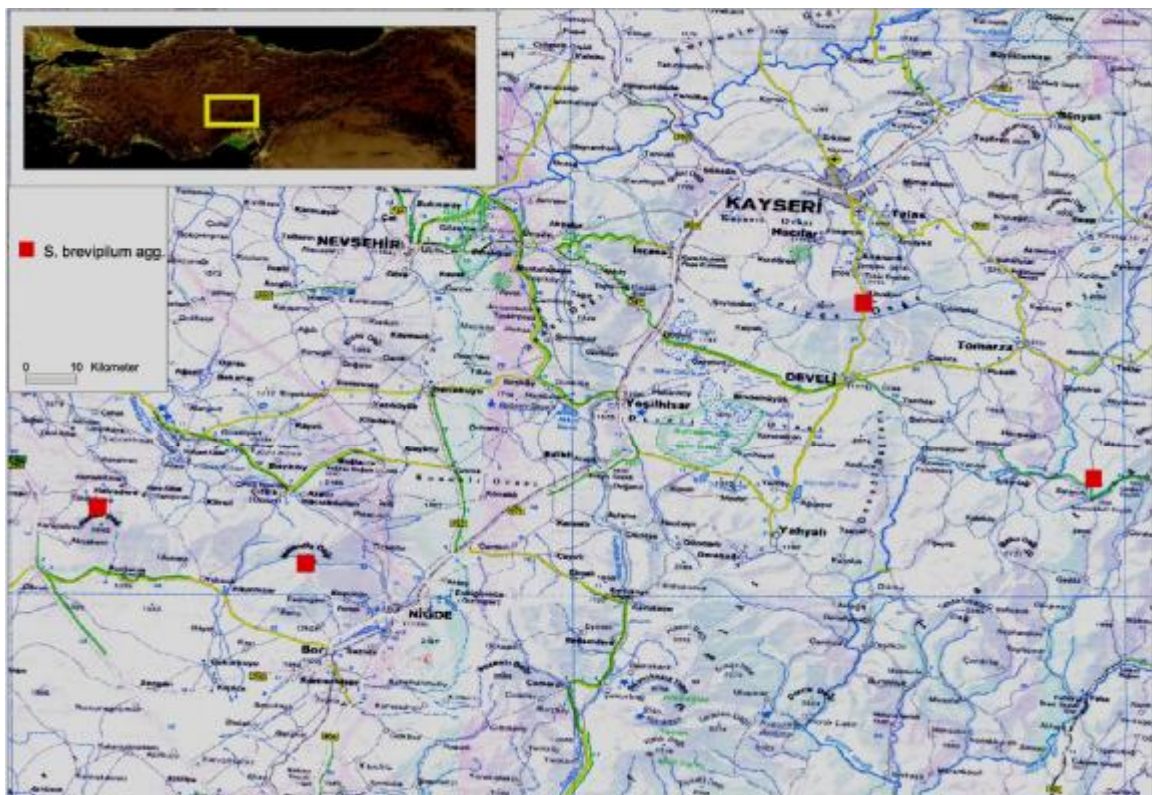
Aufgrund der Höhenverteilung und der geringen Niederschläge lässt sich eine Besiedlung Zentralanatoliens durch *Sempervivum* ausschließen. Eine Ausnahme bildet die „Erciyas-Karacadağ Vulkanberg-Zone“ (vgl. LOUIS 1985) im Südosten der Groß-Region, mit den Vulkanbergen Erciyas Dağı (3916m), Melendizdağı (2935m) und Hasan Dağı (3258m). Hier finden sich in Höhen ab 1650m bzw. 2000m regelmäßig Populationen der Gattung. Diese wachsen hier bevorzugt auf E, NE bzw. Nord exponierten Standorten.



**Abbildung 24:** *Sempervivum brevopilum* agg. am Erciyas Dağ (Zentralanatolien) zeigt große Affinitäten zu den *Sempervivum* Sippen Mittel-Nordanatoliens.



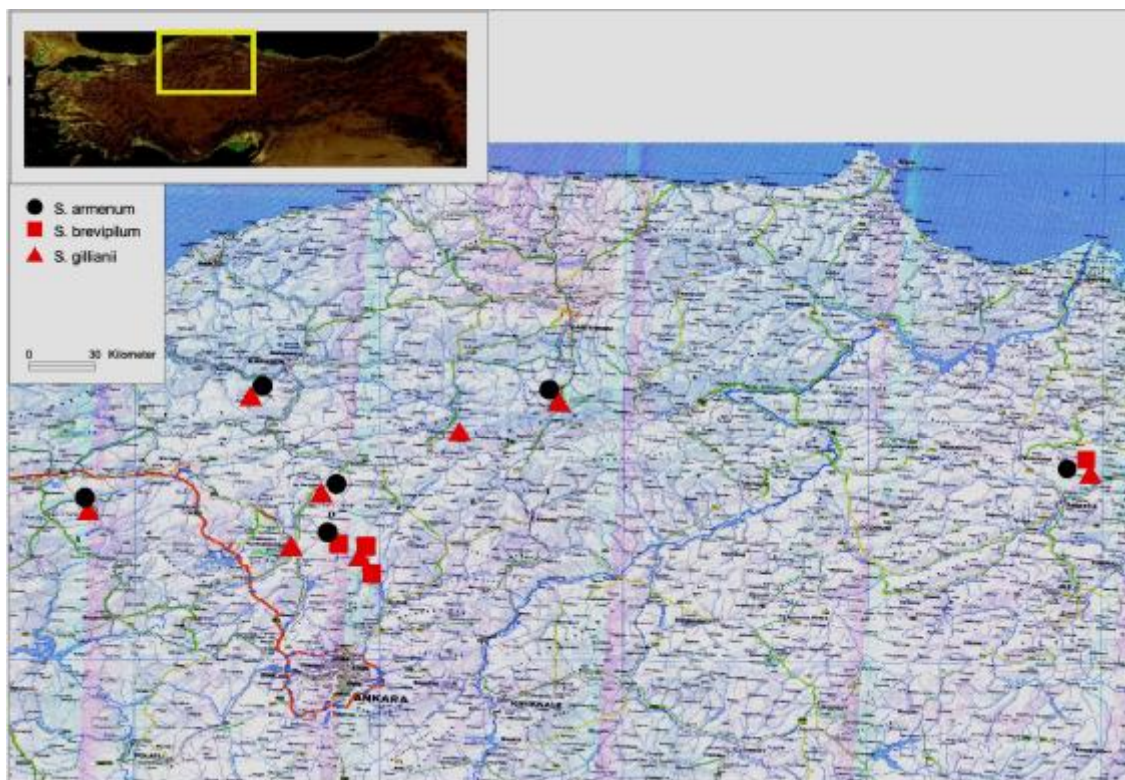
Die drei genannten Vulkane der „Erciyas-Karacadağ Vulkanberg-Zone“ wurden vor dem Ende der letzten Eiszeit gebildet (BRINKMANN 1976, LOUIS 1985). Die Schneegrenze in diesem Gebiet lag zu dieser Zeit bei etwa 2600m (MESSERLI zitiert in BRINKMANN 1976). Ausgehend von den zu Anfang dargestellten Theorien über die Verschiebungen der Höhengrenzen während der Eiszeiten und deren Einfluss auf die Migration der Pflanzen, kann für Zentralanatolien postuliert werden, dass während der Kaltzeiten auch das potentielle Verbreitungsgebiet der Gattung einst größer war. Bezogen auf das Relief könnten dies die Gebiete zwischen 1000 und 1500 m gewesen sein. Da keine nennenswerte Vergletscherung in diesem Gebiet stattgefunden hat (BRINKMANN 1976) kann davon ausgegangen werden, dass einst eine Verbindung zu den Populationen Mittel-Nordanatoliens bzw. Nordostanatoliens gegeben war. Ob diese „flächendeckend“ war, kann nicht beantwortet werden. Es ist jedoch eine Migration der Gattung während des Pleistozäns in Zentralanatolien wahrscheinlich, sonst wäre die Erciyas-Karacadağ Vulkanberg-Zone heute nicht besiedelt.



**Abbildung 25:** Fundorte der Gattung *Sempervivum* in der „Erciyas-Karacadağ Vulkanberg-Zone“ im Südosten von Zentralanatolien. Hintergrundkarte: © Falk Verlag Ostfildern

Nach BRINKMANN (1976) sind die Temperaturen nach dem Abklingen der Kaltzeiten schnell auf die heutigen angestiegen. Durch den Temperaturanstieg wurde vermutlich die Gattung durch die wieder verstärkt auftretende Vegetation auf die bekannten alpinen Gebiete zurückgedrängt.

Die Formen Zentralanatoliens zeigen die größte Affinität zu den Sippen Mittel Nordanatoliens und sollen deshalb hier als Kleinarten des *Sempervivum brevipilum* agg. betrachtet werden. Es bedarf zur Klärung dieser Frage weitere Studien. Die Populationen haben aufgrund des Reliefs nur eine disperse Verbreitung. Es sollte geprüft werden, ob noch weitere Populationen in den Hochlagen des östlichen Zentralanatoliens und westlichen Inner-Ostanatoliens zu *S. brevipilum* agg. gerechnet werden könnten und diese schließlich bis nach Mittel-Nordanatolien reichen, oder ob es sich bei der „Erciyas-Karacadağ Vulkanberg-Zone“ um ein disjunktes Areal handelt.



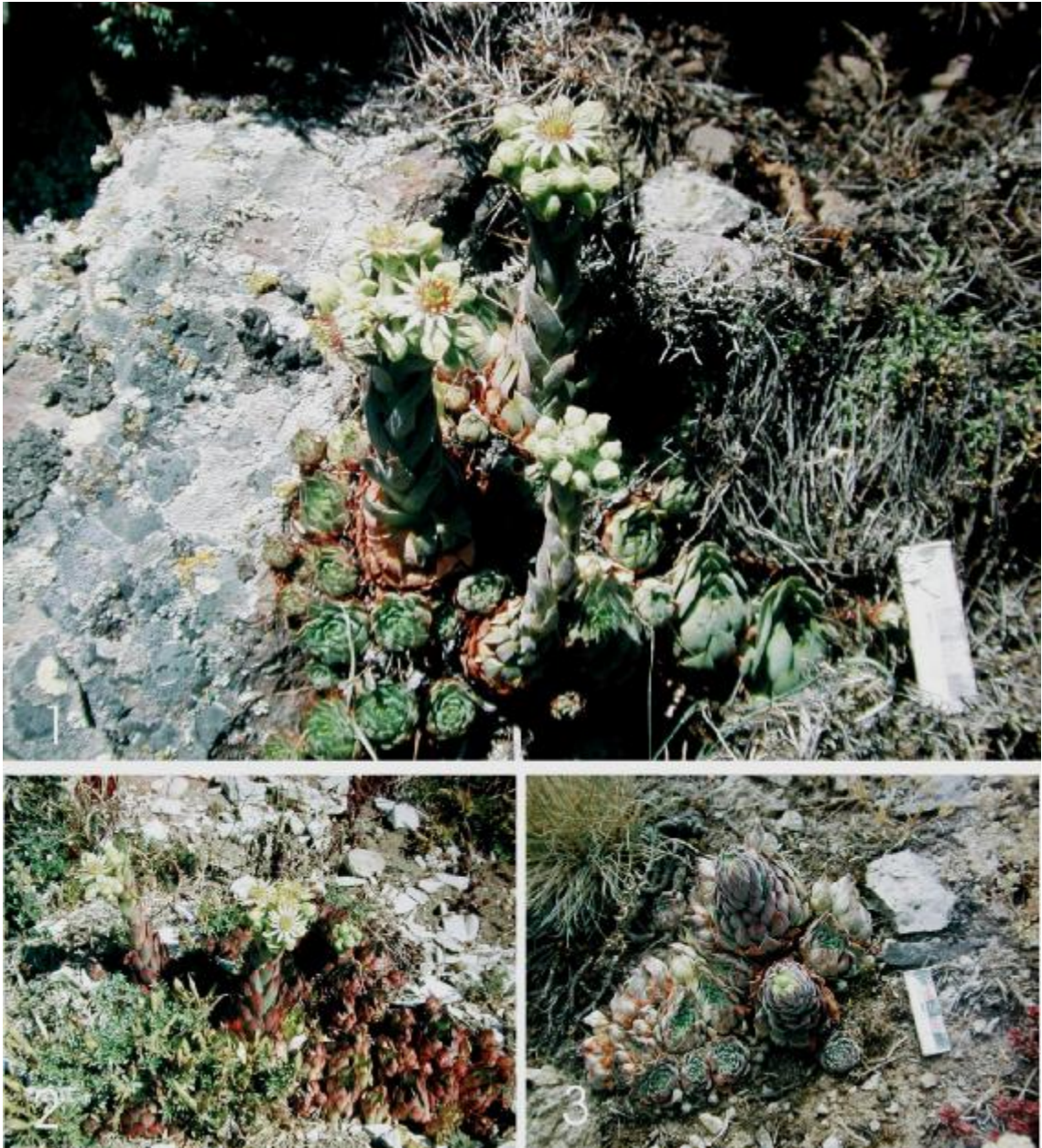
**Abbildung 26:** Fundorte der Gattung *Sempervivum* in Mittel-Nordanatolien. Aufgrund der geringen Höhenamplitude finden sich die drei dort vorkommenden Arten häufig gemeinsam an den Standorten. Die identische Blütezeit begünstigt den genetischen Fluss der Sippen. Hintergrundkarte: © Falk Verlag Ostfildern



Mittel-Nordanatolien stellt ein ausgedehntes Gebirgsland dar. Es besteht aus einer Vielzahl von W-E streichenden Gebirgskörpern (LOUIS 1985). Besonders für die Verbreitung der Gattung *Sempervivum* hervortretende Bereiche sind die „Hochscholle des Ilgaz-Gebirges“ und das „Köroğlu-Gebirge“ (vgl. LOUIS). Das Ilgaz-Gebirge besteht aus vulkanischem Gestein und in höheren Bereichen aus kristallinen Schiefern und erreicht Höhen bis zu 2500 m. Das Köroğlu-Gebirge erstreckt sich in W-E Richtung auf einer Länge von 400 km und erreicht Höhen bis 2378 m (Köroğlu Tepe). Die durchschnittliche jährliche Niederschlagsmenge beträgt im östlichen Bereich 300-500 mm, im westlichen 500-1000 mm. Der Mittelabschnitt des Köroğlu Gebirges besteht aus Andesiten, der östliche Teil (bei Çankırı) aus gefalteten mesozoischen und altertären Schichten (LOUIS 1985).

*Sempervivum* scheint in Mittel-Nordanatolien nicht gleichmäßig verbreitet zu sein, sondern beschränkt sich auf die Höhenlagen zwischen 1300 m (Soğuksu Milli Park bei Kızılcahamam) und 2160 m (Köroğlu Tepe bei Kartalkaya). Auffällig ist, dass insbesondere bei Vorkommen in tiefen Lagen stets eine größere Erhebung über 2000 m angrenzt. Das Relief oberhalb der 1500 m-Isohypse spiegelt in diesem Raum die aktuelle Verbreitung wieder.

Durch das parallele Vorkommen der Sippen, die gleiche Blütezeit und der Austausch von Genen via Introgression, scheint die Artbildung in vollem Gange zu sein, ohne dass man zur Zeit die einzelnen Sippen benennen sollte, da dies zu einer Fülle von Namen führen würde, welche für die Abgrenzung der Gattung in Mittel-Nordanatolien nicht hilfreich wäre. Es wäre zu prüfen, ob eventuell eine Invasion von *S. armenum* von Nordostanatolien aus erfolgt ist, da sich diese Art an einer Vielzahl von Standorten zeigt und sich in hohem Maße mit den Populationen dieser Region vermischt und so die Heterogenität der Sippen erklären würde. Ferner wäre zu prüfen, ob *S. gillianii* eine Sippe hybridogenen Ursprungs ist, da sie insbesondere in Infloreszenzen große Affinitäten zu *S. brevopilum* zeigt und in Färbung zu *S. armenum*.



**Abbildung 27:** Die in Mittel-Nordanatolien vorkommenden Sippen der Gattung *Sempervivum*. oben *S. brevopilum*, unten links *Sempervivum armenum*, rechts *S. gillianii*. Sie kommen häufig auch an denselben Standorten vor.

In Nordostanatolien bilden granitische Intrusivmassen des Tertiärs die höchsten Gipfel. Dieses Küstengebirge erhebt sich relativ rasch bis auf Gipfelhöhen von 3940 m (Kaçkar Dağı). Insbesondere die Nordseite des Gebirges erhält durch die Luv-Lage zum Schwarzen Meer die höchsten Niederschläge Anatoliens.

Eine Vielzahl von Karen insbesondere an den Nordflanken des Haldizen Dağları, und Kaçkar Dağları zeugt von einer einstigen Vergletscherung während



des Pleistozäns. So sind auch heute noch vereinzelt Gletscher in hohen Gipfellagen zu finden (LOUIS 1985).



**Abbildung 28:** *Sempervivum furseorum*. Auf der Nordflanke des Haldizen Dağları in Nordostanatolien. An der Strasse von Uzungöl nach Çaykara nahe Ataköy in einer Höhe von 424m. Diese Art dringt bis in tiefste Bereiche des Gebirges vor.

Der höchste Fundort lag bei 2700 m westlich des Ovitağı Geçidi im Haldizen Dağları, der tiefste im Tal des Flusses Çoruh bei 141 m (Straße Artvin nach Borçka). In Nordostanatolien ist die Gattung weit verbreitet. Darüber hinaus ist auch die Artenvielfalt verglichen mit den anderen Groß-Regionen sehr viel höher. Dies lässt sich durch die Vergletscherung und das extreme Klima erklären, welche als vikariierende Ereignisse die Grundlage für beschleunigte Speziationseignisse boten.

Auch die vertikale Verbreitung der Gattung in diesem Gebiet lässt sich dadurch erklären. Hier finden sich *Sempervivum*-Populationen selbst noch in tiefsten Bereichen, was für die sonst auf die montane bis subalpine Region beschränkte Gattung eine Ausnahme ist. Eine Erklärung hierfür sind wohl die regelmäßigen Niederschläge, welche eine dauerhafte Ansiedlung nach dem

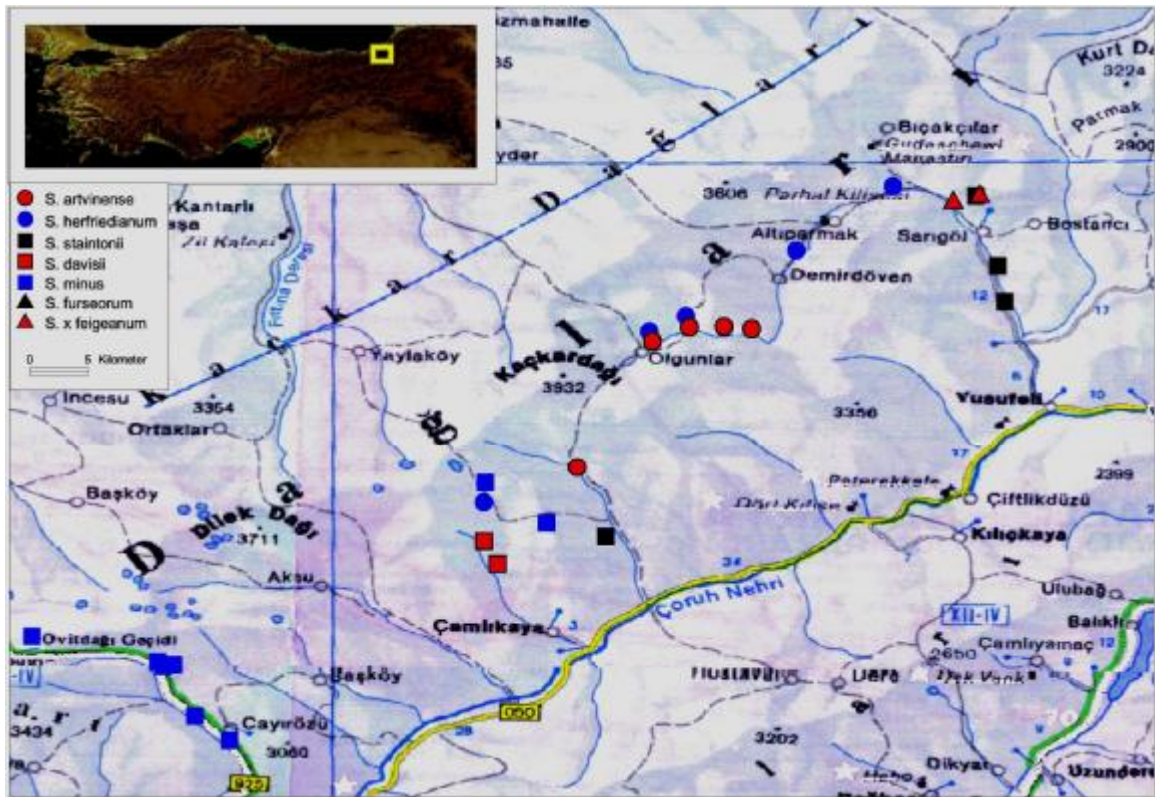
Pleistozän in tiefere Lagen erst ermöglichten, da genügend Wasser als abiotischer Faktor zur Verfügung steht.



**Abbildung 29:** Sicht vom Fuß des Köse Dağ auf die Wolkenverhangenden Berge des Giresun Dağları in Nordostanatolien. Durch die Nähe zum Schwarzen Meer und die Stauwirkung erhält das Gebirge in Luv-Lage die höchsten Niederschläge Anatoliens.

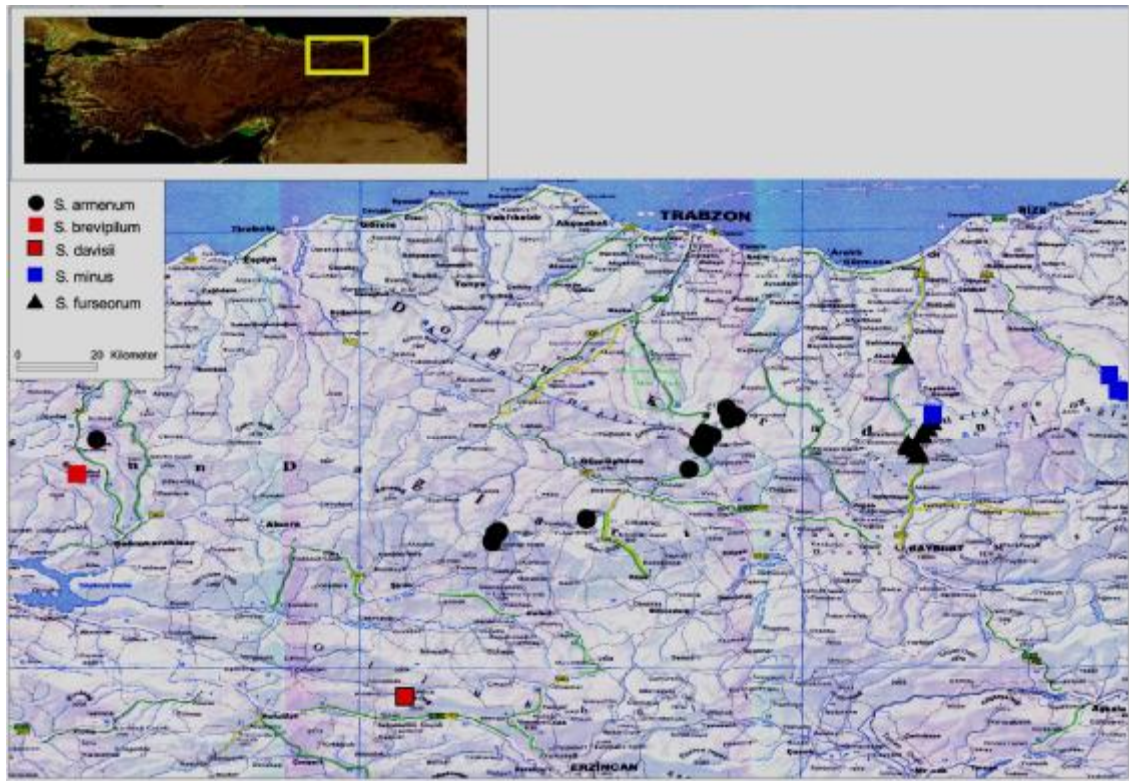
Die Artenzahl Nordostanatoliens ist die höchste der Gattung in Kleinasien und spiegelt die eiszeitliche Vergletscherung wider. Die Schneegrenze lag in diesem Bereich während der letzten Eiszeit zwischen 2400 und 2600 m (MESSERLI zitiert in BRINKMANN 1976). Bereiche oberhalb 1800 m werden von *Sempervivum armenum* (ca. 1800 - 2500 m) und *S. minus* (ca. 2000- 2500 m) besiedelt. In den Feldstudien wurden keine Populationen der beiden Arten nebeneinander gefunden. Sie sind offenbar größtenteils vertikal, aber auch horizontal voneinander getrennt. MUIRHEAD (1969) erwähnte allerdings, dass von BALL beide Arten an gleichen Standorten gesammelt wurden. Dabei ist anzumerken, dass sich das Verbreitungsgebiet von *S. minus* vermutlich auf den Haldizen Dağları und den Kaçkar Dağları beschränkt.





**Abbildung 30:** Fundorte der Gattung *Sempervivum* im Kaçkar Dağları. Sie zeigt nicht nur eine hohe Artendichte, sondern zeigt auch eine klare vertikale Gliederung der Sippen. Hintergrundkarte: © Falk Verlag Ostfildern

Im Bereich des westlichen Haldizen Dağları, zwischen den erfassten Verbreitungsgebieten der vorher besprochenen Arten, findet sich *S. furseorum* vor allem auf den Südfanken des Gebirges in Höhen zwischen 1700 bis ca. 2500 m, jedoch auch in den hohen Lagen bis etwa 2400 m auf der Nordseite. Diese Art zeigt viele Gemeinsamkeiten zu den beiden vorher besprochenen Arten, ist aber deutlich von denen unterschieden. Es bleibt zu klären, ob Introgressionen von *S. armenum* bzw. *S. minus* nach *S. furseorum* stattgefunden haben. Ob das Verbreitungsgebiet dieser Art nach Osten bis in das Gebiet des Kaçkar Dağları hineinreicht, oder ob es sich auf den Haldizen Dağları beschränkt, bedarf zur Klärung weiterer Feldstudien. Sicher ist, dass die Art im Bereich des Kaçkar Dağı von *Sempervivum artvinense* agg. abgelöst wird, dessen Verbreitungsgebiet bis ins Karçal Dağları an der Georgischen Grenze reicht. Die Art besiedelt im Kaçkar Dağları vermutlich erst östlich des Kaçkar Dağı Höhenlagen zwischen 2000 und 2400 m. Sie findet sich häufig zusammen mit *S. herfriedanum*, einer Sippe hybridogenen Ursprungs.



**Abbildung 31:** Fundorte der Gattung *Sempervivum* im westlichen Nordostanatolien zeigt eine weite Verbreitung von *S. armenum*, *S. minus* und *S. furseorum* in den alpinen Bereichen. In niederen Bereichen im südlichen Teil findet sich *S. davisii*, welches in Inner-Ostanatolien sein Hauptverbreitungsgebiet hat. *S. brevipilum* hat hier scheinbar seine östlichste Verbreitung. Hintergrundkarte: © Falk Verlag Ostfildern

Der Gebirgszug des Kaçkar Dağları scheint der artenreichste der gesamten Türkei zu sein. Wie oben bereits angedeutet, werden in den Gipfellagen noch Populationen von *Sempervivum armenum* und eventuell von *S. minus* vermutet. An den Südflanken, ab ungefähr 2000 m, finden sich *S. artvinense* und *S. herfriedianum*. In den Lagen darunter, ab etwa 1000 bis 2000 m, kommen reine *S. davisii* Formen und in wiederum tieferen Lagen, bis etwa 1000 m, *S. staintonii* vor. Die beiden letzteren hybridisieren ab etwa 900 m miteinander, die Hybriden wurden vom Autor als *S. x feigeanum* beschrieben. *Sempervivum staintonii* ist die einzige Art, die ausschließlich in niederen Lagen in Höhen zwischen 500 bis 800 (-1000) m verbreitet ist und adaptiv diese Nischen besetzt hat. Dabei ist sie stets an Wasser gebunden, entweder an Standorten, welche reliefbedingt mehr Niederschläge erhalten oder an Flussläufen, welche ein feuchteres Mikroklima erwarten lassen. Eine vermutlich ähnliche Präferenz hat nur noch *S. glabrifolium*, wobei der Status dieser Art in Bezug auf das Verbreitungsmuster während der Feldstudien nicht geklärt



werden konnte. Wie aus der Literatur und Herbarbelegen hervorgeht, scheint diese Art sympatrisch mit *S. staintonii* verbreitet zu sein.



**Abbildung 32:** Die Arten-Garnitur im Bereich des Kaçkar Dağları von links nach rechts, oben *Sempervivum staintonii*, *S. herfriedianum*, mitte *S. minus*, *S. artvinense*, unten *S. davisii* und *S. xfeigeanum*. Die Sippen sind weitgehend vertikal voneinander getrennt.

Zusammenfassend kann zu Nordostanatolien gesagt werden, dass auch hier ähnlich wie in den Alpen eine Vergletscherung stattgefunden hat, die vermutlich eine beschleunigte Speziation zur Folge hatte. HEWITT (1996) hatte den gesamten Bereich der Schwarzmeerküste als potentiell Refugium



während des Pleistozäns für Flora und Fauna postuliert. Die Schneegrenze während des Pleistozäns lag -wie oben bereits erwähnt- zwischen 2400 und 2600 m, also nur im Bereich der obersten heutigen Verbreitung der Gattung. So konnte in Nordostanatolien während des Pleistozäns fast das gesamte Gebiet und selbst in tiefste Bereiche besiedelt werden. Zum Ende des Pleistozäns wurden solche Populationen selektiert, welche sich an die gegebenen Klimabedingungen der einzelnen Höhenstufen adaptiert hatten. Die außergewöhnlichen Klimabedingungen Nordostanatoliens, mit Niederschlägen zwischen 500 und 1500 (-2000) mm im jährlichen Mittel und Juli-Temperaturen zwischen 15° und 25°C (BRINKMANN 1976) bieten eine Vielzahl ökologischer Nischen, was sich in der Gattung *Sempervivum* durch Adaption und allopatrischer Speziation in einer großen Artenvielfalt widerspiegelt. Eine Erforschung der *Sempervivum* Flora Nordostanatoliens müsste in Zukunft fortgeführt werden.



**Abbildung 33:** *Sempervivum artvinense* und *S. herfriedianum* (kleines, helles Polster in der Mitte des Bildes). Im Bereich des Kaçkar Dağları (Nordostanatolien), an der Straße von Yusufeli nach Sarıgöl (Richtung Kaçkar Dağı) in einer Höhe von etwa 2090m, fanden sich diese beiden Arten nebeneinander, waren aber aufgrund ihrer Blütezeit präzygotisch voneinander getrennt.



Die Groß-Region Inner-Ostanatolien wird durch die Küstengebirge Nordostanatoliens weitgehend von den Niederschlägen abgeschirmt. Sie reicht im Westen von der Ostgrenze Zentralanatoliens bis zur Landesgrenze im Osten. im Norden grenzt sie an Nordostanatolien und im Süden bildet die Achse der Städte Van, Bingöl und Malatya die Grenze. Besonders hervorzuheben sind das „Hochland von Kars“, das „Ober-Murat-Hochland“, der östliche Bereich der „Kelkit-Oltu-Zone“ und die „Karasu-Aras-Zone“ (vgl. LOUIS 1985). Insbesondere in diesen Bereichen fanden sich vermehrt Populationen der Gattung *Sempervivum*. Es ist zu vermuten, dass die Gattung in ganz Inner-Ostanatolien v.a. in Bereichen >2000-3000 m ü.NN zu finden ist. Allerdings waren die westlichen Bereiche aufgrund der Unwegsamkeit und aus aktuellen politischen Problemen nicht zugänglich.

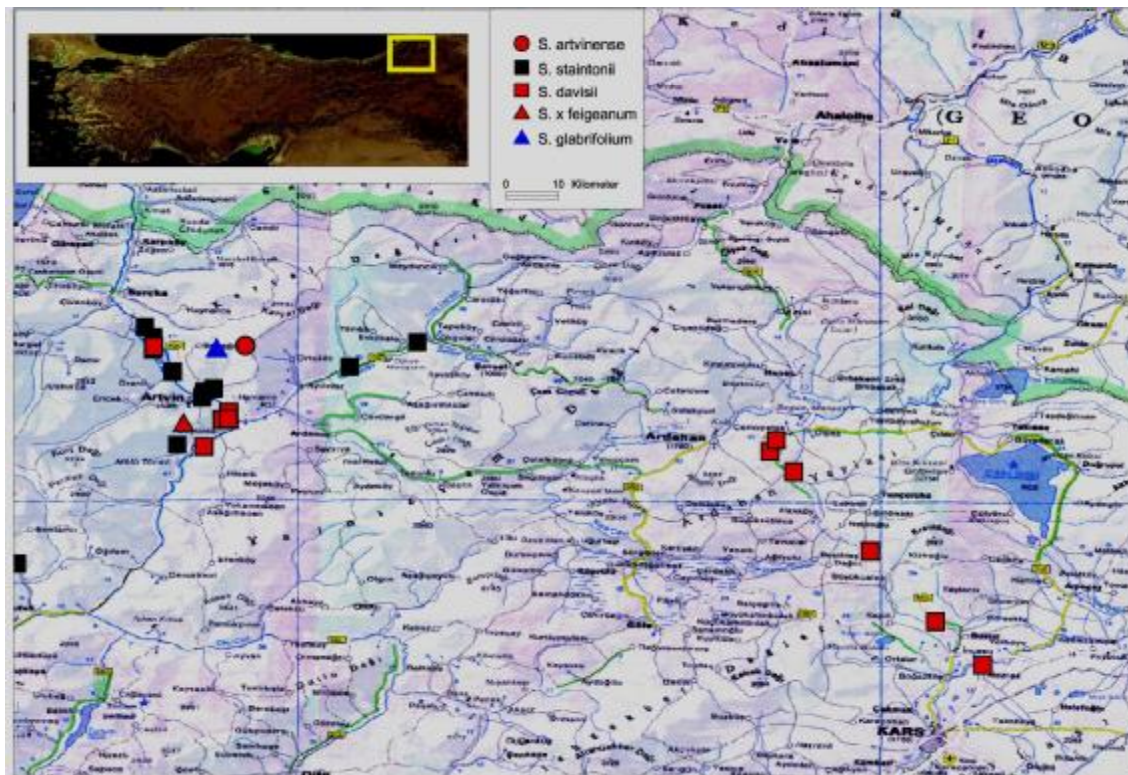
Das „Hochland von Kars“ liegt auf einer Höhe zwischen 1600-2000 m (bis 3100 m) und besteht teils aus mittelmiozänen und teils spätpliozänen Basalt- und Aschendecken, die von mächtigen pleistozänen Einzelvulkanen stammen (LOUIS 1985).



**Abbildung 34:** *Sempervivum davisii* in der Typusregion der östlichen „Kelkit-Oltu-Zone“ in Inner-Ostanatolien an der Strasse von Erzurum nach Tortum in einer Höhe von ca. 1850m.

Die im Osten an das Hochland von Kars angrenzende östliche „Kelkit-Oltu-Zone“ ist aus intensiv gefalteten, kalkreichen, mesozoischen Sedimenten aufgebaut. Südlich grenzt sie an die hauptsächlich aus kretazische Ophiolithserien und Serpentin bestehende „Karasu-Aras-Zone“ (LOUIS 1985). Das „Ober-Murat-Hochland“ ist überwiegend von Basaltdecken bedeckt, welche

von jüngeren pleistozänen Vulkanbergen stammen (LOUIS 1985). Die Bereiche, die südlich an Inner-Ostanatolien grenzen, fielen als Verbreitungsgebiet aus, zum einen aufgrund der geringen Höhe des „Osttaurus Vorland“ (500-1000m) und zum anderen durch das kontinental gefärbte Klima und die dadurch bedingte mangelnde Wasserverfügbarkeit als begrenzendem Faktor.



**Abbildung 35:** Fundorte der Gattung *Sempervivum* im östlichen Nordostanatolien um Artvin bzw. in Inner-Ostanatolien von *S. davisii* im „Hochland von Kars“. Hintergrundkarte: © Falk Verlag Ostfildern

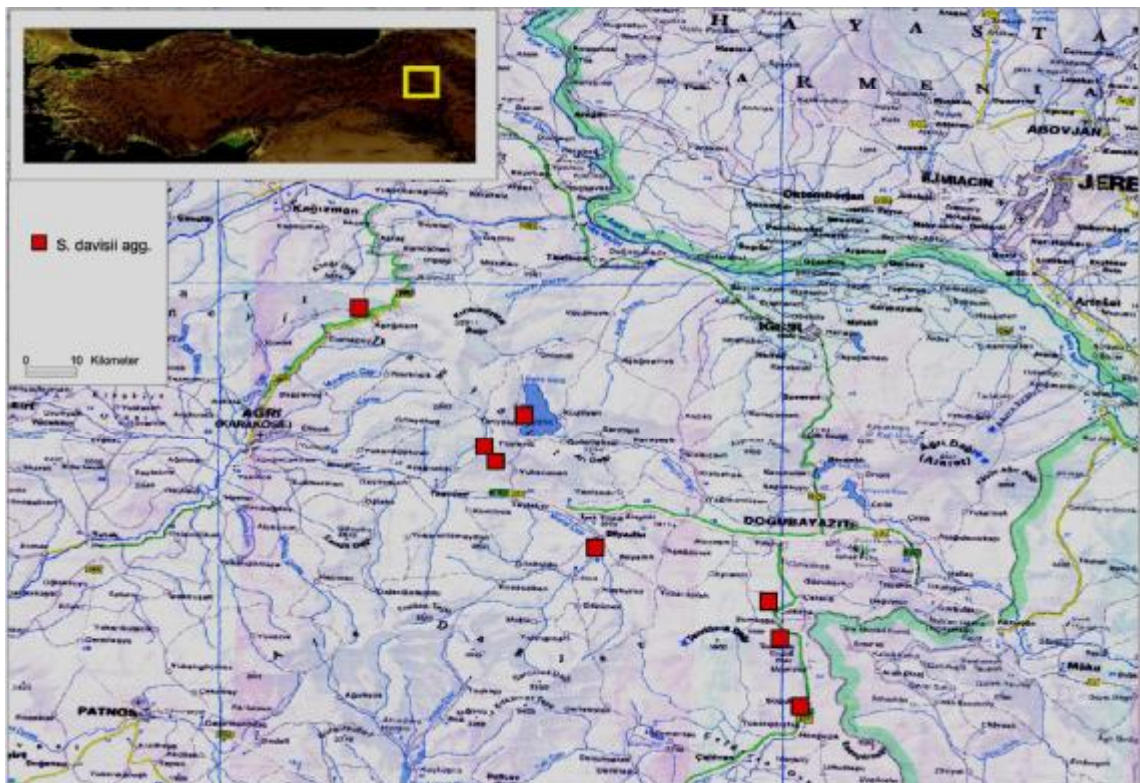
Die *Sempervivum*-Flora Inner-Ostanatoliens zeichnet sich durch lokal morphologisch mehr oder weniger einheitliche Populationen aus. Stützend auf die Ausführungen von LOUIS (1985) ist anzumerken, dass aufgrund der enormen Vulkantätigkeiten in diesem Bereich eine Besiedlung durch die Gattung *Sempervivum* in vielen Bereichen erst nach Ende der vulkanischen Tätigkeiten (spätes Pleistozän) zu erwarten ist. Dies begründet auch die geringe Formenvielfalt, welche auf Foundereffekte zurückzuführen ist. Die Artengarnitur beschränkt sich lediglich auf *Sempervivum davisii* agg., wobei noch geklärt werden müsste, welchen Status die hier als Aggregat zusammengefassten Kleinarten haben. Insbesondere die große Verbreitung von *S. davisii* ist auffällig, welche in den montanen Bereichen der Südseite



Nordostanatoliens bis weit nach Inner-Ostanatolien und in das Hochland von Armenien verbreitet ist.



**Abbildung 36:** Links: Sicht auf den Ağrı Dağı (Ararat) 5137 m von Osten aus. Rechts: Lavafeld auf türkischem Staatsgebiet, am Tendürek Geçidi zwischen Doğubayazıt und Van bei 2600m mit dem Tendürek Dağı im Hintergrund. Große Bereiche Inner-Ostanatoliens sind von pleistozänen Vulkanismus überprägt.



**Abbildung 37:** Fundorte von *S. davisii* im „Ober-Murat-Hochland“ um den Vulkan Ararat. Hintergrundkarte: © Falk Verlag Ostfildern

*S. davisii* bildet in Inner-Ostanatolien Sippenkreise und Rassengruppen, welche eine weitere Vertiefung an Untersuchungen bedingen. Aufgrund dieser Situation wird der Begriff Aggregat verwendet, da nicht klar ist, ob es sich hierbei schon um ausreichend differenzierte Arten handelt, die bereits ein

gemeinsames disjunktes Areal besiedeln, oder ob die Isolation der einzelnen Sippen bereits zu Kleinartbildung geführt hat. Es konnte bisher kein morphologisches Muster in der horizontalen oder vertikalen Verbreitung festgestellt werden.

Eine weitere Groß-Region ist Mittel-Südanatolien (vgl. LOUIS 1985), wo insbesondere im äußersten westlichen Bereich im Dedegöl-Dağları *Sempervivum* vorkommt. Dieses Gebirge besteht aus mesozoischen Kalken und stellt wohl die westliche Verbreitungsgrenze der Gattung dar. Im gesamten restlichen Bereich Mittel-Südanatoliens, welcher unmittelbar südlich an Zentralanatolien grenzt, sind keine *Sempervivum* Funde bekannt. Hier müssten in Zukunft intensivere Feldstudien durchgeführt werden, da aufgrund der z.T. enormen Höhe des in diese Zone eingegliederten westlichen Taurus Systems *Sempervivum* Populationen zu erwarten sind.



**Abbildung 38:** Fundorte von *Sempervivum davisii* im östlichen Bereich der „Kelkit-Oltu-Zone“ und der „Karasu-Aras-Zone“. Hintergrundkarte: © Falk Verlag Ostfildern

*Zusammenfassung:* Die speziellen Ansprüche an die Standorte erschwert es der Gattung sich schnell auszubreiten. Hingegen ist nach vikariierenden Ereignissen wie nach einer glazialen Vereisung und auch nach Vulkanaktivitäten damit zu rechnen, dass für relativ kurze Zeit eine Vielzahl von

Habitaten freigeworden sind, welche kurz- aber auch langfristig besiedelt werden konnten und so als „Sprungbrett“ für eine weitere Wanderung dienten. Wanderungen von den niederen Bereichen auf hohe Gipfellagen stand nichts im Wege, ferner konnten die Diasporen von den Bergregionen über viele Kilometer anemochor disjunkt verbreitet werden und eine Wanderung in die nun freien Habitate der niederen Bereiche erfolgen. So kommen alle Faktoren der Entstehung von Disjunktionen in Frage: 1) eine Fernverbreitung von den Gipfellagen in neue Habitate 2) eine Verkleinerung und/ oder 3) Trennung von Populationen aufgrund der Ausbreitung der anderen Vegetation, welche die Populationen auf kleinere Areale zurückdrängten und ein Auseinanderwandern der Populationen verhinderte. So lassen sich auch die Reliktbildung erklären, da nach den Eiszeiten, aber auch nach dem Abklingen der pleistozänen vulkanischen Aktivität, ein größeres potentiell Verbreitungsgebiet zu erwarten ist. Danach haben sich die ökologischen Standortfaktoren für die sonst an die montanen bzw. alpinen Bedingungen angepassten Sippen wieder verändert und zeigen die heutige disjunkte Verbreitung. So kann vermutlich das große Artenspektrum der Gattung *Sempervivum* in ehemals vereisten Gebieten wie Pyrenäen, Alpen, Balkan und Nordostanatolien als ausgesprochene Glazialrelikte des Pleistozäns interpretiert werden, wobei sich die Sippen nach der glazialen Trennung endgültig zu eigenständigen Arten differenzierten. Sicherlich hat auch die insulare Verteilung der genannten Bergregionen zu einer Isolation der Populationen geführt. Die klimatische Vielseitigkeit der Gebirge verlangte von den plastisch evolvierenden Gattung *Sempervivum* eine Mannigfaltigkeit an Standortpräferenzen. Eine Verbreitung, wie sie sich in Inner-Ostanatolien zeigt kann auf pleistozänen Vulkanismus zurückgeführt werden, nämlich durch ein erneutes Einwandern nach der vulkanischen Aktivität. Ferner lässt sich auch die *Sempervivum*-Flora Mittel-Nordanatoliens erklären. Diese Region wurde nur wenig von glazialen Ereignissen und gar nicht von vulkanischer Überformung geprägt, so stellt Mittel-Nordanatolien ein ausgesprochenes Residualgebiet dar, welches nicht wesentlich durch die Kaltzeiten in Mitleidenschaft gezogen wurde, gekennzeichnet durch Artenarmut (*S. gillianii*, *S. brevopilum* und *S. armenum*) und eine langsame Progression der Sippen.



### 3.2 Charakteristik der Taxa der Gattung *Sempervivum* in Kleinasien und angrenzenden Gebieten

***Sempervivum armenum*** BOISSIER & HUET 1856 (Diag. ser. 2, 2: 60, 1856)

**Typus:** Turkey, Inter Baibourt et Erzeroum in valle Kassuklu August 1853. *Huet du Pavillon*. Plantae Orientales exsiccatae (iso K !)

**Etymologie:** armenus = aus Armenien stammend, das Typusmaterial der Art wurde in einer Region der Türkei gesammelt, welche zur Zeit der Erstbeschreibung armenisches Siedlungsgebiet war.

**Beschreibung:** **Rosette** mehr oder weniger offen und meist ausgebreitet, Blattanzahl ca. 40-50, Ø 2,5-4 cm. **Rosettenblätter**, kahl, zugespitzt, Bl. Rand gefranst 5-8 pro mm mehr oder weniger gleichmäßig zur Basis geneigt, Querschnitt plankonvex, Verhältnis Länge:Breite= (1,28-) 1,85 (-2,6), Verhältnis Breite:Dicke= (2,33-) 2,92 (-3,6). **Ausläufer** 2-5, Länge 2-3 (-6) cm, Ø 3 mm, meist kahl, junge Rosetten Ø 1,5 cm, kahl oder verkahlend. **Infloreszenz** Höhe 15-21 cm, 2-3 Gabeläste ,spärlich bis dicht ungleichmäßig lang pubeszent, 5-7 Blüten pro Wickel. **Infloreszenz-Blätter** länglich bis eilanzettlich, kahl, höchstens an der Basis spärlich pubeszent, deutlich kurz gefranst, kurz zugespitzt. **Blüte** Ø 20mm, 13-15zählig, sitzend zuweilen kurz gestielt, elliptisch. **Petalen** lineal-länglich. **Sepalen** pubeszent, lanzettlich, spitz, Länge:Breite 5:1,5 mm, 2mm verwachsen. **Androeceum** Filamente spärlich behaart, rot, Antheren gelb. **Gynoeceum** deutlich pubeszent

**Bemerkung.** *Sempervivum armenum* ist an den kahlen Blätter, den deutlichen Blattfransen und den weißgelben, basal roten Petalen und den roten Stamina zu erkennen.

Der Artstatus von *S. armenum* war lange Zeit nach der Erstbeschreibung durch BOISSIER & HUET ungeklärt. Erst durch Aufsammlungen durch Edward E. BALLS am Haldizen Dağları und durch DAVIS, MCNEILL und FURSE (MUIRHEAD 1969) im Rahmen der Bearbeitung der Gattung, sowie durch MUIRHEAD in den 1960er Jahren für die „Flora of Turkey“ wurde der Artstatus gefestigt. In der Beschreibung MUIRHEAD (1969) wird klar auf die morphologische Nähe der

Rosetten zu *S. tectorum* L. hingewiesen, ferner werden die jungen Rosetten als drüsig-flaumhaarig und später verkahlend beschrieben. Dies scheinen jedoch Introgressionen anderer Arten zu sein. Zu genügend wurden im Rahmen dieser Arbeit Pflanzen gefunden, welche auch bei den jungen Rosetten ausschließlich kahle Blätter aufwiesen. An den meisten Fundorten in Mittel-Nordanatolien fand sich ebenfalls eine Vielzahl von behaarten Arten an den gleichen Standorten. Auch dies wurde bereits von MUIRHEAD (1969) erwähnt. In Nordostanatolien scheint die Art ausreichend von anderen Arten räumlich getrennt zu sein. Zumindest wurden in diesem Bereich keine anderen Arten an den gleichen Fundorten neben *S. armenum* gefunden. Populationen im Bereich des Eğribel Geçidi weisen Pflanzen auf, welche weiße Stamina ausbilden. Es sollte in Zukunft geprüft werden, ob rote Stamina bei *S. armenum* nur in solchen Bereichen auftreten, wo auch Sippen von Mittel-Nordanatolien vorkommen und dieses Merkmal nur Introgressionen dieser sind.



**Abbildung 39:** *Sempervivum armenum*. An der Radio Station im Ilgaz Dağı in Mittel-Nordanatolien in einer Höhe von etwa 2060m.

Bei den in Mittel-Nordanatolien vorkommenden Populationen decken sich die Blütezeiten mit denen der behaarten Taxa, so dass im großen Maß genetischer Austausch stattfindet und mit Introgressionen zu rechnen ist.

**var. *insigne*** Muirhead 1969 (Notes Royal Botanic Garden Edinburgh 29: 19, 1969)

**Typus:** A4: Prov. Ankara: near Kızılcahamam, ca. 1200 m, very dry limestone gravel, 22 July 1956 McNeill 284 (holo E !)

**Etymologie:** lat.: insignis = hervorstechend, geschmückt.

**Bemerkung:** Folgende Merkmale unterscheiden nach MUIRHEAD (1969) diese Unterart: kleinere Ø 2-3 cm Rosetten, intensiv gefärbt mit zahlreichen Ausläufern, Blätter der Infloreszenzen dachziegelartig, rot bis rose-purpurn, Petalen an der Basis violett mit violetten Filamenten (MUIRHEAD 1969). Die Varietät *insigne* wurde von Standorten beschrieben, welche auch im Rahmen dieser Arbeit untersucht wurden. An beiden kamen in hoher Frequenz auch behaarte Formen wie *S. brevopilum* und *S. gillianii* vor, welche zur gleichen Zeit blühen, so dass Introgressionen wahrscheinlich sind. Die Pflanzen, die im Rahmen dieser Arbeit kultiviert wurden, zeigten keine nennenswerten Unterschiede in der Rosettengröße. Die Beobachtungen MUIRHEADS beruhen vermutlich auf Untersuchungen welche an in Kultur gehaltenen Pflanzen, die in unterschiedlichen Substraten oder sonstigen anderen Umweltbedingungen gehalten wurden, so dass das Merkmal der Rosettengröße rein modifikativ erscheint.

Trotzdem sollte die var. *insigne* erhalten bleiben, da sie dem Artkonzept der „Flora of Turkey“ entspricht. Ferner wird an dieser Stelle vorgeschlagen, diesen Varietäten-Namen für alle kahlen Taxa der Köroğlu Dağları und Ilgaz Dağları in Mittel-Nordanatolien anzuwenden, ferner als var. *armenum* die alpinen *S. armenum* Nord Ostanatoliens.

**Ökologie:** *Sempervivum armenum* ist eine ausgesprochen alpine Art, welche sich z.T. nur in den höchsten Bereichen der Gebirgskämme und dort besonders auf alpinen Matten findet. Sie ist in besonderem Maße an das Hochgebirgsklima angepasst.





**Abbildung 40:** *Sempervivum armenum*. In Nordostanatolien im Giresun Dağları westlich des Eğribel Geçidi in 2280 m Höhe. Die Sippen an diesem Standort bildeten weiße Filamente aus.

**Verbreitung:** Die Art hat horizontal ein weites Verbreitungsgebiet. Vertikal ist sie auf die Höhen zwischen 1800 bis über 2500 beschränkt, in Mittel-Nordanatolien auch in niederen Bereichen. Sie deckt sich vermutlich mit dem potentiellen Verbreitungsgebiet der Gattung in Mittel-Nordanatolien und wurde im Osten bis westlich des Haldizen Dağları gefunden. Die Präferenz von *S. armenum* extrem alpine Standorte zu besiedeln, lässt eine weitere Verbreitung in den Hochgebirgen Nordostanatoliens vermuten.

**Untersuchtes Herbarmaterial:** **A4:** Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 2060m, Ilgaz Dağı, Radio Station, N 41° 03` E 33° 42`, 10. July 2003, *Neeff* H013. - **A4:** Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 1713m, valley above Çırdak, N 40° 55` E 33° 19`, 9. July 2003 *Neeff* H016. - **A7:** Prov. Giresun, North Anatolia, Lazistan, Giresun Dağları, 2250m, N 40° 28` E 38° 18`, 14. July 2003, *Neeff* H031. - **A7:** Prov. Giresun, North Anatolia, Lazistan, Giresun Dağları, 2170m, road to Giresun km 21, before Eğribel Geçidi, N 40° 26` E 38° 23`, 14. July 2003, *Neeff* H032. - **A7:** Prov. Gümüşhane, East Anatolia, Upper Euphrates, Giresun Dağları, 1978 m, Kostandağı

Geçidi to Yayladere km 6,1, N 40° 29` E 39° 46`, 16.July 2003, *Neeff* H045. - **A7**: Prov. Gümüşhane, East Anatolia, Upper Euphrates, Giresun Dağları, 1772m, Tersundağı Geçidi, Siran road to Gümüşhane km 21, after Dilekyolu, N 40° 16` E 39° 17`, 17. July 2003, *Neeff* H046, *Neeff* H060. - **A7**: Prov. Gümüşhane, East Anatolia, Upper Euphrates, Giresun Dağları, 2071m, Tersundağı Geçidi westwards, N 40° 17` E 39° 18`, 17. July 2003, *Neeff* H047, *Neeff* H089. - **A7**: Prov. Gümüşhane, East Anatolia, Upper Euphrates, Giresun Dağları, 2386m, Kostandağı Geçidi, Peak of mountain, N 40° 30` E 39° 45`, 16. July 2003, *Neeff* H048. - **A7**: Prov. Trabzon, North Anatolia, Lazistan, Kalkanlı Dağları, 1956m, road Yağmurdere to Gümüşhane, N 40° 31` E 39° 46`, 03-16. July 2003, *Neeff* H044, *Neeff* H087, *Neeff* H090. - **A4**: Prov. Çankırı, North Anatolia, Isık Dağı, near summit, 17. August 1960, *Khan, Prance & Ratcliffe* 724B (E ). - **A7**: Prov. Gümüşhane, North Anatolia above Köse (between Kelkit & Gümüşhane), 1750m, Rocky igneous slopes, Flower pale yellow, 2. August, 1957, *Davis & Hedge* D. 31957 (K –H2004/00581/29). - **A8**: Prov. Rize dist. İkizdere, Cermanin Tepe above Cimil, 3200m, On rocky S. slopes, Fl. pale yellow, 29. August 1952, *Davis* 21071 (with *S. minus*) (K –H2004/00581/30). - **A7**: Prov. Giresun: Balabandağları above Tamdere, 1800m, Scree, Leaves green Flowers pale greenish yellow, 6. August 1952 *Davis, Dodds, Çetik* D 20468 (K –H2004/00581/31). - **A7**: Prov. Trabzon, Maçka, 2000 m, 17. July 1933, *E.K. Balls* B 484 (K –H2004/00581/32). - **A7**: Prov. Gümüşhane, North Anatolia, plant collected by E.K. Balls Vavuk Dag 20. July 1937 (K –H2004/00581/33). - **A7**: Prov. Gümüşhane, North Anatolia, Limestone rocks and scree slopes, among coarse turf, Flowers cream yellow 5500 ft, 18. July 1934, *E.K. Balls* B 1727 (with *S. furseorum*) (K –H2004/00581/83). - **A7**: Prov. Gümüşhane, North Anatolia, Gümüşhane to Erzincan, Köse Dağı Pass, Gritty stony slope, also on Soganli Dağı (Prov. Trabzon) 7500ft, 11. August 1962. *P. Furse* 3878 (with a plant may be Hybrid with *S. furseorum* MUIRHEAD) (K –H2004/00581/89). - **A4**: Kastamonu, North Anatolia, İhsangazı, Pekke yayları 910 m (?), 9. September 1990, *Aytaç, Otirve Ark.* 3456 (GAZI). - **A5**: Kastamonu, Tosya: Giaurdag, in subalpinis, Paphlagonia. Wilajet Kastambuli 29. July 1892, *P. Sintenis*: Iter orientale No 4897 [Anmerkung: andere Exsiccate dieser Sammel-Nr. sind *S. gillianii* andere zu *S. brevopilum* zuzurechen!] (WU -04-115/7).

**Fundorte:** **A3**: Bolu, North Anatolia, Bithynia, 2165m, Bolu, Körolu Tepesi, Kartalkaya, N 40° 35` E 31° 48`. - **A4**: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1471m, Kızılcahamam / Yıldırımören to Çubuk, N 40° 27` E 32° 49`. - **A4**: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 1900m, Isık Dağı, N 40° 39` E 32° 45`. - **A4**: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 2000m, Mountain Top Isık Dağı, N 40° 39` E 32° 45`. - **A4**: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 2060m, Ilgaz Dağı, Radio Station, N 41° 03` E

33° 42` . - **A7**: Prov. Giresun, North Anatolia, Lazistan, Giresun Dağları, 1748m, road to Giresun, N 40° 25` E 38° 22` . - **A7**: Prov. Giresun, North Anatolia, Lazistan, Giresun Dağları, 2170m, road to Giresun, before Eğribel Geçidi, N 40° 26` E 38° 23` . - **A7**: Prov. Trabzon, North Anatolia, Lazistan, Kalkanlı Dağları, 1970m, road to Yağmurdere, N 40° 35` E 39° 49` . - **A7**: Prov. Trabzon, North Anatolia, Lazistan, Kalkanlı Dağları, 1741m, 1,2km westwards Yağmurdere, N 40° 34` E 39° 50` . - **A7**: Prov. Trabzon, North Anatolia, Lazistan, Kalkanlı Dağları, 1787m, road Yağmurdere to Gümüşhane, N 40° 33` E 39° 49` . - **A7**: Prov. Trabzon, North Anatolia, Lazistan, Kalkanlı Dağları, 1956m, road Yağmurdere to Gümüşhane, N 40° 31` E 39° 46` . - **A7**: Prov. Trabzon, North Anatolia, Lazistan, Kalkanlı Dağları, 1972m, Yağmurdere to Kostandağı Geçidi, below Bandırlak, N 40° 31` E 39° 47` . - **A7**: Prov. Gümüşhane, East Anatolia, Upper Euphrates, Giresun Dağları, 2386m, Kostandağı Geçidi, Peak of mountain, N 40° 30` E 39° 45` . - **A7**: Prov. Gümüşhane, East Anatolia, Upper Euphrates, Giresun Dağları, 1978m, Kostandağı Geçidi to Yayladere, N 40° 29` E 39° 46` . - **A7**: Prov. Gümüşhane, East Anatolia, Upper Euphrates, Giresun Dağları, 1516m, Kostandağı Geçidi to Yayladere, N 40° 26` E 39° 44` . - **A7**: Prov. Gümüşhane, East Anatolia, Upper Euphrates, Giresun Dağları, 1490m, road Gümüşhane to Köse, N 40° 19` E 39° 30` . - **A7**: Prov. Gümüşhane, East Anatolia, Upper Euphrates, Giresun Dağları, 1772m, Tersundağı Geçidi, Siran road to Gümüşhane, after Dilekyolu, N 40° 16` E 39° 17` . - **A7**: Prov. Gümüşhane, East Anatolia, Upper Euphrates, Giresun Dağları, 2071m, Tersundağı Geçidi westwards, N 40° 17` E 39° 18` . - **A7**: Prov. Gümüşhane, East Anatolia, Upper Euphrates, Giresun Dağları, 2066m, Tersundağı Geçidi way SE, N 40° 18` E 39° 18` .

***Sempervivum artvinense*** MUIRHEAD 1969 (Notes Royal Botanic Garden Edinburgh 29: 23, 1969)

**Typus:** A8: Prov. Artvin. growing on mountain above village, 2200m igneous rocks, 19. Juni 1957 Davis & Hedge D. 30410 (holo E !)

**Etymologie:** benannt nach dem Fundort des Typusmaterials in der Provinz Artvin (Nordost-Türkei).

*Sempervivum artvinense* agg.

In den Gebirgszügen des östlichen Kaçkar Dağları und des südlichen Karçal Dağları findet sich ein Komplex von Sippen, bei denen alle Individuen drüsig pubeszent sind. Diese wurden nach Vergleichen des Holotypus und der

zur Verfügung stehenden Fotos MUIRHEADS desselben als *Sempervivum artvinense* identifiziert. Es soll darauf hingewiesen werden, dass die Standortangabe auf dem Holotypus-Beleg: „growing on mountain above village, 2200 m“ zu vage ist, als dass eine genaue Identifizierung des Typusregion möglich wäre. Ferner ist der Verbreitungspunkt in den Verbreitungskarten MUIRHEADS (1969) eindeutig im Verbreitungsgebiet des südlichen Karçal Dağları lokalisiert, was jedoch auch auf Probleme bei der graphischen Darstellung der Verbreitung zurückzuführen sein könnte, da in diesem Gebiet mehrere Arten nebeneinander vorkommen.

Die beiden Gebirge sind durch das tief eingeschnittene Tal des Flusses Çoruh deutlich getrennt. Formen, welche im Karçal Dağları gesammelt wurden, entsprechen zwar der Rosettenform nach den Fotos und Beschreibungen des Holotypus in Edinburgh *S. artvinense*, jedoch unterscheiden sich die Infloreszenzen von diesem. Die Formen des östlichen Kaçkar Dağları hingegen sind fast identisch mit denen des Holotypus. In beiden Gebieten kommt das *S. artvinense* agg. in großen Höhen vor. Da von *S. artvinense* lediglich der Holotypus existiert, konnte der Status der Formen der genannten Gebirge nicht abschließend geklärt werden, da sowohl in den Beschreibungen, Abbildungen, Fotos und die Verbreitung von *S. artvinense* zu große Überlappungen und Unterschiede vorhanden sind. Daher sollte *S. artvinense* als Aggregat behandelt werden, bis intensivere Feldstudien die Verbreitung des Aggregats in den beiden Gebirgen und deren Status geklärt haben.

**Beschreibung *Sempervivum artvinense* agg. östlich des Kaçkar Dağı:** **Rosetten** geschlossen mehr oder weniger kompakt, flach, Ø 2cm, Blattanzahl 35-50, dunkelgrün. **Rosettenblätter** schmal elliptisch bis schmal länglich Verhältnis Länge:Breite=(2,00)- 2,25 -(2,50), Verhältnis Breite:Dicke=(2,50-) 2,83 (-4,16), gleichmäßig dicht drüsig pubeszent, stumpf bis spitz (Spitze 3mm), Blattrand ungleichmäßig kurz gewimpert, im Bereich der Spitze gefranst, Blatt Querschnitt plankonvex. **Ausläufer** 1,5cm, Ø 1-2mm, Junge Rosetten puberulent, Ø 15mm. **Infloreszenz:** 12-22cm, 2-3 Gabeläste aus 1 einfach und 2 Doppelwickel, kurz und dicht pubeszent, 20-40 Blüten.



**Infloreszenz-Blätter** länglich bis eilänglich 20:4mm, spitz, kurz pubeszent, gewimpert. **Blüte** gelb, Ø 14mm, 11-13zählig, kurz gestielt. **Petalen** eilanzettlich, 8:2mm. **Sepalen**, dicht pubeszent, eilänglich, spitz, 2:1mm, basal verwachsen. **Androeceum** nur an Basis vereinzelt Trichome, Filamente weiß, Antheren gelb. **Gynoeceum** pubeszent.



**Abbildung 41:** *S. artvinense* agg. des Kaçkar Dağları an der Strasse von Yusufeli nach Sarıgöl (Yaylalar) in etwa 1770m Höhe.

**Bemerkung:** Die Formen des *S. artvinense* agg. des Kaçkar Dağları sind in der Ausbildung der Infloreszenzen dem Holotypus am ähnlichsten und auch die Ausbildung der Rosetten entsprechen den Beschreibung und Abbildungen MUIRHEADS (1969).

**Beschreibung der *Sempervivum artvinense* agg. südlich des Karçal Dağı:** **Rosetten** kugelig geschlossen, kompakt und spitz, Ø 2-3 cm, Anzahl der Blätter 40-50. **Rosettenblätter** schmal elliptisch bis breit verkehrt lanzettlich, Verhältnis Länge:Breite= (1,80)- 2,15 -(2,66), Verhältnis Breite:Dicke= (3,00)- 3,81 -(5,00), kurz weiß pubeszent, kurz zugespitzt, Spitze (ca. 5mm),

plankonvex bis seltener leicht bikonvex, Bl. Rand gefranst (6/1mm, 0,5mm lang). **Ausläufer** 2-3, 2,5cm lang, Ø 2 mm, junge Rosetten spitz. **Infloreszenz** ungleich lang pubeszent, 10-12cm hoch, 2-3 Gabeläste, 5-8 Blüten/Wickel. **Infloreszenz-Blätter** 15/6 mm, elliptisch bis länglich, pubeszent, ungleich lang gewimpert. **Blüte** weißlichgelb, Ø 18 mm, 12-13zählig, sehr kurz gestielt. **Petalen** eilanzettlich, Länge Breite 8/ 1,5mm. **Sepalen**, deutlich pubeszent, elliptisch bis eilanzettlich, spitz, 5 mm, bis 2 mm verwachsen. **Androeceum** basal vereinzelt behaart, Filamente weiß, Antheren gelb. **Gynoeceum** spärlich pubeszent.

**Bemerkung:** Durch das Indument erscheint die ganze Rosette weißlichgrau, und auch die Fransen des Blattrandes sind auffällig gerade abstehend. *S. artvinense* agg. vom Karçal Dağları entsprechen in Rosettenform weitestgehend den Darstellungen MUIRHEADS, weicht aber insbesondere in Ausbildung der Infloreszenzen ab. Diese Sippen bilden z.T. Massenbestände, welche sehr variabel Formen aufweisen.

**Ökologie:** Beide Formen an das alpine Klima angepasst, vorzugsweise auf den Südexponierten Talflanken der Hochgebirge.

**Verbreitung:** In den alpinen Bereichen oberhalb 2000m, in Nordostanatoliens östlich des Kaçkar Dağı und im Karçal Dağları.

**Untersuchtes Herbarmaterial:** **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 2086m, Yusufeli to Sarigöl, N 40° 51`, E 41° 14`, Neeff H074. - **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1904m, Yusufeli to Sarigöl (Yaylalar) N 40° 52` E 41° 16` Neeff H077. - **A8:** Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 2340m, road Artvin to Karçal Dağı N 41° 10` E 41° 50` Neeff H097, Neeff H094. – **A8:** Prov Artvin. North Anatolia, stark gelichtete und beweidete Trockenwälder mit *Pinus sylvestris* und Baumwachholder oberhalb Demirkent bei 1500m, *Errn.* 6517 (B – 10 0158451)

**Fundorte:** **A8:** Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 2330m, road Artvin to Verziköy direction Karçal Dağı, N 41° 16` E 41° 54`. **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 2086m, Yusufeli to Sarigöl, N 40° 51` E 41° 14` - **A8:** Prov.

Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1904m, Yusufeli to Sarıgöl (Yaylalar), N 40° 52` E 41° 16. - **A8**: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 2340m, road Artvin to Karçal Dağı, N 41° 10` E 41° 50`.

***Sempervivum atropatanum*** PARNELL 1989 (Willdenowia 18 (2): 419-421, 1989)

**Typus:** Persia: W: Azerbaijan occidentalis: In saxosis (Tonschiefer) prope Habashi Bala N Qotur, 1950m, 18.VII. 1974, Iter Iranicum, *K. H. Rechinger No:* 49591 (holo B ! – 10 0158459, iso W ! – 1974 / 07419).

**Etymologie:** Atropatan ist der Name des südlichen Teils von Aserbaijan, politisch heute zum Iran gehörig.

**Beschreibung:** **Rosette** Ø 2 cm, **Rosettenblätter** länglich bis verkehrt eilanzettlich Länge:Breite 17:7 mm, glandular pubeszent, kurz zugespitzt, Bl. kurz (0,3mm) ungleichmäßig gefranst, Trichome mehr oder weniger gerade abstehend, **Junge Rosetten**, Ø 2 cm, dicht glandular Pubeszent **Infloreszenz:** Höhe 11-14cm, zwei Gabeläste, dicht ungleichmäßig pubeszent, 10-15 Blüten **Infloreszenz-Blätter** verkehrt-eilanzettlich (basale Blätter) bis eilanzettlich (apicale Blätter), pubeszent, wenige Randwimpern, kurz zugespitzt bis spitz, **Blüte** Ø 1,8 cm, 10-12 zählig, 2 mm gestielt, **Petalen** schmal eilanzettlich Länge:Breite 7:1 mm, **Sepalen** pubeszent, eilanzettlich bis elliptisch, spitz, Länge:Breite 3,5:1mm, bis fast zur Hälfte verwachsen, **Androeceum** Filamente spärlich pubeszent, Antheren gelb, **Gynoeceum** allseits z.T. spärlich pubeszent.

**Bemerkung:** Im Iran gibt es offensichtlich Sippen, welche alle weißlich gelbe Blüten mit weißen Filamenten haben. Diese unterscheiden sich von *S. iranicum* in den zierlicheren Blütenständen, den fast bis zur Hälfte verwachsenen und kleineren Sepalen, den schmaleren Petalen und dicht glandular pubeszenten Rosettenblättern. Diese Art steht eindeutig dem *S. davisii* agg. nahe und stellt vermutlich eine Kleinart dieses Aggregats dar.



**Verbreitung:** Endemisch im Iran in Höhen bis ca. 2000m.

**Untersuchtes Herbarmaterial:** Iran: Prov. W - Azerbaijan occidentalis: In saxosis (Tonschiefer) prope Habashi Bala N Qotur, 1950m, 18.VII. 1974, Iter Iranicum, K. H. Rechinger 49591 (holo B ! – 10 0158459, iso W ! – 1974 / 07419). – Iran: Prov. Azerbaijan Cultivated Plant R.B.G. Edinburgh C9338, near Kaleybar (W – 1974 / 06691).

**Fundorte:** Nur von Herbarmaterial bekannt.

***Sempervivum brevopilum*** MUIRHEAD 1969 (Notes Royal Botanic Garden Edinburgh 29: 26, 1969)

**Typus:** A4: Prov. Çankırı, Isık Dağı, near summit, steep slopes, 17 August 1960, Khan, Prance & Ratcliffe 724A (holo E !)

**Etymologie:** lat: *brevis* = kurz, *pilus* = Haar. So benannt, da diese Art kurz flaumhaarige (puberulente) Rosettenblätter hat.

**Beschreibung:** **Rosette** ca. 50 Blätter, Ø 3 cm. **Rosettenblätter**, puberulent, dadurch grau braun erscheinend, schmal elliptisch bis verkehrt-lanzettlich, spitz bis zugespitzt (3 mm), Bl. Rand kurz gefranst (<0,5mm), im Querschnitt deutlich bikonvex, Verhältnis Länge:Breite= (1,75-) 2,28 (-2,71), Verhältnis Breite:Dicke= (2,33-) 2,6 (-3). **Ausläufer** 3-5, Länge 2-5cm, Ø 2 mm, puberulent z.T. nur spärlich, Junge Rosetten, Ø 1 oder 3 cm, puberulent. **Infloreszenz:** Höhe 13-16 (25)cm, 2-3 Gabeläste, puberulent, 12-25 Blüten. **Infloreszenz-Blätter** lanzettlich bis eilanzettlich, puberulent, kurz gefranst (<0,5mm), spitz bis zugespitzt. **Blüte**, Ø 1,4 cm, 13-15zählig, sitzend. **Petalen** eilanzettlich, verhältnismäßig kurz. **Sepalen**, pubeszent bis puberulent, kurz dreieckig bis lang dreieckig, Spitze, Länge:Breite 3:1 mm, fast bis zur Hälfte verwachsen. **Androeceum** Filamente rot, basal spärlich pubeszent, Antheren gelb. **Gynoeceum** pubeszent

**Bemerkung:** *Sempervivum brevopilum* ist auf dem ganzen Pflanzenkörper puberulent und dadurch gut zu erkennen. Da die Art an vielen Standorten mit *S. armenum* und *S. gillianii* nebeneinander vorkommt sind mit

Hybriden zu rechnen. In der Phänologie gibt es soweit beobachtet keine Unterschiede. Introgressionen sind wahrscheinlich, diese äußern sich bei den Infloreszenzen im Indumentum, so findet man häufig einige Teile, welche nicht puberulent sind, sondern pubeszent. z.B. der Stiel der Infloreszenz.



**Abbildung 42:** links *Sempervivum brevopilum* bei Kızılcahamam an der Straße von Yıldırımören nach Çubuk bei 1470m und rechts *S. armenum* ein blühendes Exemplar des Giresun Dağları am Tersundağı Geçidi an der Straße von Siran nach Gümüşhane bei 1772m. Die beiden Arten kommen in Mittel-Nordanatolien nebeneinander vor.

*Sempervivum brevopilum* agg. des südlichen Verbreitungsgebietes

**Beschreibung.** **Rosette** ca. 40- 45 Blätter, Durchmesser 3-4 cm, dunkelgrün zuweilen mit rotbrauner Spitze. **Rosettenblätter** dicht kurz pubeszent, schmal elliptisch bis selten verkehrt-lanzettlich, Verhältnis Länge:Breite= (2,14)- 2,26 -(2,8), Verhältnis Breite:Dicke= (2,3)- 2,9 -(3,5) Blattspitze meist kurz zugespitzt bis spitz (Länge ca. 6mm), Spitze in 2-3 derben Trichomen auslaufend, Querschnitt meist plankonvex, Spitze gefranst gleichmäßig zur Basis geneigt (ca. 7 / mm), Rand bewimpert wie Indumentum der Blattfläche. **Ausläufer** 5-7, 3 cm, Ø 4 mm, kahl, Junge Rosetten Ø 2 cm, kurz pubeszent. **Infloreszenz:** 10-20 (-30) cm, 2-3 Gabeläste, pubeszent, 8-14 Blüten / Wickel. **Infloreszenzblätter** eilanzettlich, puberulent, gefranst, spitz.

**Blüte** Ø 2 cm, 12-14-zählig, 2mm gestielt. **Petalen** schmal lanzettlich, weißgelb, basal rot. **Sepalen**, pubeszent, linealisch, spitz, Länge:Breite 6/1 mm, basal verwachsen. **Androeceum** Filamente rot, bis etwa zur Hälfte pubeszent Antheren gelb. **Gynoeceum** pubeszent.

**Bemerkung.** Diese Sippen stehen denen Mittel-Nordanatoliens nahe. Aufgrund der isolierten Lage in Südost Zentralanatolien und aufgrund der morphologischen Unterschiede der Taxa wird vorgeschlagen, diese in Zukunft als Unterarten zu führen.

**Ökologie:** Auf vulkanischem Gestein, häufig an E, NE und Nord exponierten Standorten. Blüte ab Anfang August.

**Verbreitung:** Das *S. brevopilum* agg. hat zwei Verbreitungsgebiete. Zum einen findet man das Aggregat in Mittel-Nordanatolien vom östlichen Köroglu Dağları bis zum westlichen Giresun Dağları und ein zweites im südöstlichen Zentralanatolien v.a. in der „Erciyas-Karaca Dağı“ Vulkanbergzone.

**Untersuchtes Herbarmaterial:** **A4:** Prov. Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1471m, Kızılcahamam / Yıldırımören to Çubuk, N 40° 27` E 32° 49`, 6. July 2003 Neeff H008, Neeff H009, Neeff H010. - **A4:** Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 1900m, Isık Dağı, N 40° 39` E 32° 45` 9. July 2003 Neeff H020. - **A4:** Prov. Ankara, Central Anatolia, Kızılcahamam, Pinewood, *J. M. Davidsin* 287 (K –H2004/00581/91). - **A4:** Prov. Ankara, Central Anatolia, Kızılcahamam, Soğuksu Milli Park, Cehennem deresscriari, Kaya useri, 1150m, 18. July 1990. *Eynboğki* 1869 (GAZI). - **A5:** Prov. Amasya, Central Anatolia, Ak Dag 25 July 1891, *Manissadjan* 379 (M -0066198). – **B6** Prov. Kayseri, Central Anatolia, Sarız, Yalak, binboğa Dağı, Tekke kayası mevki, 1800-2200 m, 4 August 1991, *Duman & Aytaç* 4295 (HUB). – **B5** Prov. Niğde, Central Anatolia, Hasan Dağı, near Taşpınar Yayla, 2300-2900m, common on rocky volcanic slopes, 16. June 1952, *Davis, Dodds & Çetlik* D18951 (E – 00188277) (K – H2004/00581/120). – **C5:** Prov. Adana, South Anatolia, sist. Saimbeyli, Bozoglan Dağı above Obruk Yayla, 2000 m, Leaves green with somewhat purplish tip, 7. July 1952. *Davis, Dodds, Çetlik* D 19769 (E – 00188276) (K – H2004/00581/119 glabrous Forms with long cilia at margin !!). – **B6:** Prov. Maraş, South Anatolia, distr. Göksun: Binboğa Dağları above Yalakköy, 2200 m, on flat calcereous rocks. Flowers pale greenish yellow, Filaments violett. Leaves green with purplish tip. 17. July 1952. *Davis, Dodds & Çetlik* D

20304 (E) (K – H2004/o581/110). - **B5**: Kayseri, Central Anatolia, Cappadocia, 2000-2300 m, Erciyes Dağı, zwischen, June 1902, *Zederbauer* (WU – 04 / 115/8).- **B5**: Kayseri, Central Anatolia, Cappadocia Exsiccatae Flora orientalis, 1800-3000m, 6 August 1898, *Siehe & Hausknecht* 272 (K – H2004/00581/105). **A5**: Kastamonu, Paphlagonia, Tosya, Giaurdag, in subalpinis, Wilajet Kastambuli 29. July 1892, *P. Sintenis: Iter orientale* 4897 [Anmerkung: andere Exsiccate dieser Sammel Nr. sind *S. gillianii* andere zu *S. armenum* zu stellen!] (W – 1893-3724).

**Fundorte:** **A4**: Prov. Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1471m, Kızılcahamam / Yıldırımören to Çubuk, N 40° 27` E 32° 49`, 6. July 2003. - **A4**: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 1900m, Isık Dağı, N 40° 39` E 32° 45` 9. July 2003. - **A4**: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1533m, Kızılcahamam after Çubuk, N 40° 24` E 32° 55`. - **A4**: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1393m, Kızılcahamam after Çubuk near concrete dam, N 40° 20` E 32° 57`. - **B5**: Kayseri, Central Anatolia, Cappadocia, 1929m, road D815 to Develi, Küçük Gezbeli Geçidi, N 38° 12` E 35° 59`. - **B5**: Kayseri, Central Anatolia, Cappadocia, 1641m, road D815 to Develi, N 38° 11` E 35° 55`. - **B5**: Kayseri, Central Anatolia, Cappadocia, 2064m, Erciyes Dağı, Erciyes Dağı to Develi, N 38° 28` E 35° 31`. - **B5**: Kayseri, Central Anatolia, Cappadocia, 2146m, Erciyes Dağı, Erciyes Dağı to Develi, N 38° 30` E 35° 31`. **C5**: Adana, South Anatolia, Anti Taurus, 1968m, Aladağlar Mili Park, from cross D805 to Çamardı, near Çukurbağ, N 37° 45` E 35° 07`. - **B5**: Niğde, Central Anatolia, Lycaonia, 1888m, Niğde, Altunhisar to Çiftlik km 14,6, N 38° 05` E 34° 26`. - **B5**: Niğde, Central Anatolia, Lycaonia, 2000m, Niğde, Altunhisar to Çiftlik, Melendiz Dağı north exponated, N 38° 07` E 34° 27`. - **B5**: Niğde, Central Anatolia, Lycaonia, 2100-2300m, Aksaray, Hasan Dağı, N 38° 09` E 34° 09`.

***Sempervivum brevipetalum*** TAN & SORGER 1986 (Plant Systematics and Evolution 154(1-2): 120, 1986)

**Typus:** A9: prov. Kars, 17km W of Kağızman, rocky slopes south of main road, 1350m, 18 August 1984, Sorger & Kit Tan 84-62-14 (Hb. F. Sorger holo, E ! iso)

**Etymologie:** lat.: *brevis* = kurz; neulat. *petalum* = Kronblatt. Mit kurzen Kronblättern.

Nur vom Isotypus bekannt, im Feld nicht lokalisiert.

**Beschreibung:** **Rosette** ca. 20-30 Blätter, Ø 3 cm. **Rosettenblätter** verkehrt-eilanzettlich, pubeszent, zugespitzt, gewimpert. **Infloreszenz** Höhe 14 cm, 2 Gabeläste, ungleich pubeszent, 10 Blüten. **Infloreszenz-Blätter** eilanzettlich, pubeszent, gewimpert, zugespitzt. **Blüte** relativ klein Ø 1,8 cm, bis 3mm gestielt. **Petalen** eilanzettlich. **Sepalen** pubeszent, eiförmig, spitze, bis zu 1/4 verwachsen. **Androeceum** Filamente weiß, kahl, Antheren gelb. **Gynoeceum** pubeszent.

**Bemerkung:** Da die Art im Feld nicht lokalisiert wurde, wird der Artstatus hier aufrecht erhalten. Die Beschreibung bezieht sich auf den Isotypus, ergänzt durch die Angaben der Erstbeschreibung. Vermutlich ist diese Art in die Synonymie von *S. davisii* zu stellen, da nach Ansicht des Autors die morphologischen Unterschiede nicht ausreichen, sondern in die Variationsbreite dieser Art fallen. Sie wird von TAN und SORGER (1986) als ein *S. davisii* mit kleineren, enger zusammenstehenden Rosetten beschrieben, welches in einer Höhe von 1350m gefunden wurde. Es handelt sich offenbar um ein *Sempervivum* aus niederen Bereichen, welches aufgrund der Standortbedingungen modifikativ diese Erscheinung zeigt. Die kleineren Blüten und kürzeren und schmalere Petalen reichen nicht aus, um in der Gattung *Sempervivum* einen eigenen Artstatus einzuräumen, da dieses Merkmal variabel ist. Die Artbeschreibung von TAN & SORGER (1986) basiert jedoch auf der Grundlage des Artkonzeptes, welches der „Flora of Turkey“ zu Grunde liegt, wonach ein Artstatus gerechtfertigt ist.

**Untersuchtes Herbarmaterial:** Nur vom Isotypus bekannt

**Fundorte:** Nur vom Isotypus bekannt

***Sempervivum davisii*** MUIRHEAD 1969 (Notes Royal Botanic Garden Edinburgh 29: 22, 1969)

**Typus:** A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Çoruh gorge, between Artvin and Ardauç, igneous rocks, 700m, plant very hairy, 26 June 1957, *Davis & Hedge* D 30044 (holo E !, iso K !)

**Etymologie:** nach P. H. Davis, dem Herausgeber der „Flora of Turkey“ und dem Sammler des Typus-Materials benannt.

*Sempervivum davisii* agg.

Aufgrund der großen Amplitude in der vertikalen und horizontalen Verbreitung aber auch der morphologisch geringen Unterschiede von *S. davisii* wird diese Art in der vorliegenden Arbeit als Aggregat behandelt. Weitere zukünftig geplante Studien in Kultur konzentrieren sich auf die Phänologie und zusätzliche morphologische und zytologische Merkmale in Korrelation mit der Verbreitung. Diese sollen dazu beitragen diese Gruppe näher zu untersuchen um eventuelle Unterarten oder neue Arten in diesem Aggregat zu identifizieren.

**Beschreibung. Rosette** mehr oder weniger locker geschlossen, kugelig, ca. 30-45 Blätter, Durchmesser 2-5cm, hell bis dunkelgrün mit grüner bis rotbrauner Spitze. **Blattspreite** dicht glandular pubeszent (klebrig!), z.T. durch Indumentum gräulich erscheinend, verkehrt-eilänglich bis verkehrt-eiförmig, Verhältnis Länge:Breite= (1,55)- 1,81 -(2,25), Verhältnis Breite:Dicke= (2,33)- 2,96 -(4,0). **Blattspitze** meist kurz stumpf zugespitzt bis bespitz (Länge ca. 5-6mm), Spitze z.T. mit Stachelspitze. **Blattrand** gefranst, diese gleichmäßig zur Basis geneigt, Querschnitt meist plankonvex. **Ausläufer** wenige 1-3, 2-5 cm, Ø 3 mm, pubeszent, Junge Rosetten, Ø 2-2,5 cm, pubeszent. **Infloreszenz:** Höhe 16-20 (-30) cm, 2-3 Gabeläste, pubeszent, 20-33 Blüten. **Infloreszenz-Blätter** breit elliptisch bis eilanzettlich, pubeszent, gewimpert, spitz. **Blüte**, Ø 2-2,5 cm, 12-15-zählig, bis 3 mm gestielt. **Petalen** lanzettlich. **Sepalen**, pubeszent, länglich bis breit eilanzettlich, spitz, die Spitze deutlich rot gefärbt Länge:Breite 5:1,5 mm, 2mm. **Androeceum** Filamente weiß, basal behaart, Antheren gelb. **Gynoeceum** pubeszent.

**Bemerkung:** *Sempervivum davisii* ist meist kurz pubeszent, selten finden sich auch lang pubeszente Formen. Sie wurde im Osten der Türkei als Herbar aber auch als Lebendmaterial gesammelt, kultiviert herbarisiert und von MUIRHEAD (1969) beschrieben. Es existieren ebenfalls Fotos in der Diasammlung der Bibliothek in Edinburgh. So konnte die Art eindeutig identifiziert werden.



**Ökologie:** Auf Lavafeldern, offenem Gestein und oft auch unmittelbar im Grasland. Häufig in der Nähe von Flussläufen, die ein humides Mikroklima gewährleisten.

**Verbreitung:** Die Art scheint gerade in Inner-Ostanatolien weit verbreitet zu sein. Sie findet sich in Höhen zwischen (700-) 1500 bis vermutlich weit über 2500m. Wie weit das Verbreitungsgebiet nach Süden und Westen reicht bedarf weiterer Feldstudien, aufgrund der Hohen Lagen dieser Bereiche sind jedoch weitere Funde zu erwarten.

**Untersuchtes Herbarmaterial:** **A8:** Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 1720m, road Erzurum to Tortum 2,7 km before reaching Tortum, N 40° 16` E 41° 33`, 23. July 2003 *Neeff* H071, *Neeff* H081. - **A8:** Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 545m, road Borçka over Bridge 5,6km, N 41° 15` E 41° 45`, 26. July 2003 *Neeff* H085, *Neeff* H096, *Neeff* H097. - **A9:** Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 2028m, road Ardahan to Kars cross 965, 3,8 km after Çamlıçatak, N 41° 05` E 42° 49`, 28. July 2003 *Neeff* H099. - **A9:** Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 1908m, road Çamlıçatak to Kars km 9,3, km 1,2 before Döseli, N 41° 02` E 42° 51`, 03-28. July 2003 *Neeff* H100, *Neeff* H101, *Neeff* H102, *Neeff* H103. - **A9:** Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 1708m, road Çamlıçatak to Kars km 57,6, near İncesu near a stream, N 40° 43` E 43° 10`, 28. July 2003 *Neeff* H104. - **B9:** Prov. Ağrı, East Anatolia, South Armenia, 2076m, road Ağrı to Asagikent, between Cumaçay and Aşağıkent km 8, N 39° 57` E 43° 15`, 30. July 2003 *Neeff* H105. - **B9:** Prov. Ağrı, East Anatolia, South Armenia, 1927m, road Diyadin to Ilica km 2,6, N 39° 30` E 43° 40`, 30. July 2003 *Neeff* H107, *Neeff* H108, *Neeff* H109. - **B7:** Erzincan, East Anatolia, Upper Euphrates, 2691m, Erzincan to Sivas, Sakaltutan Geçidi gravel road to Radio Station on Kara Dağ km 6,8, N 39° 54` E 39° 07`, 5. August 2003 *Neeff* H110. - **B8:** Erzurum. East Anatolia, Tuzla'dan Tortumá Barküyü deresi, 9 August 1981, *Demirkus* 1227 (HUB -11063). - **C10:** Kurdistan, Kanyga N36°30´- 38°30´ E 44°30´- 45° 16´ Turco-Persian Frontier Delimitat, 12.May 1915, *Major Cowie, R.E. Comm. R.S. Hole* 116, 118 and 121 (K -H2004/00581/28). - **B8:** Prov. Erzurum, East Anatolia, Gavur Dag above and west of Kizilkicise (Guzelyayla) 35km N of Erzurum, 23. August 1967. *Mitchell, Cheese and Watson* 3713 (K -H2004/00581/81). - **A9:** Prov. Erzurum: Karaorgan to Horasan. 2000m Igneous rocks. Flowers pale yellow. 7 July 1957 Davis & Hedge D 30694 (K -H2004/00581/82) (E -00188255) (E -00188257). - **B10:** Prov. Kars, East

Anatolia, Yalnızçam Dağları above Yalnızçam, 2100m, Igneous rocks, 19. August. 1957 *Davis & Hedge* D 32553 (K – H2004/00581/118) (E -00188296). - **B8**: Prov. Muş. East Anatolia, ad radices Bingöl montis ad Gumgum in districtu Wardo lectae, 9800ft, 23 August 1859, Iter cilicico-kurdicum *Theodor Kotschy* 385 (K – H2004/00581/26), (B – 10 0158457), (W – 1889- 64196). - **B10**: Provinz Kars, East Anatolia, district Aralık, Küçük Ağrı Dağı near Serdar Bulak, 2300m. Grassy slope at edge of Betula forest. Flowers pale yellow. Leaves always hairy. 20 July 1966 *Davis* 46887 (E -00188258). - **A9**: Kars, East Anatolia, Arpaçay K-Kale Köyü – Kımlıyık Merki 2000m, 23. July 1984, *H. Ouakverdi* 2237 (GAZI). – **A9**: Prov. Kars, East Anatolia, Susuz, steinige Bergsteppe 3 km nordwestlich des Ortes an der Straße nach Ardahan, 2050 m, 31 July 1981, *Raus* 4648 (B – 10 0158456). – **B10** Prov. Van, East Anatolia, Tendürek Dağı, Spalten und Felsenbänder in rötlichen Kalkfelsen am Rande alter Lavafelder am Ostfuß des Vulkans, an der Straße Muradiye-Doğoubayazit, 2700 m, 17. July 1981, *Raus* 4137 (B – 10 0158455).

**Fundorte:** **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1700m, road İspir to Yusufeli, after cross Çamlıkaya cross northwards, road to Kaçkar Dağı righthand way, in long valley, N 40° 42` E 41° 42`. - **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1700m, road İspir to Yusufeli, after cross Çamlıkaya cross northwards, road to Kaçkar Dağı righthand way, in long valley, N 40° 42` E 41° 42`. - **A8**: Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 1940m, road Erzurum to Tortum before reaching Tortum, N 40° 14` E 41° 30`. - **A8**: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 1837m, road Erzurum to Tortum before Tortum, N 40° 15` E 41° 31`. - **A8**: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 1720m, road Erzurum to Tortum before Tortum, N 40° 16` E 41° 33`. - **A8**: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2320m, road Tortum to Aksukapı to Azot Geçidi to Oltu; on pass westwards, N 40° 27` E 41° 37`. - **A8**: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2267m, road Tortum to Aksukapı to Azot Geçidi to Oltu, after Kirecli Geçidi, N 40° 20` E 41° 41`. - **A8**: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 1208m, road Zeytinlik on gravel road, N 41° 08` E 41° 52`. - **A8**: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 880m, road Zeytinlik to Artvin, N 41° 08` E 41° 53`. - **A8**: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 545m, road Borçka over Bridge, N 41° 15` E 41° 45`. - **A9**: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 2028m, road Ardahan to Kars cross 965, after Çamlıçatak, N 41° 05` E 42° 49`. - **A9**: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 1908m, road Çamlıçatak to Kars before Döseli, N 41° 02` E 42° 51`. - **A9**: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 2179m, road Çamlıçatak to Kars, N 40° 54` E 42° 58`. - **A9**: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 1925m, road Çamlıçatak to Kars, N 40° 47` E 43° 05`. - **A9**: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan,

1708m, road Çamlıçatak to Kars, near İncesu near a stream, N 40° 43` E 43° 10`. - **A9**: Prov. Kars, East Anatolia, North Armenia, 1994m, road Horasan to Karaurgan, N 40° 12` E 42° 13`. - **A9**: Prov. Kars, East Anatolia, North Armenia, 1839m, road Horasan to/after Karaurgan, N 40° 14` E 42° 16`. - **B9**: Prov. Ağrı, East Anatolia, South Armenia, 2005m, road Horasan to Ağrı, N 39° 47`, E 42° 29`. - **B9**: Prov. Ağrı, East Anatolia, South Armenia, 2076m, road Ağrı to Asagikent, between Cumaçay and Aşağıkent, N 39° 57` E 43° 15`. - **B9**: Prov. Ağrı, East Anatolia, South Armenia, 1927m, road Diyadin to İlica, N 39° 30` E 43° 40`. - **B9**: Prov. Ağrı, East Anatolia, South Armenia, 2121m, road 100 to Yukariesen to Balık Gölü, N 39° 41` E 43° 29`. - **B9**: Erzurum, East Anatolia, South Armenia, 2078m, road Hınıs to Altınpınar, N 39° 24` E 41° 30`. - **B9**: Erzurum, East Anatolia, South Armenia, 1950m, road Yağan to Karayazı, N 39°49` E 42° 00`. - **B9**: Erzurum, East Anatolia, South Armenia, 2184m, road Yağan to Karayazı, N 39° 47` E 42° 04`. - **B7**: Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2956m, Palandöken Dağı, N 39° 50` E 41° 17`. - **B7**: Erzincan, East Anatolia, Upper Euphrates, 2691m & 2787m, Erzincan to Sivas, Sakaltutan Geçidi gravel road to Radio Station on Kara Dağ, N 39° 54` E 39° 07`.

***Sempervivum x feigeanum*** NEEFF 2005 (Kakteen und andere Sukkulenten 56(3): 72, 2005)

(= *Sempervivum davisii* MUIRHEAD x *Sempervivum staintonii* MUIRHEAD)

**Typus:** **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 927m, Yusufeli to Sarigöl, N 40° 58` E 41° 28`, 24 July 2003, Neeff H073 (E ! holo)

**Etymologie:** Nach meinem Lehrer und Mentor Prof. Dr. Guido Benno Feige benannt, einem Kenner der sukkulenten Pflanzen, speziell der Makaronesischen Sempervivoideae. Lichenologe.

**Beschreibung:** **Rosetten** kompakt, mehr oder weniger geschlossen oder leicht ausgebreitet, flach, ca. 30-45 Blätter, Durchmesser 2,5-3,5 cm. **Blattspreite** fast kahl bis dicht glandulär puberulent, dadurch graugrün erscheinend, breit (-zuweilen schmal-) elliptisch bis verkehrt-eiförmig, Verhältnis Länge:Breite= (1,44)- 1,83 -(2,33), Verhältnis Breite:Dicke=(2,0)- 2,79 -(4,5), Blattspitze meist stumpf (Länge 5 mm) zuweilen kurz zugespitzt (dann Länge 6-7 mm), im Querschnitt plankonvex, kurz zum Teil nur spärlich gefranst (ca. 10 / 5 mm), **Infloreszenz**, ungleichmäßig kurz pubeszent, meist 3 Gabeläste, 7-10

Blüten pro Wickel. **Infloreszenz-Blätter** 20 x 7 mm, länglich bis ei-länglich, puberulent, gefranst, Bl. apex spitz rot überlaufen **Blüten** bis zu zwei Drittel der Petalenlänge weiß, nur im oberen Drittel zur Spitze hin gelb, Ø 15 mm, meist 10zählig, gestielt, **Petalen** länglich lanzettlich, 6 x 2 mm, spitz, **Sepalen**, pubeszent, lanzettlich, spitz, 3 x 1,5 mm, an Basis bis zu 1/3 verwachsen, Sepalen Rand drüsig bewimpert **Androeceum** kahl, weiß, Antheren gelb, **Gynoeceum** pubeszent



**Abbildung 43:** *Sempervivum x feigeanum* im Kaçkar Dağları an der Strasse von Yusufeli nach Sarigöl in etwa 900m Höhe.

**Verbreitung:** In niederen Lagen bis ca. 1200 m des Gebirges Kaçkar Dağları in Nordostanatoliens weit verbreitet.

**Bemerkung.** Durch die dicht puberulenten Blätter erscheint die Rosette graugrün. Die hierher gehörenden Pflanzen sind an den kompakten, sehr sukkulenten Rosetten gut erkennbar. Die Sippe stellt einen Bastard zwischen *Sempervivum davisii* MUIRHEAD und *Sempervivum staintonii* MUIRHEAD dar. Dies wird daran deutlich, dass neben zahlreichen intermediären Pflanzen zwischen

den Eltern alle morphologischen Übergänge zu den Eltern zu finden sind. Ein eigener Artstatus wäre demnach nicht sinnvoll. Manche Rosetten erinnern stark an die von *S. davisii*, sind aber wesentlich sukkulenter, ähnlich denen von *S. staintonii*. Die Blätter sind puberulent, da das Indumentum kürzer ist als das von *S. davisii*, und auch in der Ausbildung der Rosetten entsprechen die Pflanzen *S. davisii*. Infloreszenz und Blüten sind wie die von *S. staintonii* ausgebildet aber nicht kahl, sondern puberulent. Einige Rosetten sind eher kahl wie *S. staintonii*, entsprechen aber in der Rosettenmorphologie *S. davisii*.

**Untersuchte Herbarbelege:** **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 927m, Yusufeli to Sarigöl, N 40° 58` E 41° 28`, 24 July 2003, *Neeff* H073 (E ! holo). - **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Yusufeli, between Sarigöl to Barhal (Hevek Dere), 1100m, Granite rocks, Flowers palest yellow, small, 1. August 1966. *Davis* 47664 (E -00188278). - **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Yusufeli to Sarigöl, Altıparmak, 925m, Granit dar vadi, 30 July 1991, *Ekim, Koylincu, Güner, Keraca* A69912 (GAZI), (HUB -11062).

**Fundorte:** **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 927m, Yusufeli to Sarigöl, N 40° 58` E 41° 28`, 24 July 2003. - **A8:** Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 1134m, road Zeytinlik on gravel road km 10,5, N 41° 07` E 41° 48`

***Sempervivum furseorum*** MUIRHEAD 1969 (Notes Royal Botanic Garden Edinburgh 29: 25, 1969)

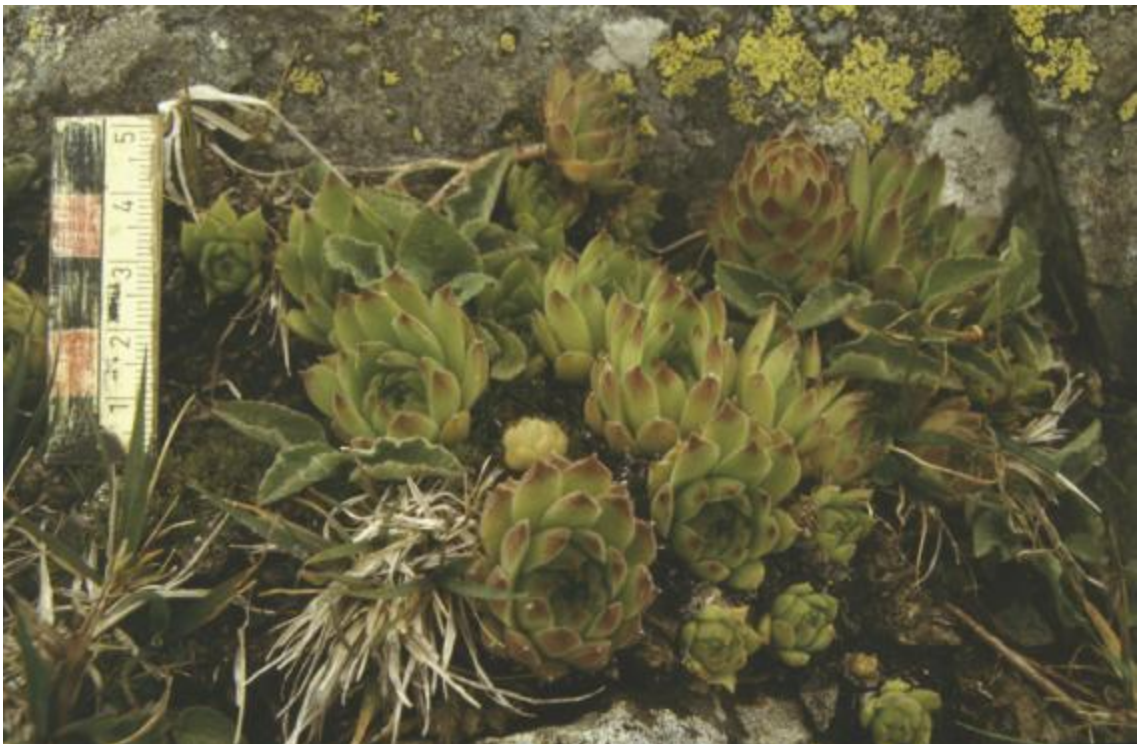
**Typus:** A8 Prov. Trabzon, south of Rize, on rocky slopes in eastern Pontus, 1800-2500m, 4 July 1960, *Furse & Synge* 809B (holo E !)

**Etymologie:** benannt nach Furse, der das Typusmaterial dieser Art in der Nordost-Türkei sammelte.

**Beschreibung: Rosette** (ca. 42 Blätter), offen bis mehr oder weniger geschlossen, dunkelgrün, Ø cm **Rosettenblätter**, deutlich pubeszent, spitz bis zugespitzt teils rot überlaufen 3-5mm lang, Bl. Rand meist bewimpert ca. 7 pro mm, im Querschnitt plankonvex oder seltener bikonvex, schmal bis breit elliptisch bis verkehrt lanzettlich, Verhältnis Länge:Breite= (1,8-) 2,06 (-2,84),



Verhältnis Breite:Dicke= (2,0-) 2,76 (-3,33), **Ausläufer** 3-5, 3 cm lang, Ø 2 mm, pubeszent, Junge Rosetten Ø 1,5 cm, pubeszent **Infloreszenz:** Höhe 9-13 cm, 2-3 Gabeläste, pubeszent, 5-20 Blüten. **Infloreszenz-Blätter** elliptisch bis eilanzettlich, pubeszent, lang (1mm) gewimpert, spitz. **Blüte** Ø 2,5 cm, 12-14-zählig, deutlich (1,5-3 mm) gestielt. **Petalen** eilanzettlich, **Sepalen**, lanzettlich bis eilanzettlich, pubeszent, spitz, Länge:Breite 4:1,5mmmm, basal verwachsen, **Androeceum** Filamente weiß, höchstens an der Basis einige wenige Trichome, Antheren gelb, **Gynoeceum** spärlich pubeszent



**Abbildung 44:** *Sempervivum furseorum* im westlichen Haldizen Dağları, an der Strasse vom Soğanlı Geçidi nach Uzungöl in etwa 2480m Höhe.

**Bemerkung:** Die Formen der niederen Bereiche bei ca. 420 m bei Ataköy sind z.T dichter pubeszent, ferner wies der Fundort reichlich Wasser auf, so dass die Infloreszenzen wesentlich größer und auch die Blüten wesentlich länger gestielt waren.

**Ökologie:** An Steinen und Felsen und im Grasland v.a in subalpinen Lagen oberhalb 2000m. Teilweise aber auch Sippen in niederen Bereichen zu finden, wo die Art an ein humides Mikroklima gebunden ist.



**Verbreitung:** Nur aus dem westlichen Haldizen Dağları zwischen Bayburt und Ataköy bekannt.

**Untersuchtes Herbarmaterial:** **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 424m, Ataköy, road pass to Çaykara from Uzungöl km 15, N 40° 42` E 40° 13`, 19. July 2003 *Neeff* H051, *Neeff* H052, *Neeff* H053 und *Neeff* H054. - **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2304m, West Haldizen Dağları, Soğanlı Geçidi to Uzungöl km 7,3, N 40° 32` E 40° 16`, 19. July 2003 *Neeff* H055. - **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 1717m, road Bayburt to Of km 24 near Kılıçkaya, N 40° 28` E 40° 15`, 19. July 2003 *Neeff* H056, *Neeff* H057 und *Neeff* H058. - **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 1881m, road Bayburt to Of km 26 near Kılıçkaya, N 40° 29` E 40° 15`, 19. July 2003 *Neeff* H059. - **A7:** Gümüşhane, North Anatolia, Limestone rocks and scree slopes, among coarse turf, Flowers cream yellow 5500ft, 18. July 1934, *E.K. Balls* B 1727 (*with armenum*) (K -H2004/00581/83). - **A7:** Prov. Gümüşhane, North Anatolia, S. side of Soganlı dağ above Bayburt. 1700m. Rocky igneous slopes. Flowers pale yellow. 4. August 1957, *Davis & Hedge* D 32126 (K -H2004/00581/111). - **A7:** Gümüşhane, North Anatolia, Soğli Dağları N of Bayburt, crevices in igneous cliffs: pubescent, stoloniferous yellowish-green-white ca. 1700m, 19. July 1986, *J.C. Archibald* 7890 (E -00188300). - **A8** Gümüşhane, North Anatolia, Gümüşdamla köyü üstü, 1850-2000m, 25 July 1991, dağ çayırları, Granit ana kaya. *Ekim, Koyuncu, Güner, Karaca* AG 9667 (GAZI), (HUB). - **A8:** Rize, North Anatolia, İkizdere, Gölyayla-Cihantepe arası, 2800m, Alpinik çayırlık, yapraklar tüylü, 25 July 1985, *A. Güner & M Vural* AG 6626 (HUB -11068).

**Fundorte:** **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 1717m, road Bayburt to Of km 24 near Kılıçkaya, N 40° 28` E 40° 15`, 19. July 2003. - **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 1881m, road Bayburt to Of km 26 near Kılıçkaya, N 40° 29` E 40° 15`, 19. July 2003. - **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2070m, road Bayburt to Of km 31, about 1km before pass road westwards through village, N 40° 29` E 40° 14`, 19. July 2003. - **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2294m, road Bayburt to Of km 31, about 1km before pass road westwards through village, N 40° 30` E 40° 14`, 19. July 2003. - **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2375m, West Haldizen Dağları, Soğanlı Geçidi to Uzungöl km 3,8, N 40° 31` E 40° 16`, 19. July 2003. - **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2304m, West Haldizen Dağları, Soğanlı Geçidi to Uzungöl km 7,3, N 40° 32` E 40° 16`, 19. July 2003. - **A8:** Prov. Rize,

North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2488m, road before Uzungöl, N 40° 33` E 40° 17`, 19. July 2003. - **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 424m, Ataköy, road pass to Çaykara from Uzungöl km 15, N 40° 42` E 40° 13`, 19. July 2003.

***Sempervivum gillianii*** MUIRHEAD 1969 (Notes Royal Botanic Garden Edinburgh 29: 26, 1969)

**Typus**: A4: Prov. Zonguldak, Kel Tepe above Karabük, 1800m, rocky limestone slopes, 3 August 1962 *Davis & Coode* D. 38805A (holo E !)

**Etymologie**: nach Gillian Meadows benannt, die die Zeichnungen für die Erstbeschreibungen vieler türkischer Arten für den Artikel von Muirhead (1969) angefertigt hat.

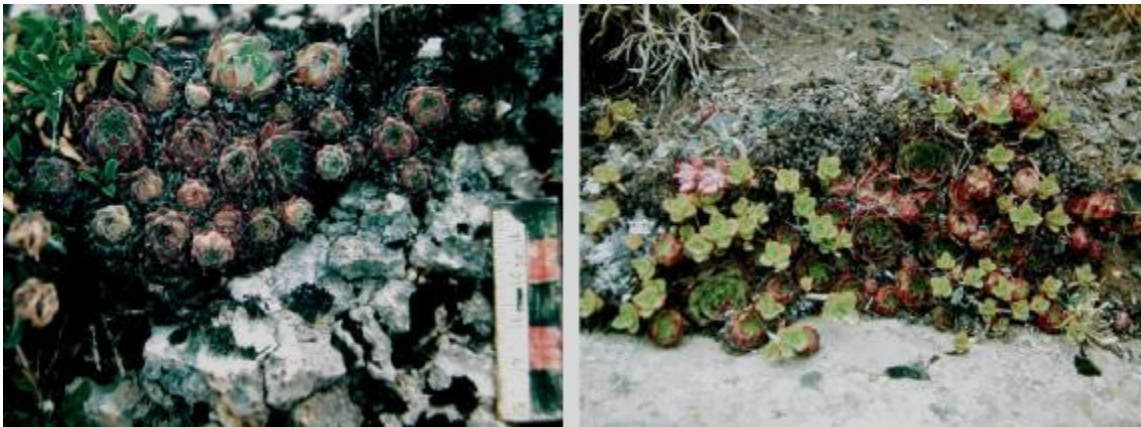
**Beschreibung**: **Rosette** (ca. 55-65 Blätter), Ø 3-4 cm **Rosettenblätter**, meist elliptisch zuweilen etwas verkehrt eilanzettlich, kurz aber deutlich pubeszent, zugespitzt 6 mm, Spitze deutlich rot gefärbt bis 1/3 der Spreite, gefranst, plankonvex bis leicht bikonvex, Verhältnis Länge:Breite= (2,57-) 3,04 (-4,2), Verhältnis Breite:Dicke= (2,0-) 2,18 (-2,5), **Ausläufer** ausdauernd, Anzahl 2-6, Länge 2,5-4 (5) cm, Ø 4 mm, pubeszent, Junge Rosetten, Ø 1 cm, pubeszent **Infloreszenz**: Höhe 15-22 (29) cm, Anzahl Gabeläste meist 3, pubeszent, 20-30 Blüten. **Infloreszenz-Blätter** länglich bis eilanzettlich, pubeszent, gefranst (bis 1mm), spitz. **Blüte**, Ø 2,2 cm, 13-15 zählig, 2 mm gestielt. **Petalen** eilanzettlich Rückseits deutlich pubeszent, **Sepalen**, pubeszent, länglich bis eilänglich, spitz, Länge:Breite 4:1mm, basal, **Androeceum** Filamente rot, basal pubeszent, Antheren gelb, Form, **Gynoeceum** dicht pubeszent.

**Bemerkung**: *S. gillianii* ist eine ausgesprochen kurz pubeszente Form, jedoch nie puberulent. Hybriden mit *S. brevopilum* und *S. armenum* sind wahrscheinlich. Sie lässt sich von *S. brevopilum* gut über die Färbung der Rosetten abgrenzen. Aufgrund der rot gefärbten Blattspitzen und die kurze Pubeszenz zeigen die Rosetten stets eine bläuliche Färbung. Sie unterscheidet sich dadurch deutlich von den anderen Sippen im selben Verbreitungsgebiet. Es ist aber darauf hinzuweisen, dass durch das Nebeneinander Vorkommen

und die gleiche Blütezeit der Arten mit Introgressionen zu rechnen ist, was eine Determinierung nur aufgrund von Herbarmaterial äußerst schwierig macht. *S. gillianii* weist aber auch in den Infloreszenzen eine deutliche Pubeszenz auf, hingegen ist *S. brevopilum* in größten Teilen puberulent.

**Ökologie:** Auf alpinen Matten, bevorzugt an südexponierten Standorten.

**Verbreitung:** Kommt sympatrisch mit *S. armenum* und *S. brevopilum* in Mittel-Nordanatolien v.a. im nördlichen Verbreitungsgebiet dieser Groß-Region in subalpinen bis alpinen Lagen vor.



**Abbildung 45:** Links *Sempervivum gillianii* in der Typusregion bei Karabük, von Karaagac zum Kel Tepe in 1700m Höhe und rechts *S. armenum* mit *Phedimus spurius* im Kalkanlı Dağları an der Strasse von Yağmurdere nach Gümüşhane in 1956m Höhe.

**Untersuchtes Herbarmaterial:** **A4:** Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1471m, Kızılcahamam / Yıldırımören to Çubuk, N 40° 27` E 32° 49`, 6. July 2003, Neeff H004, Neeff H005, Neeff H006. - **A4:** Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 2000m, Mountain Top Isık Dağı, N 40° 39` E 32° 45` 9. July 2003, Neeff H011. - **A4:** Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 2000m, Mountain Top Isık Dağı, N 40° 39` E 32° 45`-9. July 2003, Neeff H 012. - **A4:** Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 1900m, Isık Dağı, N 40° 39` E 32° 45` 9. July 2003, Neeff H015. - **A4:** Prov. Zonguldak, North Anatolia, Bythinia, 1700m, Karaagac to Kel Tepe, N 41° 04` E 32° 28` 8. July 2003, Neeff H017. - **A4:** Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 2060m, Ilgaz Dağı, Radio Station, N 41° 03` E 33° 42`, 10. July 2003, Neeff H019, Neeff H022. - **A5:** Prov. Kastamonu, North Anatolia, Paphlagonia, Tosya: Giaurdag, in subalpinis, Wilajet Kastambuli 29. July 1892, P. Sintenis: Iter orientale No 4897 (K – H2004/00581/84), (B – 10 0158449). **A5:** Prov. Amasya, North Anatolia, Ak Dag

Manisadjan: Plantae Orientalis, *Manisadjan* 934 (K –H2004/00581/117) (B – 10 0158458) (W – 1937-1371). - **A4** Kastamonu: North Anatolia, Ilgaz Dagi genit. 1850-2000m 10. September 1990, *Aytal, Otan ve Ark.* 3471 (GAZI). - **A4** Çankırı, North Anatolia, Eldivan, Eldivan Dağı, Radar çevresinden doruğ, *P. nigra* ormanı, 1400-1600m, 21 August 1985, *Ş. Yıldırımli* 8857 (HUB -11070). - **A4** Ankara, North Anatolia, Çubuk, Karagöl, Kızıleyik tepesi, 1550m, 4 July 1974, *S.Erik* 732 (HUB -11060). - **A5**: Prov. Amasya, North Anatolia, Gipfel des Ak Dag bei Amasya, 1892 Manissadjian Nr. 934: Plantae orientales, *Friedr. Förster* 197. (M -0066197).

**Fundorte:** **A4**: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1471m, Kızılcahamam / Yıldırımören to Çubuk, N 40° 27` E 32° 49`. - **A4**: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 2000m, Mountain Top Isık Dağı, N 40° 39` E 32° 45`. - **A4**: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 1900m, Isık Dağı, N 40° 39` E 32° 45`. - **A4**: Prov. Zonguldak, North Anatolia, Bythinia, 1700m, Karaagac to Kel Tepe, N 41° 04` E 32° 28`. - **A4**: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 2060m, Ilgaz Dağı, Radio Station, N 41° 03` E 33° 42`.

***Sempervivum herfriedianum*** Neeff 2005 (Kakteen und andere Sukkulenten 56(3):71, 2005)

**Typus:** Türkei: **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 2086m, Yusufeli to Sarıgöl, N 40° 51`, E 41° 14`, 24.July 2003 *Neeff* H 075 (E ! holo, K !, HUB ! iso)

**Etymologie:** Die Art wurde zu Ehren von Herfried Kutzelnigg benannt, meinem Mentor; Florist und Botaniker.

**Beschreibung:** **Rosetten** flach, kompakt, Durchmesser 1,5 bis 2,5cm, ca. 55-70 Blätter. **Rosettenblätter** gleichmäßig dicht puberulent und auffällig blaugrün mit reichlich Epikutikularwachsen, schmal elliptisch bis lanzettlich zuweilen eilanzettlich (Verhältnis Länge:Breite= (1,6)- 2,19 -(2,75), Verhältnis Breite:Dicke= (1,75)- 2,41 -(3,33), meist zugespitzt (Länge 3-4mm), Blattrand deutlich weiß gefranst (ca. 5 pro 1 mm) v.a. im Bereich der Spitze, unterhalb der Spitze zuweilen gewimpert wie das Indumentum der Blattspreite nur etwa doppelt so lang, Blatt Querschnitt bikonvex. **Stolonen** 1cm, Ø 2mm, junge Rosetten pubeszent, Ø 10mm. **Infloreszenz** 7-10cm, 2-3 Gabeläste, puberulent, 9-20 Blüten pro Wickel. **Infloreszenz-Blätter** elliptisch 13mm lang

5mm breit, spitz, dicht puberulent, gefranst. **Blüten** weißgelb, Ø 12mm, 11-13zählig, sessil. **Petalen** eilanzettlich, 8 x 1mm. **Sepalen**, dicht puberulent bis zuweilen pubeszent, eilanzettlich, spitz, 3 x 1,2mm, basal verwachsen. **Androeceum** fast kahl, Filamente weiß, Antheren gelb, eiförmig. **Gynoeceum** pubeszent.

**Verbreitung:** Diese Art ist im östlichen Teil der Gebirgsgruppe Kaçkar Dağları weit verbreitet.

**Bemerkung:** Diese Art scheint hybridogenen Ursprungs zu sein. Sie zeigt sowohl Affinitäten zu *Sempervivum minus* TURRILL als auch zu *S. artvinense* MUIRHEAD. Sie steht intermediär zwischen diesen beiden Sippen. Da sie morphologisch recht einförmig ist und die Sippe zu anderer Zeit blüht als die mutmaßlichen Elternarten, ist die Sippe präzygotisch getrennt und wurde deshalb nicht als Hybride beschrieben. Ferner findet sich das Taxon auch an Standorten, an denen beide Eltern fehlen. Folglich hat sich diese Sippe bereits isoliert und als gute Art etabliert.



**Abbildung 46:** *Sempervivum herfriedianum* vom Kaçkar Dağları, an der Strasse von Yusufeli nach Sarigöl in 1770m Höhe.

**Untersuchtes Herbarmaterial: A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 2086m, Yusufeli to Sarigöl km 53,5, N 40° 51`, E 41° 14`, 03-24. July 2003 Neeff H072, Neeff H075.

**Fundorte: A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 975m, Yusufeli to Sarigöl km 25, N 40° 58` E 41° 26`. - **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1769m, Yusufeli to Sarigöl km 47,5, N 40° 52` E 41° 18`. - **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 2086m, Yusufeli to Sarigöl km 53,5, N 40° 51`, E 41° 14`. - **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1904m, Yusufeli to Sarigöl (Yaylalar) km 50,2, N 40° 52` E 41° 16`.

***Sempervivum iranicum*** BORNMÜLLER & GAUBA 1940 (Feddes Repertorium speciarum novarum regni vegetabilis 49: 257, 1940)

**Typus:** Persia borealis: Elburs: in jugi, Nördliche Abhänge des Kandavan. Felssteppe bei 2500m, Plantae Gaubaeanae Iranicae, Bornmüller No. 1513 (holo B ! – 10 0158454)

**Etymologie:** *iranicus*: aus dem Iran stammend.

**Beschreibung:** **Rosette** mehr oder weniger offen (ca. 55-65 Blätter), Ø4-5 cm. **Rosettenblätter**, dicht kurz pubeszent, breit spitz bis leicht zugespitzt und leicht zurückgekrümmt, Bl. Rand gewimpert. **Ausläufer** 4-zahlreich, Länge bis 3 cm, Ø2 mm, kurz pubeszent, wie jenes der Blattflächen, Junge Rosetten Ø2 cm, pubeszent. **Infloreszenz:** Höhe 14-24 cm, 2-3 Gabeläste, dicht pubeszent, 13-25 Blüten. **Infloreszenz-Blätter** breit eilanzettlich bis breit elliptisch 3,5 x 1,3 cm (2,0 x 0,8 cm) Herbarbelege aus der Natur, pubeszent, ungleichmäßig dicht gewimpert 0,5-0,7mm, spitz bis leicht zugespitzt, im oberen Drittel purpurn. **Blüte**, Ø 2,6 cm, 12-15-zählig, deutlich gestielt. **Petalen** breit linealisch, rot oder rose überlaufen. **Sepalen**, pubeszent, länglich 0,5 x 1,5 mm, spitz, basal verwachsen. **Androeceum** Filamente Farbe basal pubeszent, Antheren gelb Form. **Gynoeceum** dicht pubeszent.

**Bemerkung:** Unterscheidet sich deutlich von *S. atropatanum* aus dem Iran. *Sempervivum iranicum* weist wesentlich größere Infloreszenzen mit größeren und einer höheren Anzahl an Blüten auf, die breiten Infloreszenz



Blätter, welche am Naturstandort wesentlich kleiner scheinen als auf dem Holotypus). Ferner sind die im Vergleich größeren und nur basal verwachsenen Sepalen und die rötlichen Blüten unterscheidet die Art deutlich von der zuvor genannten. Einige wenige Herbarbelege weisen auch Pflanzen mit kahlen Blättern auf, dies lässt den Schluss zu, dass offensichtlich auch kahle Sippen im Bereich des Elburs Gebirges im Iran vorkommen. Bemerkenswert ist bei *S. iranicum* die Ausbildung der Petalen, welche rot und weißlich berandet sind. Die nächsten Rotblühenden Sippen der Gattung finden sich erst wieder im Kaukasus. Hier wäre zu prüfen, ob *S. iranicum* ein Relikt einer einst größeren Verbreitung rot blühender Sippen darstellt, welche durch den intensiven Vulkanismus im Raum Inner-Ostanatolien und dem Hochland von Armenien ausgelöscht wurden.

**Ökologie:** Alpine bis subalpine Sippe.

**Verbreitung:** Die Kenntnis über die Verbreitung der Art ist sehr lückenhaft. Vermutlich kommt sie in weiten Teilen des Hochlands von Iran oberhalb von 2000m vor. Sicher sind die Vorkommen im Gebiet des Elburs, Ferner wurden vom Autor in Südarmenien (Berg Karabach Region) Pflanzen gefunden, welche insbesondere in der Ausbildung der Infloreszenzen große Affinitäten zu *S. iranicum* zeigen, aber weißlich gelbe Petalen ausbilden.

**Untersuchte Herbarbelege:** **Iran:** Persia borealis: Elburs: injugi Kandavan (Nördliche Abhänge). Felssteppe bei 2500m, *Plantae Gaubaeanae Iranicae, Bornmüller* (B – 10 0158454). - **Iran:** Persia borealis: Elburs, Pale Zangulae, 2400m, cultivated Plant, *Bornmüller & Gauba* No. 1750. – **Iran:** Elburs Zentral, au dessus de la bergerie de Djirtchâl (village de Ki-Kuh), Substrat basique, Pelouses subalpines de dégradation forestière (*Alchemilletum Plicatissima*)e 4. August 1972, *Klein & Lacoste* 3670. – **Iran:** Prov. Azerbaijan: Ahar, Kuh Kahbar, 4. August. 1968 *Terme* 13123F (W – 9507) – **Iran:** Prov. Azerbaijan, Ahar, Kuh Hassano, 8.August.1968, *Terme* 13124 E (W – 1969 / 9459). – **Iran:** Prov. Mazenderan, Montes Elburs occid., Kelardasht, Kelarestag, *Gaubas* 379 (W – 1958 / 2987). – **Iran:** Prov. Mazandaran, NW Khorasan, Golestan National Park, N Semnan, South side of Divar Kaji Mountain, summit, open *Quercus macranthera* forest and subalpine steppe, N 37°24' E 56° 2', 2200-2300m, 12. July 1995, *H. Akhani* 11790 (W – 1999 / 07219). - **Iran:** Prov. Mazandaran, NW

Khorasan, Golestan National Park, N Semnan, Center 11km ENE of Tanggol, northern side of Divar Kaji mountain, transition zone between *Quercus macranthera* and *Juniperus excelsa* forest (just near of the top of mountain, on rock crevices), E 37°24' N56° 3', 2100-2200m, 19.6.1995 H. Akhani 11353 (W – 1999 / 07218), H. Akhani 11332 (W – 1999 / 06053). – **Iran:** Prov. Mazandaran, NW Khorasan, Golestan National Park, N Semnan, Center 7km ENE of Tanggol, Gerieh-Sar, 1950-2080 m, transition zone between *Juniperus excelsa*, *Carpinus orientalis*, *Quercus macranthera* woodlands and mountain steppes, limestone rocky slopes, N 37° 26' E 55° 57', 23 August 1995, H. Akhani 12074 (W – 1999 / 06052). - **Iran:** Prov. Gorgan (Asterabad), In delivibus borealibus montium Shahvar prope Hadjilang, 2600-2800 m, 27. July 1948 ?, *Rechinger* 6168 (W – 1958 / 2457). – **Iran:** Prov. Mazandaran, N side of Kandavan, Karaj-Chalus road, rocky and stony slope, Flowers star shaped, petals purple margined white, Filaments darker, pollen yellow, 2700 m, 25. August 1974, *Wendelbo, Foroughi, Assadi* 14456 (W – 1976 / 03368) (E – 00188303). – **Iran:** Prov. Mazanderan, In valle fluvii Čalus, Pol-e Zanguleh, 2200-2600, 7. August 1948, *Rechinger* 6293 (W – 1958 / 2454) (E – 00188304).

***Sempervivum ispartae*** MUIRHEAD 1969 (Notes Royal Botanic Garden Edinburgh 29: 21, 1969)

**Typus:** C3: Prov. Ispartae, South Anatolia, Dedegöl Dağ, about 0,5 km before crossing river between Selköse and Oruz Gaz Yayla, 1300m, 1. August 1949, *Davis* D 15923B [E00090745] (holo E !) D 15923 (iso K !)

**Etymologie:** Aus der Provinz Isparta in der Südwest-Türkei stammend.

**Beschreibung:** **Rosette** Blätter ca. 45, Ø 5 cm **Rosettenblätter**, kahl zuweilen gegen die Spitze puberulent, verkehrt eilanzettlich, bespitzt, Bl. Rand gefranst ca. 4 pro mm. **Infloreszenz:** Höhe 12 cm, 2 Gabeläste , pubeszent, 7-8 Blüten pro Wickel **Infloreszenz-Blätter** länglich bis verkehrt eilanzettlich, puberulent, zugespitzt, **Blüte** , Ø 15 mm, 11-zählig **Petalen** lanzettlich, **Sepalen**, pubeszent, verkehrt-eilanzettlich, spitz, basal bis zu 1/4 verwachsen, **Androeceum** basal behaart, **Gynoeceum** kurz pubeszent

**Bemerkung:** Im Feld nicht lokalisiert. Die Beschreibungen beruhen auf dem Typusmaterial ergänzt durch die Ausführungen MUIRHEADS (1969, 1972).

Der sterile Isotypus-Beleg aus Kew weist puberulente Blätter auf, wobei die Dichte der Puberulenz zur Spitze hin zunimmt. Ferner sind die Rosettenblätter im Bereich der Spitze gefranst im mittleren und unteren Teil gerade abstehend gewimpert (8 pro mm).

**Verbreitung:** Nur vom Typus bekannt.

***Sempervivum minus*** TURRILL 1940 (Hook., Ic. Pl. 5: 3401, 1940)

**Typus:** A8: Prov. Rize, Haldizen Dağları, cultivated at Herbarium Ground, Kew, 20 October 1938, Collected by *E. K. Ball* (holo K !)

**Etymologie:** lat.: minor = klein, aufgrund der vermeintlich kleinen Ausbildung der Rosetten und Infloreszenzen.

**Beschreibung:** **Rosetten** kugelig geschlossen vielblättrig (ca. 70), Ø (1-) 2 (-2,5) cm. **Rosettenblätter** länglich, lanzettlich bis verkehrt-eilanzettlich, kahl oder dicht puberulent, spitz bis zugespitzt bis lang zugespitzt, Spitze häufig in 1-2 Trichomen auslaufend, Bl. Rand gewimpert, bikonvex seltener plankonvex, Verhältnis Länge:Breite= (2,5)- 3,12 -(4,00), Verhältnis Breite:Dicke= (1,60)- 2,27 -(2,66). **Ausläufer** Anzahl 2-6, Länge 2-3 (-6)cm, Ø 2mm, verkahlend bis dicht pubeszent, Junge Rosetten, Ø 1-1,5cm, dicht und lang (-0,5mm) pubeszent z.T. verkahlend. **Infloreszenz:** Höhe (5-7) 9-12 (-18)cm, Anzahl Gabeläste 3-4, verkahlend bis dicht pubeszent, Anzahl Blüten 6-9 (-26). **Infloreszenz-Blätter** länglich-lanzettlich 12-17mm x 3-5mm, pubeszent bis verkahlend, gefranst, spitz bis zugespitzt. **Blüte** gelb, Ø 2-2,4cm, 11-13-zählig, kurz gestielt. **Petalen** lanzettlich bis eilanzettlich. **Sepalen**, dicht pubeszent, länglich, spitz, Länge:Breite 4:1mm, basal verwachsen. **Androeceum** Filamente gelb bis zur Hälfte behaart, Antheren gelb. **Gynoeceum** puberulent.

**Bemerkung:** Die auch kahle Rosetten aufweisenden Pflanzen zeigen auch ein weniger ausgeprägtes Indumentum auf der Infloreszenz und sind auch im gesamten größer. Dies könnte mit Introgressionen von *S. armenum* im Zusammenhang stehen. Die Art ist nicht so klein wie der Name suggeriert. Die Namensgebung bezieht sich auf eine kleine Form, welche BALL am Haldizen

Dağları gesammelt hat. Wie die Untersuchungen im Feld und auch in Kultur gezeigt haben, hat *S. minus* eine sehr weite Amplitude in Rosettengröße und Ausprägung der Infloreszenzen.



**Abbildung 47:** *Sempervivum minus* vom westlichen Bereich des Haldizen Dağları in der Nähe des Ovitağı Geçidi in 2700m Höhe.

**Ökologie:** Ausgesprochen alpine Art, besiedelt offene Felsen und findet sich auch im Grasland, endemisch im Haldizen Dağları.

**Verbreitung:** Vermutlich im gesamten Haldizen Dağları in Höhen über 2000m verbreitet.

**Untersuchtes Herbarmaterial:** **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2350m, road before Uzungöl, N 40° 34` E 40° 17`, *Neeff* H050 **A8:** Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2548m, after Ovitağı Geçidi first road westwards, N 40° 36` E 40° 51`, *Neeff* H061. - **A8:** Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2548m, after Ovitağı Geçidi first road westwards N 40° 36` E 40° 51`, *Neeff* H062. - **A8:** Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2700m, after Ovitağı Geçidi first road westwards N 40° 36` E 40° 51`, *Neeff* H063. - **A8:** Prov. Rize, North Anatolia,

Lazistan, Haldizen Dağları, 2050m, road Rize to İkizdere to Ovitağı Geçidi before Ovitağı Geçidi, N 40° 39` E 40° 43`, *Neeff* H064. - **A8**: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2647m, after Ovitağı Geçidi first road westwards, N 40° 36` E 40° 52`, *Neeff* H066. - **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2417m, road Rize to İkizdere to Ovitağı Geçidi, before Ovitağı Geçidi, N 40° 37` E 40° 44`, *Neeff* H067. - **A8**: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2700m, after Ovitağı Geçidi first road westwards N 40° 36` E 40° 51`. - **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, dist. İkizdere: Cermanin Tepe above Cimil, 3200m. On rocky S. slopes. Fl. pale yellow. 29. August 1952. Davis 21071 (with *S. armenum*) (K -H2004/00581/30). - **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, coll. Balls, cult. Kew, 5. June 1935 (K - H2004/00581/112). - **A8**: Prov. Rize: İkizdere, Ballıköy (Yukarı Anzer), 1900-2000m, Çayırılık, 7 August 1983, *A. Güner* & *M. Bilgin* AG 5179 (GAZI). - **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, Çamlıhemşin, Amlakit yaylası-Parçovit arası, 2300-2450m, 8 August 1984, *M. Vural* 3245 (GAZI). - **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, Çamlıhemş Yukarı Kavrunc-Pornag-Arçovit arası, alpinik step, granit arazi, 2200-3000m. 10 August 1980, *A. Güner* 3016 (HUB -11075). - **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, Lasistan, Böjücek Dere Tal, Nachlaß des Zaren Ferdinand v. Bulgarien, Zugegangen 1949 (M -0066199). - **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, Passhöhe zwischen İkizdere und İspir, 2600-2900 m, 10. August 1982, *Sorger & Buchner* 82-119-27 (W -1990-08370).

**Fundorte:** **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2350m, road before Uzungöl, N 40° 34` E 40° 17`. - **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2050m, road Rize to İkizdere to Ovitağı Geçidi, N 40° 39` E 40° 43`. - **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2417m, road Rize to İkizdere to Ovitağı Geçidi N 40° 37` E 40° 44`. - **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2560m, road Rize to İkizdere to Ovitağı N 40° 37` E 40° 45`. - **A8**: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2548m, after Ovitağı Geçidi first road westwards N 40° 36` E 40° 51`. - **A8**: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2647m, after Ovitağı Geçidi first road westwards N 40° 36` E 40° 52`. - **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1939m, road İspir to Yusufeli, after cross Çamlıkaya cross northwards, road to Kaçkar Dağı lefthand way N 40° 42`, E 41° 09`. - **A8**: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 2320m, road İspir to Yusufeli, after cross Çamlıkaya cross northwards, road to Kaçkar Dağı righthand way in long valley, N 40° 44` E 41° 07`.



***Sempervivum pisidicum*** PESMEN & GÜNER 1978 (Notes Royal Botanic Garden Edinburgh 36(1): 35-37, 1978)

**Typus: C3:** Isparta, South Anatolia, distr. Eğridir, Anamas, Kapiz Deresi near Yaka köyü, N facing slope of deep valley, limestone rocks, 1250-1450, 5. August 1974, *Peşmen & Güner* No: 1902.

**Etymologie:** Von Pisidia: Regionalname des Fundortes.

**Beschreibung. Rosetten** offen, flach, Ø 3-4cm, rund 30. **Blätter**, gelblich grün mit bräunlich überlaufenden Spitzen, Rosettenblätter schmal bis breit elliptisch bis verkehrt eiförmig, Verhältnis Länge:Breite= (1,63)- 1,89 - (2,66), Verhältnis Breite:Dicke= (2,33)- 2,82 -(3,33), ausgeprägt plankonvex, sehr kurz pubeszent, Bl. Spitze stumpf bis kurz zugespitzt 4-6mm, Bl. Rand kurz, dicht gefranst (8/mm), Fransen zur Basis geneigt. **Ausläufer** 3-4 , Länge bis 4 cm, Ø 3 mm, kahl, Junge Rosetten, Ø 1,5 bis 2cm, pubeszent. **Infloreszenz:** Höhe 12-20 cm, 2 Gabeläste , zottig pubeszent gleichmäßig mit kurzen und langen Trichomen besetzt, 5 bis 10 Blüten pro Wickel. **Infloreszenz-Blätter** lineal bis lanzettlich, pubeszent, im Bereich des Apex gewimpert am Rande wie Trichome der Blattfläche, spitz. **Blüte** Ø 16mm, 12-14-zählig, fast sitzend. **Petalen** schmal länglich. **Sepalen**, pubeszent, elliptisch, Spitze, Länge:Breite 3:1,5mm, basal bis 1/3. **Androeceum** Filamente rot, bis fast zur Mitte spärlich mit Trichomen besetzt, Antheren gelb. **Gynoeceum** glandular pubeszent.

**Bemerkung:** Die behaarte Art des westlichen Mittel-Südanatolien. Aufgrund der großen Höhe der Verbreitung sind weitere Fundorte sicher. Dazu wären intensive Feldstudien im gesamten Mittel-Südanatolien notwendig. *S. pisidicum* zeigt große Affinitäten sowohl zu den Sippen Mittel-Nordanatoliens als auch der der Erciyas-Karaca-Dağı Zone. Es sollte geprüft werden ob, bedingt durch die großen Höhen Mittel-Südanatoliens ein geschlossenes südliches Verbreitungsgebiet der gesamten Gattung existiert.

**Ökologie:** Ausgesprochen alpine Sippe, bis weit über 2500 m Höhe an südexponierten Standorten des Dedegöl Dağları.

**Verbreitung:** Nur vom Fundort selbst und von den Holo- und Isotypen bekannt, vermutlich in den alpinen Bereichen des Dedegöl Dağları weit verbreitet.



**Abbildung 48:** *Sempervivum pisidicum* am Dedegöl Dağı in 2700m Höhe, in der Blüte zeigt diese Art Affinitäten zu den Arten in Mittel-Nordanatolien Erciyas-Karaca-Dağı Zone.

**Untersuchtes Herbarmaterial:** **C3:** Isparta, South Anatolia, Pisidia, 2700m, Dedegöl Dağı (GPS on road in Forest), N 37° 38` E 31° 20`, *Neeff* H113. - **C3:** Isparta, South Anatolia, distr. Eğridir, Anamas, Kapiz Deresi near Yaka köyü, N facing slope of deep valley, limestone rocks, 1250-1450, 5. August 1974, *Peşmen & Güner* 1902. - **C3** Isparta: Eğridir, Yaka köyü, Kapiz deresi, derin kalker vadisi, *P. nigra* ormanı, 1250-1400m, 24. September 1975, *H. Peşmen & A. Güner* AG 2341 (HUB). – **C3** Isparta, Dedegöl Dağı, Bergsteppe, Felssteppe, 8 July 1970, *Sorger* 70-46-89 (W – 1990-08420)

**Fundort:** **C3:** Isparta, South Anatolia, Pisidia, 2700m, Dedegöl Dağı (GPS on road in Forest), N 37° 38` E 31° 20`

***Sempervivum sosnowskyi*** TER-CHATSKATUROVA (1947) (Not. Syst. Geogr. Inst. Bot. Tblissi. Fasc. 13, 17, 1947)

**Typus:** Nicht lokalisiert, vermutlich kein Typus hinterlegt.

**Etymologie:** Nach D.J. Sosnowsky (1885-1952) benannt.

**Beschreibung:** **Rosette** (ca. 35), mehr oder weniger offen, Ø 2,5 cm. **Rosettenblätter**, breit länglich, kahl, stumpf, gefranst ca. 26 pro mm, bikonvex,

Verhältnis Breite:Dicke= 2:1. **Ausläufer** wenige, Länge 1,5 cm, Ø 1,5mm, ausdauernd. **Infloreszenz:** Höhe 15 cm, 3 Gabeläste, pubeszent, 4-6 Blüten pro Wickel. **Infloreszenz-Blätter** breit-eilanzettlich, puberulent, deutlich gefranst, zugespitzt. **Blüte** Ø 2 cm, 14-16-zählig, ungestielt, elliptisch. **Petalen** lineal-lanzettlich. **Sepalen**, kurz pubeszent, länglich bis ei-lanzettlich, spitz, Länge:Breite 5:1,5 mm, bis etwa zur Hälfte verwachsen. **Androeceum** Filamente weiß, Antheren gelb, eiförmig. **Gynoeceum** pubeszent.



**Abbildung 49:** *Sempervivum sosnowskyi*. In Kultur beobachtete Pflanzen vom Berg Gwirgwina dem Typusstandort der Art in der Bakuriani Region (Georgien).

**Ökologie:** Alpine Sippe des Transkaukasus. An Felsen und im Grasland.

**Verbreitung:** Nur vom Typusstandort bekannt.

**Untersuchte Pflanzen:** nur in Kultur untersucht. Sammlungsnummer Neeff AN03-0065 / 9.6.Ic 2Fo33 Mt. Gwirgwina. from Mitarbi, near Bakuriani.

**Fundorte:** Vom Typus Standort, Georgien, Berg Gwirgwina, in der Nähe von Bakuriani.

***Sempervivum staintonii*** MUIRHEAD 1969 (Notes Royal Botanic Garden Edinburgh 29: 20, 1969).

**Typus:** A8 Artvin: Artvin to Yusufeli road, in granite crevices, NE aspect, 1800 m, 8 July 1960, *Stainton & Henderson* No: 6061 (holo E !)

**Etymologie:** Benannt nach J. D. A. Stainton, der das Pflanzenmaterial für die Erstbeschreibung in der Türkei sammelte.

**Beschreibung:** **Rosetten** offen und flach, Blattanzahl ca. 25-35, Ø 2-3 cm. **Rosettenblätter**, eiförmig, breit elliptisch bis verkehrt eiförmig, kahl und zuweilen bereift, grün mit einem Schein von Bronze bis dunkelrot, kurz bis lang zugespitzt, Bl. Rand gefranst 3-5 pro mm, plankonvex, Verhältnis Länge:Breite= (1,71-) 1,94 (-2,12), Verhältnis Breite:Dicke= (2,0-) 2,57 (-3,5). **Ausläufer** wenige, Länge 1-2cm, Ø 1mm, junge Rosetten, Ø 1,5 cm, kahl. **Infloreszenz:** Höhe (11) 16-18 (21)cm, Anzahl Gabeläste 3-4, dicht puberulent, Anzahl Blüten pro Wickel 5-10. **Infloreszenz-Blätter** eiförmig bis eilanzettlich, meist kahl, deutlich gefranst, spitz. **Blüte** weißlich gelb, Ø 15 mm, 9-11-zählig, gestielt. **Petalen** lanzettlich 5:1,5. **Sepalen**, puberulent, breit länglich bis lanzettlich, spitz, 4:1,5 mm, basal bis zu 1/3 verwachsen. **Androeceum** Filamente weiß, kahl, Basis pubeszent, Antheren gelb. **Gynoeceum** pubeszent.



**Abbildung 50:** Zwei kahle Arten kommen in der Gegend um Artvin vor. Links *S. staintonii* an der Strasse von Artvin Richtung Karçal Dağı in 340m Höhe und rechts *S. cf. glabrifolium* an der Straße von Artvin nach Verzirköy in 2330m Höhe, bei letzterer konnte der Status nicht geklärt werden.

**Bermerkung:** *Sempervivum staintonii* ist eine gut kenntliche Art. Sie ist durch die sternförmig ausgebreiteten kahlen Rosetten und den kahlen und gefransten Blättern der Infloreszenzen gut gegen die anderen kahlen Arten abgegrenzt. In höheren Lagen ab ca. 1000m hybridisiert sie insbesondere mit *S. davisii*.

**Ökologie:** Die Art ist in besonderem Maße an das Kleinklima der niederen montanen Lagen angepasst. Sie hat diese Räume mit hoher Sonneneinstrahlung und intensiver Wärmeentwicklung adaptiv besetzt, ist aber an humideres Kleinklima als abiotischer Faktor gebunden.

**Verbreitung:** Die Art findet sich in den Tälern um Artvin bis ins Kaçkar Gebirge in Höhen zwischen ca. (150-) 500-800 (-1300)m.

**Untersuchtes Herbarmaterial:** **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 750m, Yusufeli to Sarigöl km 10, N 40° 53` E 41° 31`, 24.July.2003 Neeff H078. - **A8:** Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 340m, road Artvin to Karçal Dağı km 3, N 41° 10` E 41° 50`, 25. July 2003 Neeff H082. - **A8:** Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 769m, road Zeytinlik to Artvin from cross 13km, N 41° 08` E 41° 53`, 25.July 2003 Neeff H083. - **A8:** Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 350m, road Artvin to Verzirköy km 1,7, N 41° 11` E 41° 50`, 25.July 2003 Neeff H084. - **A8:** Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 460m, road Artvin to Ardanuç km 5,5, N 41° 11` E 41° 51`, 27.July 2003 Neeff H093. **A8** Artvin: Artvin to Yusufeli road, in granite crevices, NE aspect, 1800 m, 8 July 1960, Stainton & Henderson No: 6061 (holo E !). - **A8:** Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia Uzundere Dikyar köyü, Derekapı meukii Granit taşlar arası, 1600m. 19 July 1993 Y. Altan No.: 5423 (GAZI)

**Fundorte:** **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 750m, Yusufeli to Sarigöl, N 40° 53` E 41° 31`. - **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 830m, Yusufeli to Sarigöl, N 40° 55` E 41° 30`. - **A8:** Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 900m, Yusufeli to Sarigöl, N 40° 58` E 41° 29`. - **A8:** Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 1134m, road Zeytinlik on gravel road, N 41° 07` E 41° 48`. - **A8:** Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 1277m, road Zeytinlik on gravel road km, N 41° 06` E 41° 48`. - **A8:** Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 550m, road Zeytinlik to Artvin from cross, N 41° 10` E 41° 50`. - **A8:** Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 340m, road Artvin to Karçal Dağı, N 41° 10` E 41° 50`. - **A8:** Prov.



Artvin, North Anatolia, Lazistan, 350m, road Artvin to Verzirköy, N 41° 11` E 41° 50` . - **A8**: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 290m, road Artvin to Borçka, N 41° 13` E 41° 47` . - **A8**: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 270m, road Artvin to Borçka, N 41° 16` E 41° 45` . - **A8**: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 141m, road Artvin to Borçka before dam, N 41° 17` E 41° 44` . - **A8**: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 545m, road Borçka over Bridge, N 41° 15` E 41° 45` . - **A8**: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 460m, road Artvin to Ardanuç, N 41° 11` E 41° 51` . - **A9**: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 500m, road (010) Artvin to Ardahan, N 41° 13` E 42° 05` . - **A9**: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 700m, road (010) Artvin to Ardahan, near Bridge Üzümlü, N 41° 16` E 42° 12` .

***Sempervivum transcaucasicum*** MUIRHEAD 1965 (Notes Royal Botanic Garden Edinburgh 26: 284, 1965)

Syn.: *S. georgicum* GURGENIDZE

Typus: Caucasus. Georgia: Tbilissi, hillside near Dabahane gorge, opposite the Tbilissi Botanical Institute, 550-650 m, rocky metamorphic slope, flowers pale yellow, 29. Juni 1959, *Davis* 33719 (holo E ! )

**Etymologie:** aus Transkaukasien stammend, dem südlichen Vorland des Kaukasus.

**Beschreibung:** **Rosette** offen (ca. 25 – 40 Blätter), Ø 3-5 cm **Rosettenblätter**, länglich-lanzettlich, pubeszent, zugespitzt, Bl. Rand gefranst, in der Regel bikonvex bis plankonvex, Verhältnis Länge:Breite= (2,4-) 2,7 (-3,1) , Verhältnis Breite:Dicke= (2-) 2,3 (-2,6). **Ausläufer** Anzahl 3-6, Länge bis 4 cm, Ø 1,5 mm, pubeszent, Junge Rosetten Ø 1 cm, pubeszent **Infloreszenz:** Höhe 27 cm, 3 Gabeläste, pubeszent, Anzahl 5-10 Blüten. **Infloreszenz-Blätter** eilanzettlich, pubeszent, gewimpert, zugespitzt, rot überlaufen. **Blüte** weiß bis weißlich gelb Ø 2,5 cm, 10-14-zählig, gestielt. **Petalen** lineal-lanzettlich, **Sepalen**, pubeszent, länglich, spitzt, Länge:Breite 5 / 1,2 mm, 1/3 verwachsen, **Androeceum** Filamente blass purpurn bis weiß basal behaart, Antheren gelb. **Gynoeceum** behaart.

**Bemerkung:** Auch heute werden die hellgrünen, pubeszenten Sippen des Transkaukasus als *S. globiferum* angesprochen, wobei von MUIRHEAD

(1966) geklärt wurde, dass es sich hier um eine historisch begründete Fehlbestimmung handelt. Es handelt sich bei *S. transcausicum* um einen weit verbreiteten Sippenkreis, der vermutlich auf die Gebirge des Transkaukasus beschränkt ist. Wie weit die Art nach Süden verbreitet ist, konnte nicht geklärt werden, da die Bergregion Karabach aus politischen Gründen nur schwer zugänglich war. Ferner liegen große Teile des südlichen Transkaukasus auf dem Staatsgebiet von Aserbaidjan und wurden in die Feldstudien nicht einbezogen.

**Ökologie:** An Aufschlüssen und auf offenem Gestein und dabei häufig an humideren Standorten anzutreffen. Die Art ist blühfreudig und daher mit einer raschen Ausbreitung durch Diasporen zu rechnen. Die Populationen am Sevan-See (Armenien) reichen bis an das Ufer. Der Sevan-See wurde in der Vergangenheit als Trinkwasserreservoir genutzt, was eine Wasserstandsabsenkung von etwa 15 m zur Folge hatte. Daraus wird geschlussfolgert, dass erst in den letzten 50 Jahren die Populationen in Ufernähe die Standorte besiedelten, was die schnelle Ausbreitung der Art unterstreicht.

**Verbreitung:** Auf Georgischen Staatsgebiet im Transkaukasus, in der montanen Stufe, bis etwa 2000 m weit verbreitet.

**Untersuchte Herbarbelege: A8:** Prov. Artvin , Coruh Gorge: Saval Tepe above Murgul, igneous rocks, 2700m, Flowers deep yellow, 12. August 1957, *Davis* 32292. (K- H2004/00551 102)- **Georgia**, In rupestribus prope Castrum Tbilisi, Unio itiner. June 1839. R.F. Hohenacker. (K – H2004/00581/101). – Armenien, Transcaucasus, montes „Pambakski khrebet“, in vicinitate oppidi Sevan. 1900-2200 m, 17. July 1975, V. Vašák (B -10 0158452). - **Georgia:** Tbilisi, hillside near Dabahane gorge, opposite the Tbilissi Botanical Institute, 550-650 m, rocky metamorphic slope, flowers pale yellow, 29. Juni 1959, *Davis* 33719.

**Fundorte: Georgia:** Tbilisi, hillside near Dabahane gorge, opposite the Tbilissi Botanical Institute, 550-650 m. – **Georgia:** Mts Mzcheta north of Tbilissi, 680 m. – **Georgia:** Kodzori above Monestry southwest of Tbilissi. – **Georgia:** Borjomi on road to Bakuriani ca. 900 m. – **Georgia:** Abastumani in town 1400 m. – **Georgia:** along road

from Akhaltsi'khe to Borjomi 1000 - 1400 m. – **Armenia:** Spitak, New Spitak, hill near town 1800 m. – **Armenia:** Musasayelian, on road to Stepanavan 1700m. – **Armenia:** Mt Saint Sarkis (vardablour), north of Stepanavan, N-NE exponated, 1350 – 1500m. – **Armenia:** Vanadzor in town on rocks 1800 m. – **Armenia:** Lake Sewan, on road and on Sevan Island 1700 m. – **Armenia:** Yelpin S – SW aspect 1850 m. – **Armenia:** Vorotan Passm, 5 km eastwards Kocbek 2650 m.



**Abbildung 51:** *Sempervivum transcaucasicum*. An der Straße von Akhaltsi'khe nach Bojormi in einer Höhe von etwa 1200m, Georgien.

## 4 Zusammenfassung

Die Taxa der Gattung *Sempervivum*, die in der Türkei, Georgien, Armenien und im Iran vorkommen, werden in dieser Revision bearbeitet. Die Problematik um die systematische Stellung der Sektion *Jovibarba* zu *Sempervivum* s. str. wird diskutiert. Die Morphologie der Gattung wird ausführlich dargestellt, wobei besonderes Augenmerk auf das Indument gerichtet ist.

Hinsichtlich der Gattungsgliederung wird das „ökologische Artkonzept“ zu Grunde gelegt. Die Speziation (Artbildung) findet besondere Beachtung. Dabei wird herausgestellt, dass neben präzygotischen Isolations-Barrieren ökologische und saisonale Isolation die bestimmenden Faktoren der Artbildung in der Gattung sind. Neben allopatrischen und sympatrischen Faktoren, dürfte auch die Hybridisierung an der Artbildung beteiligt sein.

Die Chorologie der Gattung sowie der einzelnen Arten wird beschrieben und durch Verbreitungskarten illustriert. Die Etablierung der Gattung innerhalb der Crassulaceae wird mit der alpidischen Faltung in Zusammenhang gebracht. Im Hinblick auf die Phylogeografie – speziell der türkischen Sippen - kann postuliert werden, dass die größte Artenvielfalt mit der pleistozänen Überformung des Reliefs durch das Inlandeis korreliert.

Die Sippen der Türkei und der angrenzenden Gebiete zeigen vertikale Verbreitungsschwerpunkte oberhalb der 2000 m-Isohypse. Die disjunkte Verbreitung folgt den Höhenstufen, modifiziert durch die im Pleistozän und Pliozän erfolgten Prozesse. Vier Areale stellen die Verbreitungsschwerpunkte im Gebiet dar: Zentralanatolien, Mittel-Nordanatolien, Nordostanatolien und Inner-Ostanatolien. Artenreichstes Areal ist Nordostanatolien. Dieser Befund korreliert mit pleistozänen Prozessen und dem aktuellen Klima. In Mittel-Nordanatolien bewirkt die geringe Reliefenergie ein auf wenige Räume beschränkte, insulare Verbreitung. In Zentralanatolien liegt der Verbreitungsschwerpunkt auf die im Südosten gelegenen „Erciyas-Karacadağ Vulkanberg-Zone“. Inner-Ostanatolien wurde von pleistozänem und pliozänem Vulkanismus überformt. Ein Einwandern der Sippen nach diesen Ereignissen wird diskutiert und die geringe Artenvielfalt auf Foundereffekte zurückgeführt.

Die in der Türkei und in den angrenzenden Räumen vorkommen Taxa werden beschrieben und illustriert und deren Verbreitung ausführlich diskutiert.

## 5 Abbildungs- und Tabellenverzeichnis

### 5.1 Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Blütenmorphologische Unterschiede zwischen den Taxa <i>Jovibarba</i> und <i>Sempervivum</i> s.str. ....	21
Abbildung 2: Schema des Feinbaus der Pollenkornwand. ....	22
Abbildung 3: Ausbildung der Ausläufer. ....	24
Abbildung 4: <i>Sempervivum pittonii</i> . ....	32
Abbildung 5: <i>Sempervivum grandiflorum</i> . ....	33
Abbildung 6: <i>Sempervivum thompsonianum</i> . ....	34
Abbildung 7: Übersicht Trichome. ....	35
Abbildung 8: <i>Sempervivum caucasicum</i> . ....	36
Abbildung 9: <i>Sempervivum ciliosum</i> . ....	37
Abbildung 10: <i>Sempervivum pumilum</i> . ....	38
Abbildung 11: <i>Sempervivum dzavachischvilii</i> . ....	39
Abbildung 12: <i>Sempervivum leucanthum</i> . ....	39
Abbildung 13: Die drei <i>Sempervivum montanum</i> Unterarten der Alpen. ....	40
Abbildung 14: <i>Sempervivum marmoreum</i> ssp. <i>erythraeum</i> . ....	41
Abbildung 15: Bei <i>Sempervivum arachnoideum</i> . ....	41
Abbildung 16: <i>Sempervivum wulfenii</i> . ....	42
Abbildung 17: <i>Sempervivum heuffelii</i> (Sektion <i>Jovibarba</i> ). ....	42
Abbildung 18: Trichome ausgewählter türkischer Sippen I. ....	43
Abbildung 19: Trichome ausgewählter türkischer Sippen II. ....	44
Abbildung 20: Bevorzugte Standorte der Gattung <i>Sempervivum</i> . ....	51
Abbildung 21: Verbreitungsgebiet und Artenzahl pro Gitternetz der Gattung <i>Sempervivum</i> . ....	55
Abbildung 22: Verbreitung der Gattung <i>Sempervivum</i> in der Türkei. ....	59
Abbildung 23: Groß-Regionen. ....	61
Abbildung 24: <i>Sempervivum brevipilum</i> agg. ....	61
Abbildung 25: Fundorte der Gattung <i>Sempervivum</i> in der „Erciyas-Karacadağ Vulkanberg-Zone“ ....	62
Abbildung 26: Fundorte der Gattung <i>Sempervivum</i> in Mittel-Nordanatolien. ....	63
Abbildung 27: Die in Mittel-Nordanatolien vorkommenden Sippen der Gattung <i>Sempervivum</i> . ....	65
Abbildung 28: <i>Sempervivum furseorum</i> . ....	66
Abbildung 29: Sicht vom Fuß des Köse Dağ auf die Wolkenverhangenden Berge des Giresun Dağları in Nordostanatolien. ....	67
Abbildung 30: Fundorte der Gattung <i>Sempervivum</i> im Kaçkar Dağları. ....	68
Abbildung 31: Fundorte der Gattung <i>Sempervivum</i> im westlichen Nordostanatolien. ....	69
Abbildung 32: Die Arten-Garnitur im Bereich des Kaçkar Dağları. ....	70
Abbildung 33: <i>Sempervivum artvinense</i> und <i>S. herfriedianum</i> . ....	71
Abbildung 34: <i>Sempervivum davisii</i> in der Typusregion der östlichen „Kelkit-Oltu-Zone“. ....	72



Abbildung 35: Fundorte der Gattung <i>Sempervivum</i> im östlichen Nordostanatolien .....	73
Abbildung 36: Sicht auf den Ağrı Dağı (Ararat) 5137 m und Lavafeld auf türkischem Staatsgebiet.....	74
Abbildung 37: Fundorte von <i>S. davisii</i> im „Ober-Murat-Hochland“ .....	74
Abbildung 38: Fundorte von <i>Sempervivum davisii</i> im östlichen Bereich der „Kelkit-Oltu-Zone“ und der „Karasu-Aras-Zone .....	75
Abbildung 39: <i>Sempervivum armenum</i> . .....	78
Abbildung 40: <i>Sempervivum armenum</i> . .....	80
Abbildung 41: <i>S. artvinense</i> agg. des Kaçkar Dağları. ....	84
Abbildung 42: <i>Sempervivum brevopilum</i> und <i>S. armenum</i> .....	88
Abbildung 43: <i>Sempervivum x feigeanum</i> . ....	96
Abbildung 44: <i>Sempervivum furseorum</i> . ....	98
Abbildung 45: Links <i>Sempervivum gillianii</i> . ....	101
Abbildung 46: <i>Sempervivum herfriedianum</i> .....	103
Abbildung 47: <i>Sempervivum minus</i> . ....	108
Abbildung 48: <i>Sempervivum pisidicum</i> .....	111
Abbildung 49: <i>Sempervivum sosnowskyi</i> . ....	112
Abbildung 50: <i>S. staintonii</i> und <i>S. cf. glabrifolium</i> .....	113
Abbildung 51: <i>Sempervivum transcaucasicum</i> .....	117

## 5.2 Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Auflistung der bisher in Kleinasien, Transkaukasus und dem Hochland von Iran beschriebenen Taxa.....	4
Tabelle 2: Klassifikation der Familie der Crassulaceae nach BERGER 1930.....	12
Tabelle 3: Klassifikation der Familie der Crassulaceae nach T HART 1995 im Vergleich mit der nach BERGER 1930 .....	15

## 6 Literatur

- BERGER, A. (1930): Crassulaceae. In: Natürliche Pflanzenfamilien Ed. 2. eds. A. ENGLER and K. PRANTL. 18a: 352- 483. - Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- BOISSIER, E. (1872): Flora Orientalis. - Genevae et Basileae. Apud H. Georg. Bibliopolam Lugundi.
- BRAMWELL, D. (1970): Generic delimitation of the *Sempervivum* group. - Nation. Cact. Succ. J. 25: 50- 51.
- BRINKMANN, R. (1976): Geology of Turkey. - Stuttgart Ferdinand Enke Verlag.
- BROCHMANN, C., GABRIELSEN, T.M., NORDAL, I., LANDVIK, J.Y. & ELVEN, R. (2003): Glacial survival or *tabula rasa*? The history of North Atlantic biota revisited. - Taxon 52(3): 417-450.
- BRUMMITT, R.K. (1992): Vascular Plant Families and Genera. - London Royal Botanic Garden, Kew.
- COMES, H. & KADEREIT, J.W. (2003): Spatial and temporal patterns in the evolution of the flora of the European Alpine System. - Taxon 52(3): 451-462.
- DAVIS, M.B. & SHAW, R.G. (2001): Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change. - Science 292: 673-678.
- DAVIS, P. H. (ed.) (1965): Flora of Turkey. Volume 1. - Edinburgh University Press.
- DE CANDOLLE, A.P. (1829). Mémoire sur la famille des Crassulacées. – Paris Treuttel & Wurtz.
- DEWDNEY, J.C. (1971). Turkey. - London Chatto & Windus (Educational) Ltd.
- DINTZL, M. (1905): Die spinnwebigen Haare an den Blattspitzen von *Sempervivum arachnoideum*. - Österreichische Botanische Zeitschrift 55: 213-218, 263-267.
- DOPOSCHEG- UHLÁR, J. (1912- 1913). Die Anisophyllie bei *Sempervivum*. - Flora 105: 162- 183.
- DROVETSKI, S.V. (2003). Plio-Pleistocene climatic oscillations, Holarctic biogeography and speciation in an avian subfamily. - Journal of Biogeography 30: 1173-1181.

- DÜLL, R. & KUTZELNIGG, H. (1994). Botanisch-ökologisches Exkursionstaschenbuch. 5. Auflage. – Heidelberg-Wiesbaden Quelle & Meyer Verlag.
- DUMONT, G. (Homepage): Sempervivophilia. - <http://sempervivophilia.free.fr/>
- EGGLI, U. & NYFFELER, R. (1992). *Jovibarba*: A long story with a happy end. - Bot. Helv. 102: 171-173
- EGGLI, U. (Hrsg.) (2003). Sukkulentenlexikon, Band 4, Crassulaceae (Dickblattgewächse). Herausgegeben in Zusammenarbeit mit der Internationalen Organisation für Sukkulenten-Forschung (IOS). - Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
- EHRENDORFER, F. (1973). Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Auflage. Bearbeitet von GUTERMANN. - Stuttgart W. Gustav Fischer Verlag.
- FAVARGER et al. (1968): Hybrides interspécifiques et intergénériques chez les Joubarbes. - Jahresbericht Schweiz. Ges. Vererbungsforschung 28: 18-30.
- FAVARGER, C. & M. SCHERBATOFF (1973): Sur une espèce intéressante des Alpes austro- occidentales: *Sempervivum calcareum* Jordan. Candollea 28: 219-235.
- FERNANDEZ CASAS, J. (1982): Notas sobre el género *Sempervivum* L. - An. Jard. Bot. Madrid 38: 526- 528. [>1981<<]
- FRÖDERSTRÖM, H. (1930): The genus *Sedum* L., 1. - Acta Horti Gothob. 5 (app.): 1-75.
- FRÖDERSTRÖM, H. (1931): The genus *Sedum* L., 2. - Acta Horti Gothob. 6 (app.): 1-111.
- GREGORY, M. (1998): Crassulaceae. In: CUTLER, D.F. & GREGORY, M. (1998) Anatomy of the Dicotyledons 2nd edition. Volume IV. Saxifragaceae. - Oxford Clarendon Press.
- GROSSHEIM, A.A. (1950): Flora Kavkasica. Vol. 4. - Moskwa-Leningrad (USSR).
- GÜNTHART, A. 1902: Beiträge zur Blütenökologie der Cruziferen, Crassulaceen und der Gattung *Saxifraga*. - Bibl. Bot. 11 (58): 1- 97.
- HAEUPLER, H. & SCHÖNFELDER, P. (Hrsg.). (1988): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. - Stuttgart Eugen Ulmer Verlag.

- HAGEMANN, I. (1986): *Sempervivum*. - In: STRID, A. (Ed.) Mountain Flora of Greece. Vol. 1.- Cambridge Cambridge University Press.
- HAM, R. C. H. J. VAN. (1994): Phylogenetic implications of chloroplast DNA variation in the Crassulaceae. Ph. D. Thesis. - Utrecht University.
- HAM, R.C.H.J. VAN (1995): Phylogenetic relationship in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA variation. In: HART, H. ´T. & EGGLI, U. (eds.). Evolution and Systematics of the Crassulaceae. Backhuys Publishers Leiden.
- HAM, R. C. H. J VAN. & HART, H. ´T (1998). Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction-site variation. - American Journal of Botany 85 (1): 123-134.
- HARENBERG, B. (HRSG.) (2001): Aktuell 2002. - Dortmund Harenberg Lexikon Verlag.
- HARRINGTON , H. D. & DURRELL, L. W. (1957): How to identify Plants. - Sage Paperback Series. The Swallow Press INC. Chicago
- HART, H. ´T (1995): Intrafamilial and generic classification of the Crassulaceae. pp. 159-172. In: HART, H. ´T. & EGGLI, U. (eds.) (1995) Evolution and Systematics of the Crassulaceae. - Leiden Backhuys Publishers.
- HART, H. ´T (2002): *Sempervivum*. - In: Flora Hellenica, vol. 2 STRID, A. & TAN, K (Ed.) Gantner Verlag.
- HART, H. ´T & BLEIJ, B. (1999): Nieuwe namen in *Sempervivum* sect. *Jovibarba* (Crassulaceae). - Succulenta 78 (1): 35-42.
- HART, H. ´T & BLEIJ, B. (2003): *Sedum*. - In: EGGLI, U. (Hrsg.) Sukkulentenlexikon, Band 4, Crassulaceae (Dickblattgewächse). - Stuttgart Eugen Ulmer Verlag.
- HART, H. ´T, BLEIJ, B. & ZONNEVELD, B. (2003): *Sempervivum*. - In: EGGLI, U. (Hrsg.) Sukkulentenlexikon, Band 4, Crassulaceae (Dickblattgewächse). Herausgegeben in Zusammenarbeit mit der Internationalen Organisation für Sukkulenten-Forschung (IOS). Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
- HART, H. ´T. & EGGLI, U. (1995): Evolution of Crassulaceae systematics pp. 7-15. In: HART, H. ´T. & EGGLI, U. (eds.). Evolution and Systematics of the Crassulaceae. - Backhuys Publishers Leiden.
- HART, H ´T & KOEK-NOORMANN, J. (1989): The origin of woody Sedoideae (Crassulaceae). - Taxon 38: 535-544.

- HEGNAUER, R. (1986): Phytochemistry and plant taxonomy. An essay on the chemotaxonomy of higher plants (review). - *Phytochemistry* 25: 1519-1535.
- HEWITT, G.M. (1996): Some genetic consequence of ice age, and their role in divergence and speciation. *Biological journal of the Linnean Society*, - London 58: 274-276.
- HEWITT, G.M. (2000): The genetic legacy of the Quaternary ice ages. - *Nature* 405: 907-913.
- HIDEUX, M. (1981): Le pollen. Données nouvelles de la microscope électronique et de l'informatique. - Paris Agence de Coopération Culturelle et Technique.
- HOLMGREN, P. Homepage: Index Herbariorum.  
<http://sciweb.nybg.org/science2/IndexHerbariorum.asp>
- HUBER, H. (1961): *Diopogon*. In: HEGI, G. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Band IV, Teil 2A. S. 102-108. 2. Auflage. - Carl Hansa Verlag, München
- JACOBSEN, H.(1960 & 1970): *Das Sukkulenten-Lexikon*. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart
- JALAS, et al. (1999): *Atlas Florae Europaeae*. Distribution of vascular plants in Europe. Vol 12. Helsinki (Fi): Committee for Mapping the Flora Europe; Societas Biologica Fennica Vanamo.
- JENSEN, L.C.W. (1966): Comparative anatomical studies in three subfamilies of the Crassulaceae. Ph. D. Thesis, - University of Minnesota. Michigan University Microfilms Inc. Ann Arbor.
- JENSEN, L.C.W. (1968): Primary stem vascular patterns in three subfamilies of Crassulaceae. - *American Journal of Botany* 55: 553-563.
- JOHNSON, H. B. (1975): Plant pubescence: an ecological perspective. - *Bot. Rev.* 41: 233- 258
- KIM, J.H., HART, H. ´T, MES, T.H.M. (1996): The phylogenetic position of East Asian *Sedum* species (Crassulaceae) based on chloroplast DNA trnL (UAA)- trnF (GAA) intergenetic spacer sequence variation. - *Acta Botanica Neerlandica* 45(3): 309-321
- KLICKA, J. & ZINK, R.M. (1997): The Importance of Recent Ice Ages in Speciation: A Failed Paradigm. - *Science* 277: 1666-1669.



- KNAPP, U. (1996): Skulptur und Samenschale der Crassulaceae. Bot. Jahrb. Syst. 116 (2): 157- 187.
- KOMAROV, V. L. & YUZEPCHUK, S. V. (eds.). (1939): Flora of the U.S.S.R. Volume IX. - Botanical Institute of the Academy of Sciences of the U.S.S.R. Israel Program for Scientific Translations. Jerusalem 1971.
- KONOP, R. (1987): Netresky (Sempervivum und Jovibarba). - Praha.
- LETZ, R. (1998): Subspecies of *Jovibarba globifera* (L.) J. Parn. Crassulaceae. - Thaiszia Journal of Botany 8: 13- 16.
- LETZ, R. & MARHOLD, K. (1996): Lectotypification of some names in *Jovibarba* and *Sempervivum* (Crassulaceae). - Taxon 45: 111- 116.
- LETZ, R. & MARHOLD, K. (1998): Multivariate Morphometric Study of the *Sempervivum montanum* Group (Crassulaceae) in the West Carpathians. - Phytion 38: 323-336
- LEUTE, G.- H. (1966): Die Arten der Gattung *Diopogon* Jord. & Fourr. I. - Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 105- 106: 182- 188.
- LIPPERT, W. (1995). *Sempervivum & Jovibarba*. In: HEGI, G. (Begr.), WEBER H.E. (Hrsg.). Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band IV, Teil 2A. Spermatophyta: Angiospermae: Dicotyledones 2 (2). 3. Auflage: 77-97. - Berlin Blackwell Wissenschafts- Verlag.
- LOUIS, H. (1985): Landeskunde der Türkei, Vornehmlich aufgrund eigener Reisen. - Wiesbaden Franz Steiner Verlag.
- MAURITZON, J. (1933): Studien über die Embryologie der Familien Crassulaceae und Saxifragaceae. - Lund Hakand Ohlsons.
- MEUSEL, H., JÄGER, E. & WEINERT, E. (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. - Jena Gustav Fischer Verlag.
- MORT, M.E., SOLTIS, D.E., SOLTIS, P.S., FRANCISCO-ORTEGA, J. & SANTOS-GUERRA, A. (2001): Phylogenetic relationships and evolution of Crassulaceae inferred from *matK* sequence data. - American Journal of Botany 88(1): 76-91.
- MUIRHEAD, C.W. (1966): *Sempervivum globiferum*. - Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh 26: 279- 285.
- MUIRHEAD, C. W. (1969): Turkish species of *Sempervivum*. Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 39 (1): 15- 28.

- MUIRHEAD, C. W. (1972): *In*: DAVIS, P. H. (ed.). Flora of Turkey. Volume four. - Edinburgh University Press.
- NAPP-ZINN, K. (1984): Anatomie des Blattes II, Angiospermen B, 1. *In*: Encyclopedia of Plant Anatomy (ed. H. J. Braun, S. Carlquist, P. Ozenda & I. Roth). - Berlin- Stuttgart Gebrüder Bornträger.
- NEEFF, P. (2000): Taxonomische Untersuchungen an der Gattung *Sempervivum* L. (Crassulaceae). – Universität Essen: Staatsexamensarbeit.
- NEEFF, P. (2003): Verbreitung der Gattung *Sempervivum* Linnaeus in den Alpen. *Kakteen und andere Sukkulente* 54 (7): 191-194
- NEEFF, P., KUTZELNIGG, H., FEIGE, G.B. (2003): Felduntersuchungen der Gattung *Sempervivum* s.l. in den Alpen. *Kakteen und andere Sukkulente* 54 (6): 143-152
- NEEFF, P., KUTZELNIGG, H., FEIGE, G.B. (2003): *Sempervivum*- Hybriden in den Alpen. *Kakteen und andere Sukkulente* 54 (8):202-206
- PARNELL, J. (1989): A new *Sempervivum* species (Crassulaceae) from Iran. - *Willdenowia* 18: 419-421
- PARNELL, J. (1991): Pollen morphology of *Jovibarba* Opiz and *Sempervivum* L. (Crassulaceae). - *Kew Bull.* 46 (4): 733-738.
- PARNELL J. & FAVARGER, C. (1990): Notes on *Sempervivum* L. and *Jovibarba* Opiz. - *Bot. J. Linn. Soc.* 103: 216-220.
- PARNELL, J. & FAVARGER, C. (1993): *Sempervivum*. *In*: Tutin, T. G. & al. (Eds.): *Flora Europaea* 1, 2. edition.: 425-429.
- PESMEN, H. & GÜNER, A. (1978): Four new Taxa from Anatolia. - *Notes from the Royal Botanical Garden Edinburgh.* 36 (1): 35-37.
- PIGNATTI, S. (1982): *Flora d'Italia*. Volume primo. - Edagricole.
- PILON-SMITS, L. (1992): Variation and Evolution of crassulacean acid metabolism in *Sedum* and *Aeonium* (Crassulaceae). Ph.D. Thesis, - Utrecht University.
- POLATSCHKEK, A. (1999): *Flora von Nordtirol, Osttirol und Vorarlberg*. Band 2. – Innsbruck Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum.
- POLDINI, L. (1991): *Atlante Corologico delle Piante Vascolari Nel Friuli-Venezia Giulia*. - Udine.
- POLUNIN, O. (1987): *Flowers of Greece and the Balkans*. - Oxford University Press.

- PRAEGER, R. L. (1932): An account of the *Sempervivum* group. - J. Roy. Hort. Soc. London. [Reprint 1967: Plant Monograph Reprints. Lehre, Cramer & Swann].
- PRAEGER, R.L. (1921): An account of the genus *Sedum* as found in cultivation. - J. Roy. Hort. Soc. London 46.
- QUIMBY, M.W. (1939): The floral morphology of the Crassulaceae. - Mississippi Ph.D. Thesis.
- RECHINGER, K. H. & JANSSON, C. A (1970): Crassulaceae *In*: Flora Iranica. Flora des Iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge. 72.
- RIDLEY, M. (2004): Evolution. Third Edition. - Blackwell Publishing Company.
- SAVULESCU, T. (ed.) (1956): Flora Republicae Popularis Romanicae. - Academia Republicii Populare Romicaene
- SCHÖNFELDER, P. & BRESINSKY, A. (Hrsg.). (1990): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Bayerns. – Stuttgart Eugen Ulmer Verlag.
- SCHÖNLAND, S. (1891): Crassulaceae. *In*: Engler, A. & Prantl, K. (Hrsg), Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3, 2a, 23-28. - Leipzig Verlag Wilhelm Englemann.
- SEBALD, O, SEYBOLD, S. & PHILIPPI, G. (Hrsg.) (1992): Die Farn und Blütenpflanzen Baden- Württembergs. Band 3: - Stuttgart Eugen Ulmer Verlag.
- SMITH, M. C. (1981): *Sempervivum* (Crassulaceae) in Spain and the Pyrenees. - Lagasalia 10 (1): 1- 23.
- STEBBINS, L. G. (1980): Evolutionsprozesse. 2. Auflage. - Gustav Fischer Verlag. Stuttgart / New York
- STEHLIK, I. (2003): Resistance or emigration? Response of alpine plants to the ice ages. - Taxon 52(3): 499-510.
- STEVENS, J.F., 'T HART, H., ELEMA, E.T., BOLCK, A. (1996): Flavonoid Variation in Eurasian *Sedum* and *Sempervivum*. - Phytochemistry 41: 503-512.
- STRASBURGER E. (2002): Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Begründet von STRASBURGER, E., NOLL, F., SCHENK, H., & SCHIMPER, A.F.W.. 35. Auflage. - Stuttgart Gustav Fischer Verlag.
- TAN, K. & SORGER, F. (1986): Even More Taxa from South and East Anatolia I. - Plant Systematics and Evolution 154: 111- 128.

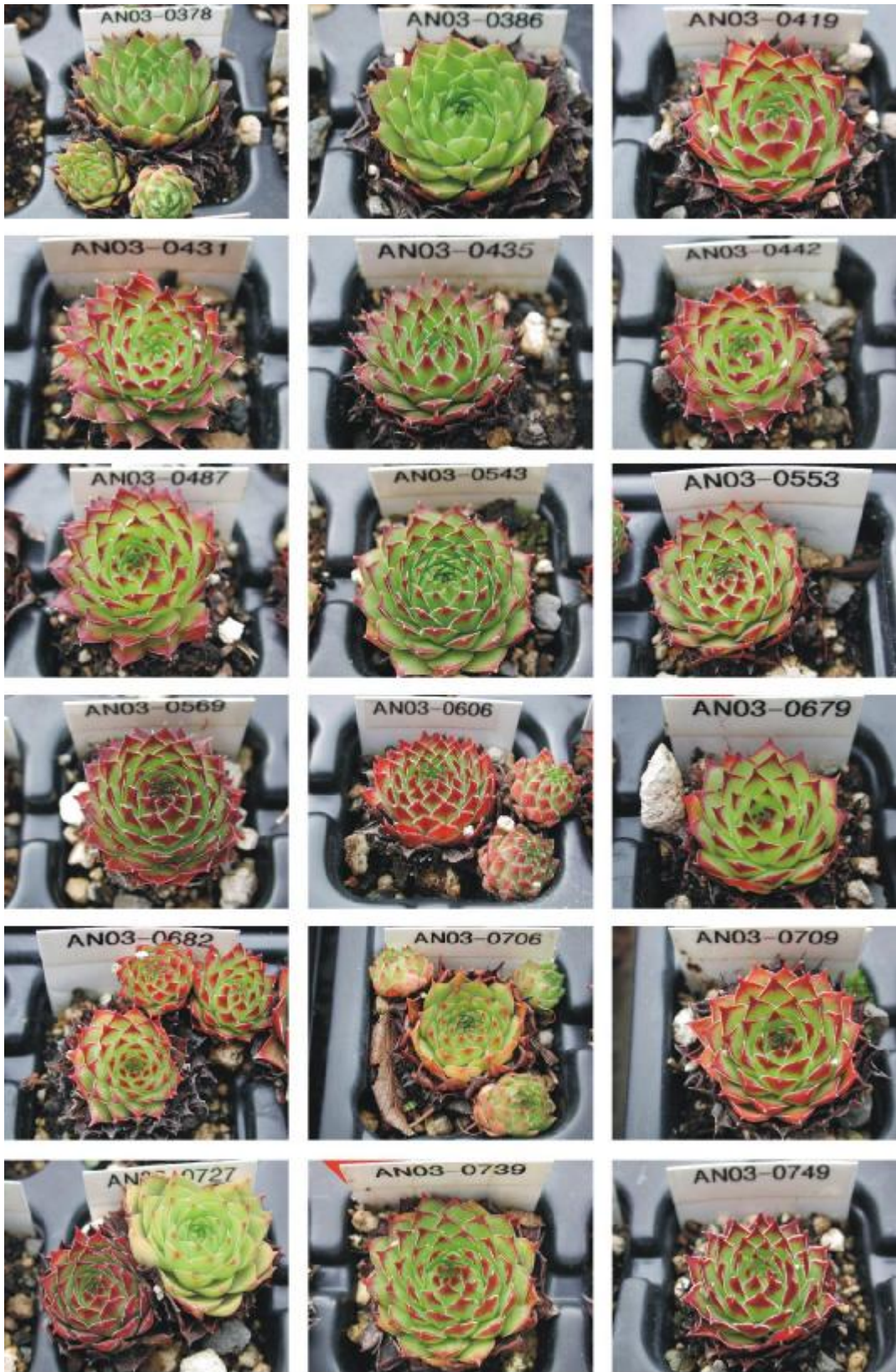
- THEOBALD, W. L., KRAHULIK, J. L. & ROLLINS, R. C. (1980): Trichome description and classification. *In: Anatomy of the Dicotyledons* (2<sup>nd</sup> edn.), (ed. METCALFE, C. R. & CHALK, L.) Vol. 1, pp. 40- 53. – Oxford, Oxford University Press.
- THIEDE, J. & EGGLI, U. (2005): Crassulaceae *In: The Families and Genera of Vascular Plants*, ed. by K. KUBITZKI, accepted for publication.
- TRIBSCH, A. & SCHÖNSWETTER, P. (2003): Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm palaeoenvironmental evidence for Pleistocene refugia in Eastern Alps. - *Taxon* 52(3): 477-497
- TRIBSCH, A. & STuessy, T.F. (2003): Evolution and phylogeography of arctic and alpine plants in Europe: Introduction. - *Taxon* 52(3): 415-416
- UHL, C.H. (1948): Cytotaxonomic studies in the subfamilies Crassuloideae, Kalanchoideae, and Cotyledonoideae of the Crassulaceae. - *Amer. J. Bot.* 35: 695-706.
- UHL, C. H. (1961): The chromosomes of the Sempervivoideae (Crassulaceae). - *Amer. J. Bot.* 48: 114- 123.
- UHL, C.H. (1992): Polyploidy, dysploidy, and chromosome pairing in *Echeveria* (Crassulaceae) and its hybrids. - *Amer. J. Bot.* 79: 556-566.
- UPHOF, J. C. T. & Hummel, K. (1962): Plant hairs. *In: Handbuch der Pflanzenanatomie.* (Ed. ZIMMERMANN, W & OZENDA, P.G.) Band IV, Teil 5. - Berlin-Nikolassee Gebrüder Bornträger.
- VALEN, L. VAN (1976): Ecological Species, Multispecies, and Oaks. - *Taxon* 25(2/3): 233-239
- VARGAS, P. (2003): Molecular evidence for multiple diversification patterns of alpine plants in Mediterranean Europe. - *Taxon* 52(3): 463-476
- WAGNER, K. (Hrsg.) (1971): Meyers Großer Physischer Weltatlas Band 4 Physische Geographie, Orographie. - Mannheim Bibliographisches Institut Mannheim/Wien/Zürich. Geographisch-Kartographisches Institut Meyer.
- WALE, R.S. (1942): Anatolian *Semperviva*. - *Bull. Alp. Gard. Soc.* 10: 233- 241.
- WALTER, E. (1972): *Echeveria*. - San Fransisco California Academy of Science.
- WASSMER, A. (1955): Vergleichende Untersuchungen an den Blüten der Crassulaceen. - Winterthur Ph. D. Thesis.

- WEISCHET, W. & ENDLICHER, W. (2000): Regionale Klimatologie, Teil 2 Die Alte Welt. - Stuttgart, Leipzig Teubner Verlag.
- WELTEN, M. & SUTTER, R. (1982): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz. Vol. 1. Basel Birkhäuser Verlag.
- WILLIS, K.J. & WITTAKER, R.J. (2000): The Refugial Debate. - Science 287: 1406-1407.
- WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. - Stuttgart Eugen Ulmer Verlag.
- WITTMANN, H., SIEBENBRUNNER, A., PILSL, P. & HEISELMAYER, P. (1987): Verbreitungsatlas der Salzburger Gefässpflanzen. Sauteria Band 2. - Institut für Botanik, Salzburg.
- ZACHOS, J. PAGANI, M, SLOAN, L. THOMAS, E. & BILLUPS, K. (2001): Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. - Science Vol. 292: 686-693.
- ZAHRADNÍKOVÁ, K. (1985): *In*: BERTOVIÁ, L. Flora Slovenska IV/ 2. VEDA, vydavateľstvo Slovenskej akadémie vied.
- ZESIGER, F. (1961): Recherches cytotaxonomiques sur les Joubarbes (genres *Sempervivum* L. et *Jovibarba* Opiz). Note préliminaire. - Ber. Schweiz. Bot. Ges. 71: 113- 117.
- ZONNEVELD, B. J. M. (1981): The varieties of *Sempervivum arachnoideum*. - National Cact. Succ. J. 36 (1): 24-25



## **7 Anhang**

### **Bildtafeln ausgewählter in Kultur gehaltener Sippen**

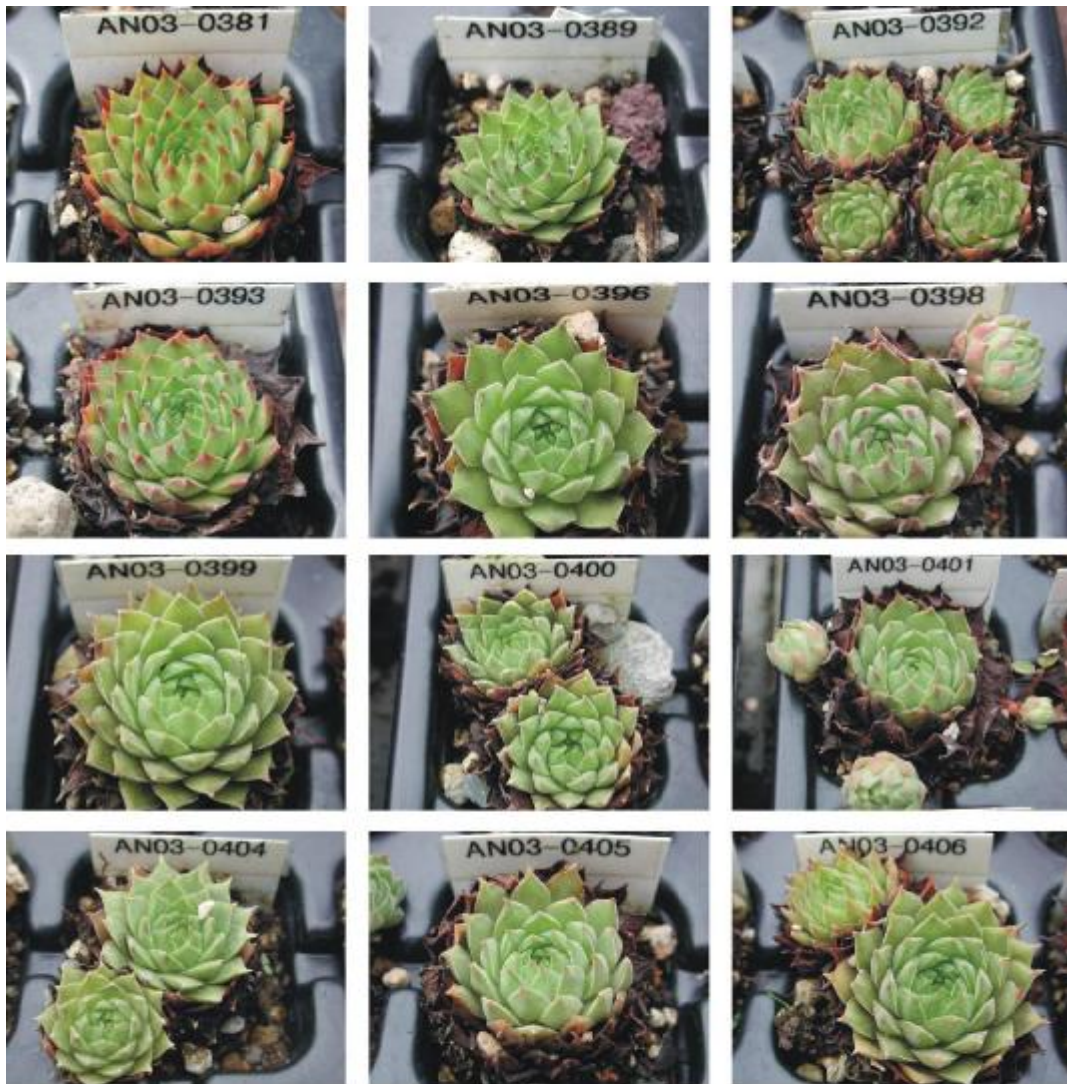


Tafel I:  
*Sempervivum armenicum*





Tafel II:  
*Sempervivum artvinense* agg.



Tafel III:  
*Sempervivum brevipilum* agg.





Tafel IV:  
*Sempervivum davisii* agg.





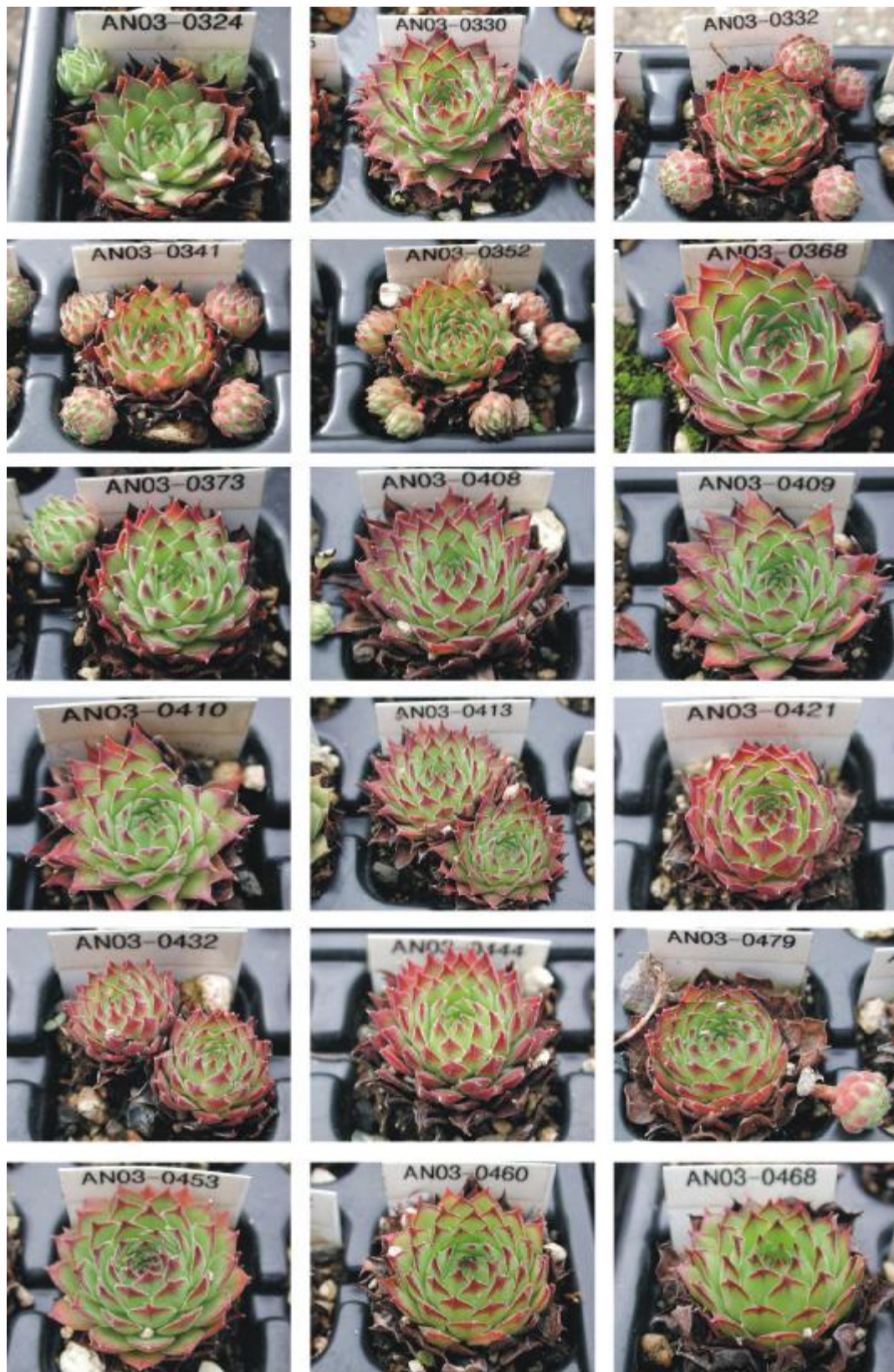
Tafel V:  
*Sempervivum xfeigeanum*



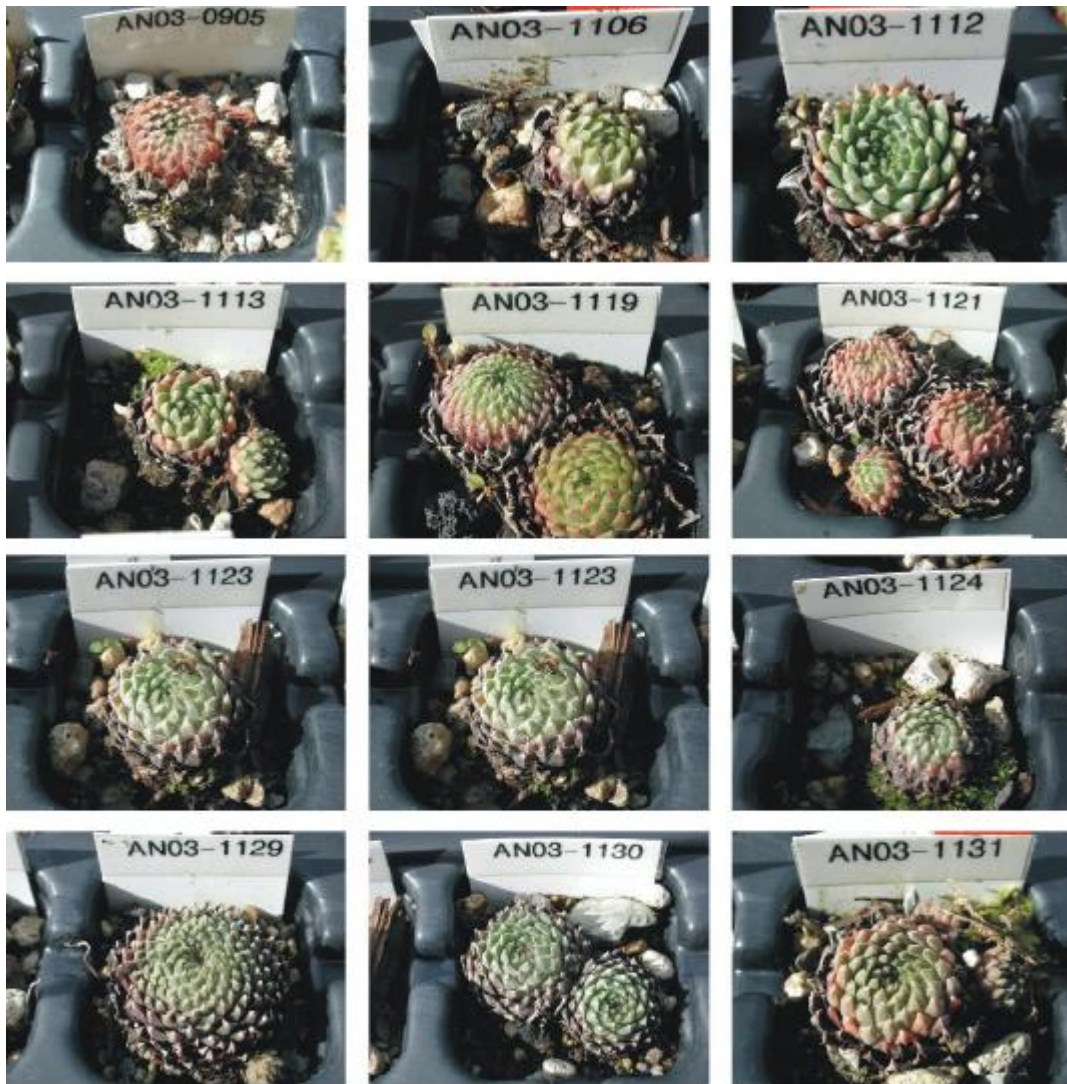


Tafel VI:  
*Sempervivum furseorum*



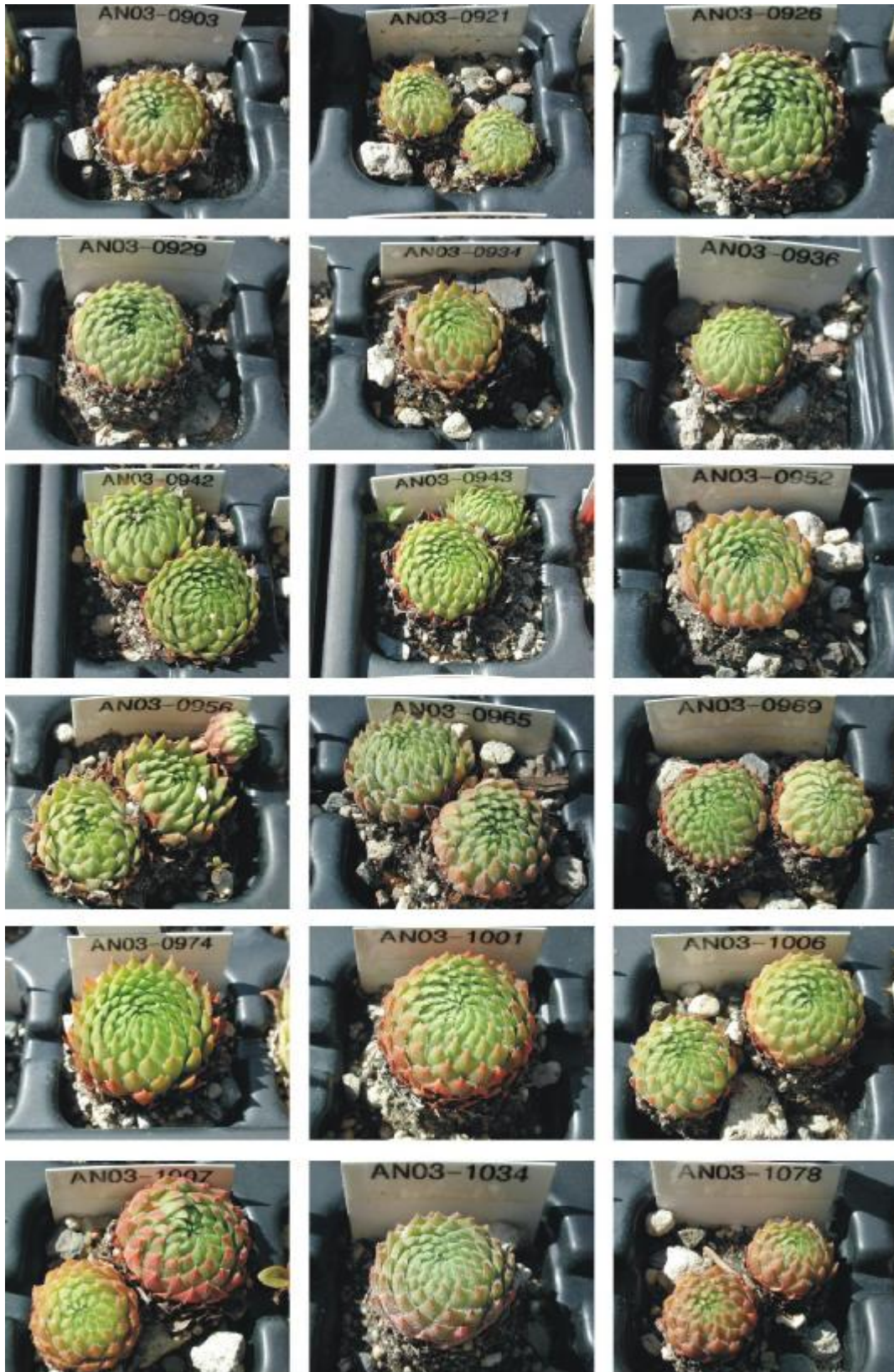


Tafel VII:  
*Sempervivum gillianii* agg.



Tafel VIII:  
*Sempervivum herfriedianum*





Tafel IX:  
*Sempervivum minus*





Tafel XI:  
*Sempervivum staintonii*



Tafel X:  
*Sempervivum pisidicum*

**Nachweis der in den Bildtafeln aufgezeigten Sippen nach Sammelnummern sortiert**

**AN03-0324 - *Sempervivum gillianii*** A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1328m, Soğuksu Mili Park km 6, N 40° 28` E 32° 37` .

**AN03-0330 - *Sempervivum gillianii*** A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1531m, Soğuksu Mili Park km 9, N 40° 28` E 32° 35` .

**AN03-0332 - *Sempervivum gillianii*** A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1531m, Soğuksu Mili Park km 9, N 40° 28` E 32° 35` .

**AN03-0341 - *Sempervivum gillianii*** A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1531m, Soğuksu Mili Park km 9, N 40° 28` E 32° 35` .

**AN03-0352 - *Sempervivum gillianii*** A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1531m, Soğuksu Mili Park km 9, N 40° 28` E 32° 35` .

**AN03-0368 - *Sempervivum gillianii*** A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1579m, Soğuksu Mili Park, N 40° 26` E 32° 35` .

**AN03-0373 - *Sempervivum gillianii*** A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1579m, Soğuksu Mili Park, N 40° 26` E 32° 35` .

**AN03-0378 - *Sempervivum armenum*** A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1471m, Kızılcahamam / Yıldırımören to Çubuk, N 40° 27` E 32° 49` .

**AN03-0381 - *Sempervivum brevipilum*** agg. A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1471m, Kızılcahamam / Yıldırımören to Çubuk, N 40° 27` E 32° 49` .

**AN03-0386 - *Sempervivum armenum*** A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1471m, Kızılcahamam / Yıldırımören to Çubuk, N 40° 27` E 32° 49` .

**AN03-0389 - *Sempervivum brevipilum*** agg. A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1471m, Kızılcahamam / Yıldırımören to Çubuk, N 40° 27` E 32° 49` .

**AN03-0392 - *Sempervivum brevipilum*** agg. A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1533m, Kızılcahamam after Çubuk, N 40° 24` E 32° 55` .

**AN03-0393 - *Sempervivum brevipilum*** agg. A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1533m, Kızılcahamam after Çubuk, N 40° 24` E 32° 55` .

**AN03-0396 - *Sempervivum brevipilum*** agg. A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1393m, Kızılcahamam after Çubuk near concrete dam, N 40° 20` E 32° 57` .

**AN03-0398 - *Sempervivum brevipilum*** agg. A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1393m, Kızılcahamam after Çubuk near concrete dam, N 40° 20` E 32° 57` .

**AN03-0399 - *Sempervivum brevipilum*** agg. A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1393m, Kızılcahamam after Çubuk near concrete dam, N 40° 20` E 32° 57` .

**AN03-0400 - *Sempervivum brevipilum*** agg. A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1393m, Kızılcahamam after Çubuk near concrete dam, N 40° 20` E 32° 57` .

- AN03-0401 - *Sempervivum brevipilum*** agg. A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1393m, Kızılcahamam after Çubuk near concrete dam, N 40° 20` E 32° 57`
- AN03-0404 - *Sempervivum brevipilum*** agg. A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1393m, Kızılcahamam after Çubuk near concrete dam, N 40° 20` E 32° 57`
- AN03-0405 - *Sempervivum brevipilum*** agg. A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1393m, Kızılcahamam after Çubuk near concrete dam, N 40° 20` E 32° 57`
- AN03-0406 - *Sempervivum brevipilum*** agg. A4: Prov Ankara, Central Anatolia, Galatia, 1393m, Kızılcahamam after Çubuk near concrete dam, N 40° 20` E 32° 57`
- AN03-0408 - *Sempervivum gillianii*** A4: Prov. Zonguldak, North Anatolia, Bythinia, 1700m, Karaagac to Kel Tepe, N 41° 04` E 32° 28`
- AN03-0409 - *Sempervivum gillianii*** A4: Prov. Zonguldak, North Anatolia, Bythinia, 1700m, Karaagac to Kel Tepe, N 41° 04` E 32° 28`
- AN03-0411 - *Sempervivum gillianii*** A4: Prov. Zonguldak, North Anatolia, Bythinia, 1700m, Karaagac to Kel Tepe, N 41° 04` E 32° 28`
- AN03-0413 - *Sempervivum gillianii*** A4: Prov. Zonguldak, North Anatolia, Bythinia, 1700m, Karaagac to Kel Tepe, N 41° 04` E 32° 28`
- AN03-0419 - *Sempervivum armenum*** A4: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 1900m, Isık Dağı, N 40° 39` E 32° 45`
- AN03-0421 - *Sempervivum gillianii*** A4: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 1900m, Isık Dağı, N 40° 39` E 32° 45`
- AN03-0431 - *Sempervivum armenum*** A4: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 1900m, Isık Dağı, N 40° 39` E 32° 45`
- AN03-0432 - *Sempervivum gillianii*** A4: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 1900m, Isık Dağı, N 40° 39` E 32° 45`
- AN03-0435 - *Sempervivum armenum*** A4: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 2000m, Mountain Top Isık Dağı, N 40° 39` E 32° 45`
- AN03-0442 - *Sempervivum armenum*** A4: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 2000m, Mountain Top Isık Dağı, N 40° 39` E 32° 45`
- AN03-0444 - *Sempervivum gillianii*** A4: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 2000m, Mountain Top Isık Dağı, N 40° 39` E 32° 45`
- AN03-0453 - *Sempervivum gillianii*** A4: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 1800m, valley above Çırdak, N 40° 55` E 33° 19`
- AN03-0460 - *Sempervivum gillianii*** A4: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 1713m, valley above Çırdak, N 40° 55` E 33° 19`
- AN03-0468 - *Sempervivum gillianii*** A4: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 1713m, valley above Çırdak, N 40° 55` E 33° 19`

- AN03-0479 -*Sempervivum gillianii*** A4: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 1713m, valley above Çırdak, N 40° 55` E 33° 19`
- AN03-0487 -*Sempervivum armenum*** A4: Prov. Çankırı, Central Anatolia, Galatia, 2060m, Ilgaz Dağı, Radio Station, N 41° 03` E 33° 42`
- AN03-0543 -*Sempervivum armenum*** A7: Prov. Giresun, North Anatolia, Lazistan, Giresun Dağları, 1748m, road to Giresun km 15, N 40° 25` E 38° 22`
- AN03-0553 -*Sempervivum armenum*** A7: Prov. Giresun, North Anatolia, Lazistan, Giresun Dağları, 1748m, road to Giresun km 15, N 40° 25` E 38° 22`
- AN03-0569 -*Sempervivum armenum*** A7: Prov. Giresun, North Anatolia, Lazistan, Giresun Dağları, 2250m, N 40° 28` E 38° 18`
- AN03-0606 -*Sempervivum armenum*** A7: Prov. Giresun, North Anatolia, Lazistan, Giresun Dağları, 2250m, N 40° 28` E 38° 18`
- AN03-0679 -*Sempervivum armenum*** A7: Prov. Trabzon, North Anatolia, Lazistan, Kalkanlı Dağları, 1970m, road to Yağmurdere, N 40° 35` E 39° 49`
- AN03-0682 -*Sempervivum armenum*** A7: Prov. Trabzon, North Anatolia, Lazistan, Kalkanlı Dağları, 1970m, road to Yağmurdere, N 40° 35` E 39° 49`
- AN03-0706 -*Sempervivum armenum*** A7: Prov. Trabzon, North Anatolia, Lazistan, Kalkanlı Dağları, 1741m, 1,2km westwards Yağmurdere, N 40° 34` E 39° 50`
- AN03-0709 -*Sempervivum armenum*** A7: Prov. Trabzon, North Anatolia, Lazistan, Kalkanlı Dağları, 1787m, road Yağmurdere to Gümüşhane km 2,7km, N 40° 33` E 39° 49`
- AN03-0727 -*Sempervivum armenum*** A7: Prov. Trabzon, North Anatolia, Lazistan, Kalkanlı Dağları, 1956m, road Yağmurdere to Gümüşhane, N 40° 31` E 39° 46`
- AN03-0739 -*Sempervivum armenum*** A7: Prov. Trabzon, North Anatolia, Lazistan, Kalkanlı Dağları, 1972m, Yağmurdere to Kostandağı Geçidi km 10,6, below Bandırlak, N 40° 31` E 39° 47`
- AN03-0749 -*Sempervivum armenum*** A7: Prov. Gümüşhane, East Anatolia, Upper Euphrates, Giresun Dağları, 2386m, Kostandağı Geçidi, Peak of mountain, N 40° 30` E 39° 45`
- AN03-0836 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 1717m, road Bayburt to Of km 24 near Kılıçkaya, N 40° 28` E 40° 15`
- AN03-0840 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 1717m, road Bayburt to Of km 24 near Kılıçkaya, N 40° 28` E 40° 15`
- AN03-0842 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 1717m, road Bayburt to Of km 24 near Kılıçkaya, N 40° 28` E 40° 15`
- AN03-0843 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 1717m, road Bayburt to Of km 24 near Kılıçkaya, N 40° 28` E 40° 15`

**AN03-0845 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 1717m, road Bayburt to Of km 24 near Kılıçkaya, N 40° 28` E 40° 15`

**AN03-0847 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 1717m, road Bayburt to Of km 24 near Kılıçkaya, N 40° 28` E 40° 15`

**AN03-0854 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 1717m, road Bayburt to Of km 24 near Kılıçkaya, N 40° 28` E 40° 15`

**AN03-0858 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 1881m, road Bayburt to Of km 26 near Kılıçkaya, N 40° 29` E 40° 15`

**AN03-0862 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 1881m, road Bayburt to Of km 26 near Kılıçkaya, N 40° 29` E 40° 15`

**AN03-0865 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 1881m, road Bayburt to Of km 26 near Kılıçkaya, N 40° 29` E 40° 15`

**AN03-0867 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2070m, road Bayburt to Of km 31, about 1km before pass road westwards through village, N 40° 29` E 40° 14`

**AN03-0870 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2070m, road Bayburt to Of km 31, about 1km before pass road westwards through village, N 40° 29` E 40° 14`

**AN03-0873 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2294m, road Bayburt to Of km 31, about 1km before pass road westwards through village, N 40° 30` E 40° 14`

**AN03-0877 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2294m, road Bayburt to Of km 31, about 1km before pass road westwards through village, N 40° 30` E 40° 14`

**AN03-0878 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2294m, road Bayburt to Of km 31, about 1km before pass road westwards through village, N 40° 30` E 40° 14`

**AN03-0885 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2304m, West Haldizen Dağları, Soğanlı Geçidi to Uzungöl km 7,3, N 40° 32` E 40° 16`

**AN03-0889 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2304m, West Haldizen Dağları, Soğanlı Geçidi to Uzungöl km 7,3, N 40° 32` E 40° 16`

**AN03-0895 -*Sempervivum furseorum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2488m, road before Uzungöl, N 40° 33` E 40° 17`

**AN03-0903 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2350m, road before Uzungöl, N 40° 34` E 40° 17`



- AN03-0905 -*Sempervivum herfriedianum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2350m, road before Uzungöl, N 40° 34` E 40° 17`
- AN03-0921 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2050m, road Rize to İkizdere to Ovitağı Geçidi km 60 / 7,8 km before Ovitağı Geçidi, N 40° 39` E 40° 43`
- AN03-0926 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2417m, road Rize to İkizdere to Ovitağı Geçidi km 64,4 / 3,4 km before Ovitağı Geçidi, N 40° 37` E 40° 44`
- AN03-0929 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2417m, road Rize to İkizdere to Ovitağı Geçidi km 64,4 / 3,4 km before Ovitağı Geçidi, N 40° 37` E 40° 44`
- AN03-0934 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2560m, road Rize to İkizdere to Ovitağı Geçidi km 66,2 / 1,6 km before Ovitağı Geçidi, N 40° 37` E 40° 45`
- AN03-0936 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Haldizen Dağları, 2560m, road Rize to İkizdere to Ovitağı Geçidi km 66,2 / 1,6 km before Ovitağı Geçidi, N 40° 37` E 40° 45`
- AN03-0942 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2548m, after Ovitağı Geçidi first road westwards km 1,8, N 40° 36` E 40° 51`
- AN03-0943 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2548m, after Ovitağı Geçidi first road westwards km 1,8, N 40° 36` E 40° 51`
- AN03-0952 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2700m, after Ovitağı Geçidi first road westwards km 3,3, N 40° 36` E 40° 51`
- AN03-0956 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2700m, after Ovitağı Geçidi first road westwards km 3,3, N 40° 36` E 40° 51`
- AN03-0965 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2700m, after Ovitağı Geçidi first road westwards km 3,3, N 40° 36` E 40° 51`
- AN03-0969 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2700m, after Ovitağı Geçidi first road westwards km 3,3, N 40° 36` E 40° 51`
- AN03-0974 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2647m, after Ovitağı Geçidi first road westwards km 5, N 40° 36` E 40° 52`
- AN03-1001 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1939m, road İspir to Yusufeli, after cross Çamlıkaya cross northwards, road to Kaçkar Dağı lefthand way km 15, N 40° 42`, E 41° 09`
- AN03-1006 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1939m, road İspir to Yusufeli, after cross Çamlıkaya cross northwards, road to Kaçkar Dağı lefthand way km 15, N 40° 42`, E 41° 09`

- AN03-1007 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1939m, road İspir to Yusufeli, after cross Çamlıkaya cross northwards, road to Kaçkar Dağı lefthand way km 15, N 40° 42` , E 41° 09`
- AN03-1034 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 2320m, road İspir to Yusufeli, after cross Çamlıkaya cross northwards, road to Kaçkar Dağı righthand way km 19, in long valley, N 40° 44` E 41° 07` 00,5"
- AN03-1048 -*Sempervivum davisii*** agg. A8: Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 1940m, road Erzurum to Tortum 6,6 km before reaching Tortum, N 40° 14` E 41° 30`
- AN03-1055 -*Sempervivum davisii*** agg. A8: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 1837m, road Erzurum to Tortum 4,9 km before reaching Tortum, N 40° 15` E 41° 31`
- AN03-1061 -*Sempervivum davisii*** agg. A8: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 1720m, road Erzurum to Tortum 2,7 km before reaching Tortum, N 40° 16` E 41° 33`
- AN03-1078 -*Sempervivum minus*** A8: Prov. Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2033m, after Ovitağı Geçidi first road westwards km 8,4, N 40° 33` E 40° 53`
- AN03-1083 -*Sempervivum staintonii*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 750m, Yusufeli to Sarıgöl km 10, N 40° 53` E 41° 31`
- AN03-1092 -*Sempervivum x feigeanum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 900m, Yusufeli to Sarıgöl km 18,6, N 40° 58` E 41° 29`
- AN03-1097 -*Sempervivum x feigeanum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 927m, Yusufeli to Sarıgöl km 20,4, N 40° 58` E 41° 28`
- AN03-1098 -*Sempervivum x feigeanum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 927m, Yusufeli to Sarıgöl km 20,4, N 40° 58` E 41° 28`
- AN03-1099 -*Sempervivum x feigeanum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 927m, Yusufeli to Sarıgöl km 20,4, N 40° 58` E 41° 28`
- AN03-1101 -*Sempervivum x feigeanum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 927m, Yusufeli to Sarıgöl km 20,4, N 40° 58` E 41° 28`
- AN03-1105 -*Sempervivum x feigeanum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 975m, Yusufeli to Sarıgöl km 25, N 40° 58` E 41° 26`
- AN03-1106 -*Sempervivum herfriedianum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1277m, Yusufeli to Sarıgöl km 35, N 40° 55` E 41° 21`
- AN03-1110 - *Sempervivum artvinense*** agg. A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1709m, Yusufeli to Sarıgöl km 45, N 40° 52` E 41° 19`
- AN03-1112 -*Sempervivum herfriedianum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1769m, Yusufeli to Sarıgöl km 47,5, N 40° 52` E 41° 18`

- AN03-1113 - *Sempervivum herfriedianum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1769m, Yusufeli to Sarigöl km 47,5, N 40° 52` E 41° 18`
- AN03-1118 - *Sempervivum artvinense*** agg. A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 2086m, Yusufeli to Sarigöl km 53,5, N 40° 51`, E 41° 14`
- AN03-1119 - *Sempervivum herfriedianum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 2086m, Yusufeli to Sarigöl km 53,5, N 40° 51`, E 41° 14`
- AN03-1120 - *Sempervivum artvinense*** agg. A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 2086m, Yusufeli to Sarigöl km 53,5, N 40° 51`, E 41° 14`
- AN03-1121 - *Sempervivum herfriedianum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 2086m, Yusufeli to Sarigöl km 53,5, N 40° 51`, E 41° 14`
- AN03-1122 - *Sempervivum herfriedianum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 2086m, Yusufeli to Sarigöl km 53,5, N 40° 51`, E 41° 14`
- AN03-1123 - *Sempervivum herfriedianum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 2086m, Yusufeli to Sarigöl km 53,5, N 40° 51`, E 41° 14`
- AN03-1124 - *Sempervivum herfriedianum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 2086m, Yusufeli to Sarigöl km 53,5, N 40° 51`, E 41° 14`
- AN03-1126 - *Sempervivum artvinense*** agg. A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 2086m, Yusufeli to Sarigöl km 53,5, N 40° 51`, E 41° 14`
- AN03-1129 - *Sempervivum herfriedianum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 2086m, Yusufeli to Sarigöl km 53,5, N 40° 51`, E 41° 14`
- AN03-1131 - *Sempervivum herfriedianum*** A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1904m, Yusufeli to Sarigöl (Yaylalar) km 50,2, N 40° 52` E 41° 16`
- AN03-1134 - *Sempervivum artvinense*** agg. A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1904m, Yusufeli to Sarigöl (Yaylalar) km 50,2, N 40° 52` E 41° 16`
- AN03-1136 - *Sempervivum artvinense*** agg. A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1904m, Yusufeli to Sarigöl (Yaylalar) km 50,2, N 40° 52` E 41° 16`
- AN03-1138 - *Sempervivum artvinense*** agg. A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1904m, Yusufeli to Sarigöl (Yaylalar) km 50,2, N 40° 52` E 41° 16`
- AN03-1140 - *Sempervivum artvinense*** agg. A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1904m, Yusufeli to Sarigöl (Yaylalar) km 50,2, N 40° 52` E 41° 16`
- AN03-1141 - *Sempervivum artvinense*** agg. A8: Prov. Rize, North Anatolia, Lazistan, Kaçkar Dağları, 1904m, Yusufeli to Sarigöl (Yaylalar) km 50,2, N 40° 52` E 41° 16`
- AN03-1142 - *Sempervivum x feigeanum*** A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 1134m, road Zeytinlik on gravel road km 10,5, N 41° 07` E 41° 48`
- AN03-1143 - *Sempervivum x feigeanum*** A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 1134m, road Zeytinlik on gravel road km 10,5, N 41° 07` E 41° 48`

**AN03-1145 -*Sempervivum x feigeanum*** A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 1134m, road Zeytinlik on gravel road km 10,5, N 41° 07` E 41° 48`

**AN03-1147 -*Sempervivum x feigeanum*** A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 1134m, road Zeytinlik on gravel road km 10,5, N 41° 07` E 41° 48`

**AN03-1149 -*Sempervivum x feigeanum*** A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 1277m, road Zeytinlik on gravel road km 14,1, N 41° 06` E 41° 48`

**AN03-1150 -*Sempervivum x feigeanum*** A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 1277m, road Zeytinlik on gravel road km 14,1, N 41° 06` E 41° 48`

**AN03-1152 -*Sempervivum davisii*** agg. A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 1208m, road Zeytinlik on gravel road km 14,1, N 41° 08` E 41° 52`

**AN03-1165 -*Sempervivum davisii*** agg. A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 88m, road Zeytinlik to Artvin from cross 14,1km, N 41° 08` E 41° 53`

**AN03-1167 -*Sempervivum staintonii*** A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 550m, road Zeytinlik to Artvin from cross 21,3km, N 41° 10` E 41° 50`

**AN03-1168 -*Sempervivum staintonii*** A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 340m, road Artvin to Karçal Dağı km 3, N 41° 10` E 41° 50`

**AN03-1178 -*Sempervivum staintonii*** A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 340m, road Artvin to Karçal Dağı km 3, N 41° 10` E 41° 50`

**AN03-1208 - *Sempervivum artvinense*** agg. A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 545m, road Borçka over Bridge 5,6km, N 41° 15` E 41° 45`

**AN03-1216 - *Sempervivum artvinense*** agg. A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 2330m, road Artvin to Verzirköy direction Karçal Dağı km 29,4, N 41° 16` E 41° 54`

**AN03-1218 - *Sempervivum artvinense*** agg. A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 2330m, road Artvin to Verzirköy direction Karçal Dağı km 29,4, N 41° 16` E 41° 54`

**AN03-1226 - *Sempervivum artvinense*** agg. A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 2330m, road Artvin to Verzirköy direction Karçal Dağı km 29,4, N 41° 16` E 41° 54`

**AN03-1232 - *Sempervivum artvinense*** agg. A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 2330m, road Artvin to Verzirköy direction Karçal Dağı km 29,4, N 41° 16` E 41° 54`

**AN03-1236 - *Sempervivum artvinense*** agg. A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 2330m, road Artvin to Verzirköy direction Karçal Dağı km 29,4, N 41° 16` E 41° 54`

- AN03-1237 - *Sempervivum artvinense*** agg. A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 2330m, road Artvin to Verzirköy direction Karçal Dağı km 29,4, N 41° 16` E 41° 54`
- AN03-1245 - *Sempervivum staintonii*** A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 460m, road Artvin to Ardanuç km 5,5, N 41° 11` E 41° 51`
- AN03-1279 - *Sempervivum staintonii*** A8: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 460m, road Artvin to Ardanuç km 5,5, N 41° 11` E 41° 51`
- AN03-1283 - *Sempervivum davisii*** agg. A9: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 2028m, road Ardahan to Kars cross 965, 3,8 km after Çamlıçatak, N 41° 05` E 42° 49`
- AN03-1292 - *Sempervivum davisii*** agg. A9: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 2028m, road Ardahan to Kars cross 965, 3,8 km after Çamlıçatak, N 41° 05` E 42° 49`
- AN03-1300 - *Sempervivum davisii*** agg. A9: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 2179m, road Çamlıçatak to Kars km 28,3, N 40° 54` E 42° 58`
- AN03-1307 - *Sempervivum davisii*** agg. A9: Prov. Artvin, North Anatolia, Lazistan, 1708m, road Çamlıçatak to Kars km 57,6, near İncesu near a stream, N 40° 43` E 43° 10`
- AN03-1318 - *Sempervivum davisii*** agg. A9: Prov. Kars, East Anatolia, North Armenia, 1994m, road Horasan to Karaorgan km 24,4, N 40° 12` E 42° 13`
- AN03-1327 - *Sempervivum davisii*** agg. B9: Prov. Ağrı, East Anatolia, South Armenia, 2005m, road Horasan to Ağrı km 49, N 39° 47` , E 42° 29`
- AN03-1351 - *Sempervivum davisii*** agg. B9: Prov. Ağrı, East Anatolia, South Armenia, 2076m, road Ağrı to Asagikent, between Cumaçay and Aşağıkent km 8, N 39° 57` E 43° 15`
- AN03-1371 - *Sempervivum davisii*** agg. B9: Prov. Ağrı, East Anatolia, South Armenia, 2121m, road 100 to Yukarışen to Balık Gölü, km 10,9, N 39° 41` E 43° 29`
- AN03-1381 - *Sempervivum davisii*** agg. B9: Prov. Ağrı, East Anatolia, South Armenia, 2121m, road 100 to Yukarışen to Balık Gölü, km 10,9, N 39° 41` E 43° 29`
- AN03-1386 - *Sempervivum davisii*** agg. B9: Prov. Ağrı, East Anatolia, South Armenia, 2277m, Balık Gölü, N 39° 45` E 43° 32`
- AN03-1472 - *Sempervivum davisii*** agg. B9: Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2103m, Pasinler (cross) to Narman km 16, N 40° 06` E 41° 52`
- AN03-1481 - *Sempervivum davisii*** agg. B9: Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2103m, Pasinler (cross) to Narman km 16, N 40° 06` E 41° 52`
- AN03-1488 - *Sempervivum davisii*** agg. A8: Erzurum, East Anatolia, North Armenia, 2336m, Pasinler (cross) to Narman km 24,3, N 40° 09` E 41° 53`
- AN03-1546 - *Sempervivum pisidicum*** C3: Isparta, South Anatolia, Pisidia, 2700m, Dedegöl Dağı (GPS on road in Forest), N 37° 38` E 31° 20`



**AN03-1550 -*Sempervivum pisidicum*** C3: Isparta, South Anatolia, Pisidia, 2700m, Dedegöl Dağı (GPS on road in Forest), N 37° 38` E 31° 20`

**AN03-1552 -*Sempervivum pisidicum*** C3: Isparta, South Anatolia, Pisidia, 2700m, Dedegöl Dağı (GPS on road in Forest), N 37° 38` E 31° 20`

**AN03-1555 -*Sempervivum pisidicum*** C3: Isparta, South Anatolia, Pisidia, 2700m, Dedegöl Dağı (GPS on road in Forest), N 37° 38` E 31° 20`

**AN03-1556 -*Sempervivum pisidicum*** C3: Isparta, South Anatolia, Pisidia, 2700m, Dedegöl Dağı (GPS on road in Forest), N 37° 38` E 31° 20`

**AN03-1557 -*Sempervivum pisidicum*** C3: Isparta, South Anatolia, Pisidia, 2700m, Dedegöl Dağı (GPS on road in Forest), N 37° 38` E 31° 20`