Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 66 (1956)

Artikel: Die Beeinflussung der Viviparie bei einer grönländischen Rasse von Poa alpina L. durch den jahreszeitlichen Licht- und Temperaturwechsel

Autor: Schwarzenbach, F.H.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-46615

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 13.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Die Beeinflussung der Viviparie bei einer grönländischen Rasse von Poa alpina L. durch den jahreszeitlichen Licht- und Temperaturwechsel

Von *F. H. Schwarzenbach*

Eingegangen am 5. Juni 1956

Einleitung

In der Familie der Gräser treten in den drei Gattungen *Poa, Festuca* und *Deschampsia* neben samentragenden Formen auch vivipare Pflanzen auf (Nannfeldt, 1940). Bei Viviparie wandeln sich die Ährchen in Laubsprosse um, die als Bulbillen bezeichnet werden. Bei Reife lösen sich diese Bulbillen von der Mutterpflanze, schlagen auf geeigneten Böden leicht Wurzel und führen auf diese Weise zur vegetativen Vermehrung der Art.

Die Homologie zwischen Ährchen und Bulbillen ist durch vergleichend morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen nachgewiesen; sie wird außerdem durch Rückschläge viviparer Gräser zur Blütenbildung belegt (Schroeter, 1908; Exo, 1916; Turesson, 1926; Scholander, 1934; Zollikofer, 1930; Nannfeldt, 1937).

Poa alpina umfaßt eine Reihe von Kleinformen, von denen eine Anzahl samentragend (f. *fructifera,* f. *seminifera*), andere vivipar (f. *vivipara*) sind. Daneben treten Zwischenformen auf (f. *intermedia,* f. *semivivipara*), bei denen die Rispen nur teilweise verlaubt sind. Zu den Intermediärformen werden im folgenden alle Pflanzen gerechnet, bei denen in der gleichen Rispe neben Bulbillen noch Blüten vorkommen, deren Antheren voll entwickelt sind und aus den Spelzen austreten.

Bei klonaler Vermehrung viviparer Formen von *Poa alpina* konnte Zollikofer (1930) bei ihren verschiedenen Versuchsstämmen neben morphologischen Unterschieden auch Verschiedenheiten im Grad der Verlaubung nachweisen.

Beobachtungen am natürlichen Standort und Kulturversuche haben ergeben, daß samentragende Rassen alpiner Herkunft rein weiterzüchten. Bei bulbillentragenden Pflanzen finden sich neben konstant viviparen Klonen von *Poa alpina* (Schroeter, 1908; Zollikofer, 1930) auch Formen, bei denen Rückschläge zur Blütenbildung auftreten kön-

nen (Hunger, 1887; Weinzierl, 1902; Schuster, 1910; Exo, 1916; Wycherley, 1953).

Über die Vererbung der Vermehrungsweise bei *Poa alpina* ist noch wenig bekannt. Schroeter (1908) faßt die bulbillentragende Form als spontan entstehende, erbliche, mehr oder weniger konstante Mutation auf. Zollikofer (1930) versuchte, Pflanzen aus viviparen Klonen, die spontan vereinzelte Blüten entwickelt hatten, mit samentragenden Formen zu kreuzen. Bei Verwendung der f. *vivipara* als Pollenspender erhielt sie eine beschränkte Zahl keimfähiger Samen, die zu jungen Pflänzchen auswuchsen, vor der Vermehrung aber eingingen. Kreuzungen der f. *intermedia* (beschrieben von Ernst, 1918) mit samentragenden Pflanzen blieben erfolglos.

Zytologische Untersuchungen haben gezeigt, daß bei viviparen Gräsern keine diploiden Formen auftreten (Gustafsson, 1947). Bei viviparen Klonen von *Poa alpina* ließen sich verschiedene Grade von Polyploidie nachweisen (Müntzing, 1940).

Über die Fertilität von Pflanzen, die von viviparer Vermehrung zur Blütenbildung zurückgeschlagen haben, liegen widersprechende Angaben vor. Nach Exo (1916) sind solche Pflanzen samensteril. Zollikofer (1930) weist nach, daß die f. *intermedia* kreuzungssteril ist, während bei Rückschlägen viviparer Pflanzen die Blüten pollenfertil sind. Hunger (1887) stellte demgegenüber fest, daß die Blüten seiner Versuchspflanzen fruchtbar waren.

Über die Samenentwicklung zurückschlagender viviparer Formen ist wenig bekannt. Hunger (1887) hat Selbstbestäubung beobachtet. Bei rein samentragenden Rassen stellte Zollikofer (1930) Selbstfertilität fest. Müntzing (1940) wies nach, daß bei *Poa alpina* f. *seminifera* neben normaler sexueller Vermehrung Agamospermie in allen möglichen Abstufungen vorkommt.

Verschiedentlich wurde schon versucht, durch geeignete Kulturbedingungen die Vermehrungsweise von *Poa alpina* zu beeinflussen. Es ist dabei nie gelungen, samentragende Rassen zur Viviparie umzustimmen. Rückschläge viviparer Formen zur Blütenbildung wurden dagegen mehrmals beobachtet, ohne daß es gelungen wäre, die Umstimmung auf die Wirkung bestimmter Faktoren zurückzuführen. Eine Reihe physiologischer Versuche wurde durch Zollikofer (1930) angesetzt, wobei sie den Einfluß verschiedener Bodenmischungen, von Besonnung und Schatten, von Trockenheit und Feuchtigkeit prüfte. Später hat die gleiche Autorin versucht, die Vermehrungsweise von *Poa alpina* durch Zugabe von Östron, einem tierischen Sexualhormon, zu beeinflussen (Zollikofer, 1939). Bei allen diesen Experimenten ließ sich *Poa alpina* f. *vivipara* nicht zur Blütenbildung zwingen. Auch konnten an samentragenden Stämmen keine Verlaubungen erzielt werden.

Unterlagen für eigene Versuche

Vergleicht man die in der Literatur angeführten Beobachtungen über Rückschläge viviparer Formen von *Poa alpina* zur Blütenbildung, so stellt man fest, daß sich die Vermehrungsweise häufig in den Herbstmonaten ändert. Außerdem treten Rückschläge dann besonders leicht auf, wenn die Pflanzen unter Ausschluß der Winterkälte im Gewächshaus kultiviert werden. Es scheint daher, als ob Frosteinwirkung und Photoperiodismus über die Determination von Ährchen zur Blüten- oder Bulbillenbildung entscheiden.

In diesem Zusammenhang sollen einige Stellen aus der Literatur zitiert werden.

Hunger (1887, S. 31) (zitiert nach Ernst, 1918) schreibt: «Auch *Poa alpina* kultivierte ich zur Feststellung der Erblichkeitsverhältnisse; eine Anzahl Bulbillen wurde im Herbst in Töpfe gepflanzt und ergab größtenteils gegen Weihnacht schwächliche, aber normal blühende Exemplare ohne jede Sprossung; alle Blüten waren fruchtbar.»

Exo (1916, S. 25) (zitiert nach Ernst, 1918) hat folgendes festgestellt: «Von den Bulbillen meines Versuchsfeldes brachte ich anfangs Juli 1912 ungefähr 20 in freies Gartenland. Schon nach $2^1/_2$ Monaten hatten sie blühende Rispen erzeugt, deren Ährchen aus ihren Blüten die Antheren ganz normal an langen Filamenten zur Entleerung von Pollenkörnern hervorstreckten. In den zu dieser Blütezeit untersuchten Ährchen war von einer versuchten Ausbildung vegetativer Knospen nichts zu sehen. Die Viviparie wurde also aufgegeben, die Produktion von Früchten nicht zu Ende geführt.

Im nächsten Frühjahr wurden sämtliche, inzwischen erstarkten Stöcke vivipar; jede ehemalige Bulbille, die zunächst 4 bis 5 blühende Rispen ohne vegetative Knospen erzeugt hatte, lieferte nun vivipare Ährchen tragende Rispen, deren Zahl sich pro Stock auf 20 bis 30 belief.»

Die Feststellungen Exos konnten durch Wycherley (1953) bestätigt werden. Er schreibt in seiner Arbeit auf S. 49: «In London, seminiferous *Poa alpina* was constant. Few viviparous plants of these *Poae* were collected in this investigation, because of their rarity. Three of *Poa alpina* and two of *Poa jemtlandica* were taken; they survived only one year, but produced viviparous culms. Bulbils of *Poa alpina* var. *vivipara* bore flowers at the end of the summer in which they were borne, but produced viviparous inflorescences next spring.»

In der Arbeit von Zollikofer (1930) finden sich nur spärliche Hinweise: «Ein Besuch auf der Fürstenalp im August 1919 lehrte, daß dort sowohl die auf dem Versuchsfeld kultivierten als auch die in der Nähe wildwachsenden Exemplare (der f. *intermedia*) noch stärkere Neigung zur Blütenbildung besaßen. Zwei basale Blüten neben einer Bulbille waren dort häufig, nicht selten auch nichtsprossende Ährchen mit

drei bis fünf Blüten. Auch die f. *vivipara* trat auf dem Versuchsfeld häufiger mit mehr als einer Blüte pro Ährchen neben einer Bulbille auf.»

Aus diesen Angaben geht hervor, daß bei *Poa alpina* f. *vivipara* vom August an eine zunehmende Tendenz zur Entwicklung von Blüten auftritt. Während Zollikofer (1930) an Freilandpflanzen im August abnehmende Verlaubung feststellt, beobachtete Exo (1916) in der zweiten Hälfte September, Hunger (1887) gegen Weihnacht normal blühende Rispen an Pflanzen, die im gleichen Jahr aus Bulbillen gezogen worden waren. Von besonderem Interesse sind die Beobachtungen von Exo (1916) und Wycherley (1953). Beide Autoren stellen fest, daß Freilandpflanzen, die im Herbst geblüht hatten, im folgenden Frühjahr zur Viviparie übergingen.

Auch bei andern Arten der Gattung *Poa* wurde schon vermutet, daß der Vermehrungsmodus durch die photoperiodischen Bedingungen und die Temperaturverhältnisse bestimmt werde. Porsild (1955) gibt unter *Poa arctica* R. Br., die ebenfalls in samentragenden und viviparen Formen auftritt, folgende Hinweise: «To the interesting note by Scholander (1934, p. 81—88) on viviparity in arctic *Poae* may be added that in arctic North America the incidence of viviparity in grasses appears to increase in high latitudes and may be thus controlled by light and temperature. It should be noted, however, that viviparity seems often more prevalent in the presence of animal manure, such as on owl perches, in the proximity of human habitation, and on bird cliff. Although in the *Gramineae* viviparity seems perhaps most common in *Poa* it has been observed also in *Dupontia Fisheri, Arctophila fulva, Arctagrostis arundinacea, Festuca brachyphylla* and *Festuca rubra.* A study of viviparous arctic grasses under controlled light and temperature is most desirable and might provide much needed information on the cause of viviparity.»

Alle diese Unterlagen führten dazu, die Abhängigkeit der Vermehrungsweise bei *Poa alpina* von photoperiodischen Bedingungen und von der winterlichen Frosteinwirkung zu untersuchen.

Auswahl der Versuchspflanzen

Die Versuchspflanzen wurden am 30. August 1949 in der Nähe der Eskimosiedlung Scoresbysund an der Ostküste Grönlands (70° 25′ n. Br.) ausgegraben.

Über die ostgrönländischen Formen von *Poa alpina* finden sich in der dänischen Literatur eine ganze Reihe von Angaben. Gelting (1934, S. 201—206) diskutiert die Taxonomie der ostgrönländischen *Poa alpina* und gibt eine Zusammenstellung aller Fundstellen (bis 1934) der f. *vivipara.* Er stellt fest, daß in Ostgrönland nebeneinander eine samentragende und eine vivipare Varietät vorkommen. Im vegetativen Zustand sind die

beiden Formen morphologisch nicht zu unterscheiden. Dagegen weichen die beiden Varietäten in ihren ökologischen Ansprüchen voneinander ab. Beide Formen wachsen zwar an Stellen mit winterlicher Schneebedeckung; während aber die f. *seminifera* optimale Bedingungen an sonnigen Abhängen mit früh einsetzender Schneeschmelze findet (Soerensen, 1933), bevorzugt die vivipare Varietät Schneetälchen, die erst spät schneefrei werden und die während der ganzen Vegetationsperiode sehr feucht sind.

Meine eigenen Beobachtungen in Ostgrönland in den Sommern 1948 bis 1952 und 1954 (unveröffentlicht) haben diese früheren Befunde bestätigt. Ergänzend läßt sich noch feststellen, daß die Fundorte von *Poa alpina* f. *vivipara* mit wenigen Ausnahmen auf tiefgelegene Gebiete beschränkt sind. Die vivipare Form findet sich vor allem auf Solifluktionsböden am Rande von spät ausapernden Schneetälchen mit karbonatischer oder gemischter Unterlage. Die samentragende *Poa alpina* ist dagegen charakteristisch für stark besonnte Abhänge, an denen der Schnee früh im Sommer schmilzt; sie liebt kristalline Unterlage und ist in Gebirgslagen bis zu 800 Metern über Meer nicht selten.

In Ostgrönland ist *Poa alpina* während des Winterhalbjahres einem scharfen, langanhaltenden Frost ausgesetzt, der durch die wenig mächtige Schneedecke kaum gemildert wird. Die Vegetationsperiode ist außerordentlich kurz. Um Mitte Juni treiben in der Regel die ersten Pflanzen aus; es kann August werden, bis in den letzten Schneetälchen das Pflanzenwachstum einsetzt. Mit den ersten Herbstfrösten, die im Tiefland bereits in der zweiten Hälfte August auftreten, findet der kurze arktische Sommer bereits seinen Abschluß.

Während der Vegetationsperiode wächst *Poa alpina* in Ostgrönland unter Langtagbedingungen. Der Polartag mit seinem Dauerlicht dauert im Fjordgebiet des zentralen Ostgrönland drei Monate; bis zu Beginn der Herbstfröste sinkt die Tageslänge kaum unter 16 Stunden ab.

Anlage der Versuche

Ostgrönländische Pflanzen von *Poa alpina* f. *vivipara* werden in der Schweiz kultiviert, um festzustellen, ob sich die Vermehrungsweise durch die jahreszeitlichen photoperiodischen Schwankungen der gemäßigten Breiten beeinflussen läßt. Gleichzeitig wird der Einfluß der winterlichen Frosteinwirkung auf die Vermehrungsbereitschaft und die Fortpflanzungsweise dieser Versuchspflanzen untersucht.

Zur Abklärung der verschiedenen Fragen werden drei Serien von Versuchspflanzen angesetzt. Das Schema der Versuchsanordnungen findet sich in Figur 1.

Serie A

Mit dieser Serie von 18 Versuchspflanzen soll abgeklärt werden, ob

sich die rein viviparen, ostgrönländischen Stammpflanzen unter Kurztagbedingungen zur Blütenbildung umstimmen lassen.

Figur 1

Schema der Versuchsanordnungen

		A	Kontrollen	B_1	Kontrollen	B_2	Kontrollen	C	Kontrollen
1949	September								
	Oktober		5. Okt. 23. Okt.						
	November		5. Nov.						
	Dezember								
1950	Januar	Freiland			Gewächshaus				
	Februar						21. Febr.		28. Febr.
	März		11. März		13. März		22. März		
	April								
	Mai		20. Mai		15. Mai				
	Juni								8. Juni
	Juli		4. Juli 26. Juli	Freiland	4. Juli 26. Juli		1. Juli	Gewächshaus Freiland	1. Juli
	August								
	September				21. Sept.				
	Oktober								
	November				9. Nov.				
	Dezember								
1951	Januar								
	Februar				1. Febr.				
	März								
	April					Freiland	14. April		
	Mai						19. Mai		
	Juni								
	Juli						1. Juli		
	August						14. August		
	September								
	Oktober								
	November								
	Dezember								
1952	Januar								
	Februar								
	März								
	April								
	Mai						15. Mai		

Serie A: 18 ausgewachsene, vivipare Pflanzen aus Scoresbysund (Ostgrönland).
Serie B_1 und B_2: 20 bzw. 64 Jungpflanzen aus Bulbillengemisch der Stammpflanzen Serie A.
Serie C: Jungpflanzen aus Samen der Versuchspflanze A 22 (Serie B_2).

Die Serie umfaßt die am 30. August 1949 in Scoresbysund ausgegrabenen Stöcke. Die Pflanzen wurden am 13. September 1949 mit ihren

Wurzelballen in der Schweiz eingetopft und samt den Töpfen im Freilandbeet eingegraben. Als Substrat verwendete ich ein Gemisch von je einem Drittel Gartenerde, Sand und Torfmull.

Die Pflanzen dieser Serie wurden mehrmals kontrolliert; die Beobachtungstage sind im Schema der Versuchsanordnung (Figur 1) eingetragen. Die Pflanzen blieben bis zum 26. Juli 1950 unter Kontrolle.

Serie B

Diese Serie wurde angesetzt, um festzustellen, ob die Vermehrungsbereitschaft und die Fortpflanzungsweise von Jungpflanzen, die aus Bulbillen gezogen wurden, durch Winterkälte und jahreszeitlichen Photoperiodismus beeinflußt werden kann.

Die Serie umfaßt zwei Gruppen von Pflanzen. 20 Pflanzen bildeten die erste Reihe (Serie B_1). Sie wurden nach der Keimung während einiger Wochen im Keimbeet gehalten und im Spätherbst 1949 ins Freiland versetzt. Die 64 Pflanzen der zweiten Gruppe (B_2) verblieben bis März 1950 im Gewächshaus, ehe sie ins Freiland verpflanzt wurden.

Die Serie B_1 blieb bis zum 1. Februar 1951 unter Kontrolle; die Versuche mit der Reihe B_2 dauerten bis Mitte Mai 1952.

Serie C

Eine Pflanze aus der Serie B_2 entwickelte im Winter 1949/50 Blüten und setzte spontan Samen an. Diese Samen waren keimfähig; es wurden im Frühjahr 1950 12 Versuchspflanzen aufgezogen und bis zum Herbst 1950 kontrolliert.

Versuchsergebnisse

Beobachtungen an den Pflanzen der Serie A

1. Die Versuchspflanzen verhielten sich uneinheitlich, was die Bereitschaft zur Vermehrung, den Zeitpunkt und die Art der Fortpflanzung betrifft.

2. Sechs von den 18 ostgrönländischen Stammpflanzen blieben nach der Versetzung in die Schweiz vegetativ, die andern kamen in der Zeit vom Oktober 1949 bis Ende Juli 1950 wieder zur Fortpflanzung. Fünf Pflanzen trieben sowohl im Herbst 1949 wie im Sommer 1950 Vermehrungssprosse; ein Stock kam nur im Herbst 1949 zur Reproduktion; die andern sechs Versuchspflanzen schoßten erst im Sommer 1950.

3. Sieben Versuchspflanzen blieben vivipar. Bei vier Stöcken fanden sich in einzelnen Rispen Ährchen, die nur teilweise verlaubt waren; bei der letzten Pflanze trat eine vollständige Umstellung von Bulbillenentwicklung zur Blütenbildung ein (Aufnahmen 1 und 6).

4. Bulbillen wurden in den Monaten Juli bis Oktober beobachtet; Blüten fanden sich nur im Frühling und im Frühsommer; Intermediärsprosse traten im Herbst (Oktober und November 1949) auf.

Tabelle 1

Ergebnisse der Versuchsserie A

Nr.	1949			1950			
	5. Oktober	23. Oktober	5. November	14. März	20. Mai	4. Juli	26. Juli
1	B	*	*	*	F	F	+
2	*	*	*	*	*	B	B
3	*	*	*	*	*	B	B
4	*	*	*	*	*	*	*
5	*	*	*	*	*	*	*
6	*	*	*	*	*	*	*
7	*	*	*	*	*	B	*
8	I	*	*	*	*	B	*
9	B	*	*	*	*	B	B
10	*	*	*	*	*	*	*
11	B	BI	I	*	*	*	B
12	I	I	I	*	*	*	*
13	B	BI	*	*	*	B	B
14	*	*	*	*	*	B	*
15	*	*	*	*	*	*	*
16	*	*	*	*	*	B	+
17	*	*	*	*	*	*	B
18	*	*	*	*	*	*	*

Zeichenerklärung: * Pflanze in vegetativem Zustand.
B bulbillentragender Sproß.
I Rispe mit teilweise verlaubenden Ährchen (Intermediärformen).
F blütentragender Sproß.
+ Pflanze abgestorben.

Diskussion der Ergebnisse

Die Versuchsreihe A zeigt, daß die rein viviparen Versuchspflanzen aus Ostgrönland unter den gegebenen Versuchsbedingungen teilweise oder ganz zur Blütenbildung zurückschlagen können. Daraus wird geschlossen, daß sich die Vermehrungsweise bei *Poa alpina* durch äußere Faktoren beeinflussen läßt.

Die uneinheitliche Reaktion der Pflanzen erlaubt es nicht, eindeutige Beziehungen zwischen der Art der Vermehrung und bestimmten Versuchsbedingungen zu erkennen. Immerhin läßt die Feststellung, daß die Entwicklung von Bulbillen auf den Hoch- und Spätsommer beschränkt ist, vermuten, daß der natürliche jahreszeitliche Wechsel der photoperiodischen Verhältnisse eine wesentliche Rolle spielt.

Die Beobachtung, daß die gleiche Pflanze imstande ist, bulbillen- oder blütentragende Schosse zu treiben, beweist, daß nicht die Pflanze als Individuum, sondern jede einzelne Rispe zur Blüten- oder Bulbillenentwicklung determiniert wird.

Tabelle 2

Ergebnisse der Versuchsserie B_1

Nr.	1950						1951
	13. März	15. Mai	4. Juli	26. Juli	21. Sept.	9. Nov.	1. Februar
A 1	*	+					
A 2	*	+					
A 3	*	*	*	*	+		
A 4	*	*	B	B	+		
A 5	*	*	B	B	*	+	
A 6	*	*	B	B	*	+	
A 7	*	*	B	B	+		
A 8	*	*	*	*	F	*	F
A 9	*	*	*	*	+		
A 10	*	*	B	B	F	F	F
A 11	F	*	*	*	+		
A 12	*	*	*	*	+		
A 13	*	*	B	B	+		
A 14	*	*	B	B	+		
A 15	*	*	B	*	+		
A 16	*	F	+				
A 17	*	*	*	*	+		
A 18	*	*	*	*	*	+	
A 19	*	*	B	B	+		
A 20	*	*	B	B	+		

Zeichenerklärung: * Pflanze vegetativ.
B Pflanze mit Bulbillensprossen.
F Pflanze mit blütentragenden Sprossen.
+ Pflanze abgestorben.

Beobachtungen an den Pflanzen der Serie B_1 (Tabelle 2)

1. Von den 20 Pflanzen der Serie B_1 kamen 13 während der Beobachtungsperiode vom Spätherbst 1949 bis zum 1. Februar 1951 zur Fortpflanzung.

2. Die ersten Fortpflanzungssprosse der einzelnen Pflanzen wurden zu ganz verschiedenen Zeiten beobachtet. Die erste Pflanze setzte bereits am 13. Mai Blüten an, während die meisten Stöcke erst in der zweiten Hälfte Juni zur Fortpflanzung gelangten. Ein letzter Nachzügler kam erst im September 1950 zur Vermehrung.

3. An den beiden Beobachtungstagen im Juli wurden ausschließlich bulbillentragende Sprosse festgestellt. Im Frühjahr und Herbst, soweit überhaupt Reproduktionsschosse gebildet wurden, setzten die Pflanzen Blüten an. Eine einzige Pflanze (A 10) zeigte einen Wechsel von viviparer Vermehrung im Juli zur Blütenbildung im Herbst.

Beobachtungen an den Pflanzen der Serie B_2 (Tabelle 3)

1. Im ersten Jahr gelangten von den 64 Versuchspflanzen nur acht zur Reproduktion. Im zweiten Jahr kamen von den noch lebenden 53

Abbildung 1
Umstimmung von Viviparie zur Blütenbildung bei einer aus Ostgrönland stammenden Versuchspflanze von *Poa alpina* L. var. *vivipara*. Die Pflanze hat im Verlaufe des Frühsommers zahlreiche Blütensprosse entwickelt. Wie diese Aufnahme vom 4.7.1950 zeigt, sind einzelne blütentragende Schosse bereits verblüht; andere befinden sich in voller Blüte, und einige wenige Rispen stehen am Anfang der Entwicklung

Stöcken 52 zur Vermehrung; die letzte Pflanze (A 39) wuchs abnorm, blieb steril und wurde deshalb aus dem Versuch genommen.

Tabelle 3

Ergebnisse der Versuchsserie B_2

Nr.	1950			1951				1952
	21. Febr.	22. März	1. Juli	14. April	19. Mai	1. Juli	14. Aug.	15. Mai
A 21	*	*	*	F	F	FB	+	
A 22	F	F	+					
A 23	*	*	*	*	FI	FB	B	+
A 24	F	+						
A 25	*	*	*	*	FB	B	B	IB
A 26	*	*	*	*	FI	+		
A 27	*	F	+					
A 28	F	F	F	+				
A 29	*	*	*	*	F	F	+	
A 30	*	*	*	*	IB	B	B	B
A 31	*	*	*	*	FIB	IB	+	
A 32	*	*	*	*	FIB	B	B	FIB
A 33	*	*	*	*	FIB	FB	B	B
A 34	*	*	*	*	FIB	FB	B	B
A 35	*	*	*	F	FIB	B	B	I
A 36	*	*	*	*	IB	B	B	IB
A 37	+							
A 38	*	*	*	*	FB	FB	B	I
A 39	*	*	*	*	FIB	B	B	IB
A 40	*	*	*	*	FB	FB	B	IB
A 41	*	*	*	*	FIB	B	B	B
A 42	*	*	*	*	FB	B	B	IB
A 43	*	*	*	*	FIB	FB	B	B
A 44	*	*	*	*	FIB	B	B	IB
A 45	*	*	*	*	IB	B	B	IB
A 46	*	*	*	*	IB	B	B	B
A 47	*	*	*	*	FB	B	B	*
A 48	*	F	+					
A 49	*	*	*	*	FIB	B	B	FB
A 50	*	*	*	*	FIB	B	B	FIB
A 51	*	*	*	*	B	B	B	FB
A 52	*	*	*	*	FI	FB	B	+
A 53	*	*	*	F	FB	B	B	+
A 54	+							
A 55	*	*	*	*	FIB	FB	B	FB
A 56	*	*	*	*	FIB	FB	B	B
A 57	*	*	*	*	FIB	FB	B	B
A 58	*	*	*	*	IB	B	B	+
A 59	*	*	*	F	FI	FB	B	+
A 60	*	F	F	+				

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Nr.	1950			1951				1952
	21. Febr.	22. März	1. Juli	14. April	19. Mai	1. Juli	14. Aug.	15. Mai
A 61	*	*	*	*	FIB	FB	B	B
A 62	*	F	*	*	IB	B	B	B
A 63	*	*	*	*	B	B	B	B
A 64	*	*	*	*	IB	B	B	*
A 65	*	*	*	F	FI	FB	B	+
A 66	*	*	*	*	FIB	FB	B	FIB
A 67	*	*	*	*	IB	B	B	+
A 68	*	*	*	*	IB	B	B	IB
A 69	*	*	*	*	*			
A 70	*	*	*	*	IB	B	B	I
A 71	*	*	*	F	FI	+		
A 72	*	*	*	*	*	F	*	IB
A 73	*	*	*	*	B	B	B	IB
A 74	*	F	*	F	FB	B	B	+
A 75	*	*	*	*	IB	B	B	+
A 76	*	*	*	*	IB	B	B	+
A 77	*	*	*	F	FI	FB	B	B
A 78	*	*	*	*	F	+		
A 79	*	*	*	*	I	B	B	*
A 80	*	*	*	*	IB	B	B	*
A 81	*	*	*	*	FB	B	B	B
A 82	*	+						
A 83	*	+						
A 84	*	+						

Zeichenerklärung s. Tabelle 1, S. 211

2. Die acht Versuchspflanzen, die bereits im ersten Sommer sproßten, brachten, unabhängig von der Jahreszeit, nur Blüten hervor.

3. Im zweiten Sommer ließen sich bei der ersten Kontrolle am 14. April bei sieben Pflanzen die ersten Reproduktionssprosse feststellen, wobei alle Stöcke nur blütentragende Rispen aufwiesen. Am 19. Mai standen 51 Pflanzen in Vermehrung. Drei Stöcke hatten ausschließlich Blühsprosse entwickelt, drei Pflanzen waren rein vivipar, und die übrigen 45 zeigten ein buntes Gemisch von samentragenden, intermediären und viviparen Rispen (Aufnahmen 2—5). Am 1. Juli bildeten, mit einer einzigen Ausnahme (A 72), alle Versuchspflanzen Bulbillen aus, wenn auch bei einer größeren Zahl von Pflanzen noch verdorrende, abgeblühte Samensprosse vorhanden waren. Am 14. August vermehrten sich alle 43 noch lebenden Stöcke durch Bulbillen.

4. Im dritten Frühjahr erfolgte eine einzige Kontrolle am 15. Mai. Von den 32 Versuchspflanzen waren in jenem Zeitpunkt 13 rein vivipar; die übrigen wiesen neben bulbillentragenden Sprossen noch Rispen mit blühenden oder teilweise verlaubenden Ährchen auf.

Diskussion der Ergebnisse

Die Versuche mit den Serien B_1 und B_2 zeigen, daß die Vermehrungsbereitschaft junger Pflanzen durch die Winterkälte wesentlich gefördert

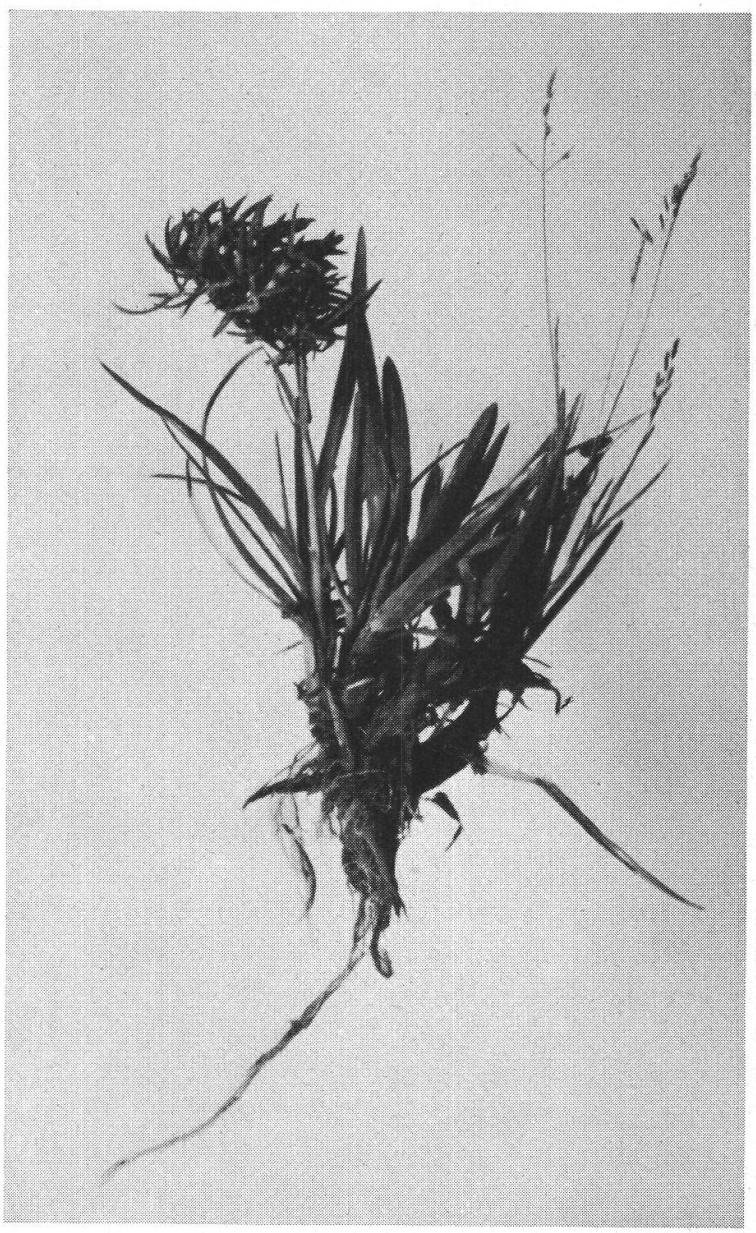

Abbildung 2
Versuchspflanze mit samentragenden Rispen und viviparem Sproß. Pflanze der Versuchsserie B_2.
Aufnahme im Mai 1951

wird. Von den 64 Pflanzen (Serie B_2), die während der Wintermonate im Gewächshaus gehalten wurden, kamen im darauffolgenden Sommer nur 8 (13 %) zur Fortpflanzung. In der Vergleichskultur (Serie B_1) ent-

wickelten von den 20 Pflanzen, die während des Winters im Freiland belassen wurden, deren 13 (65 %) Vermehrungssprosse.

Pflanzen, die nie der Winterkälte ausgesetzt worden sind, entwikkeln, unabhängig von der Jahreszeit, nur Blütensprosse.

Pflanzen, die während des Winters im Freiland belassen worden sind, zeigen in der folgenden Vegetationsperiode eine ausgeprägte Abhängigkeit der Vermehrungsweise von der Jahreszeit. Im Frühling und Herbst werden Blüten angesetzt; im Sommer entwickeln sich ausschließlich Bulbillen; in den Übergangszeiten kommen auf der gleichen Pflanze oft

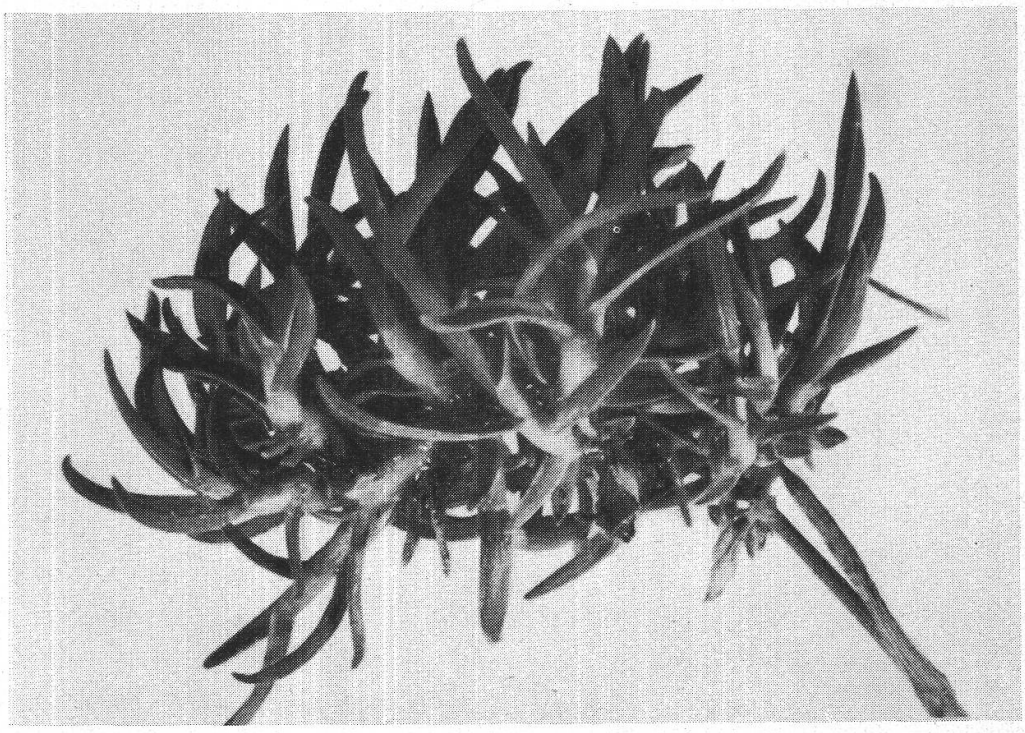

Abbildung 3
Nahaufnahme einer rein viviparen Rispe. Gleiche Versuchspflanze wie in Abbildung 2. Aufnahme im Mai 1951

Rispen mit Bulbillen, Intermediärformen und Blüten nebeneinander vor. Da die einzelnen Vermehrungsschosse je nach den Wachstumsbedingungen in Abständen von Tagen oder wenigen Wochen angelegt werden, spiegeln diese Pflanzen mit gemischter Fortpflanzungsweise den saisonabhängigen Übergang von einer Vermehrungsart zur andern.

Es wird auf Grund dieser Beobachtungen angenommen, daß die Vermehrungsweise von *Poa alpina* durch die photoperiodische Beeinflussung bestimmt wird, sofern die Versuchspflanzen vor der Reproduktion der winterlichen Kälte ausgesetzt waren. Kurztagbedingungen determinieren die ostgrönländische Rasse von *Poa alpina* zur Entwicklung von Blüten; Langtagverhältnisse bewirken den Ansatz von Bulbillen.

Die photoperiodische Determination zur viviparen oder generativen Vermehrung erfolgt auf einem frühen Entwicklungsstadium des Reproduktionssprosses. Vom Zeitpunkt der Determination bis zur vollständigen Ausbildung von Blüten oder Bulbillen verstreichen mehrere Wo-

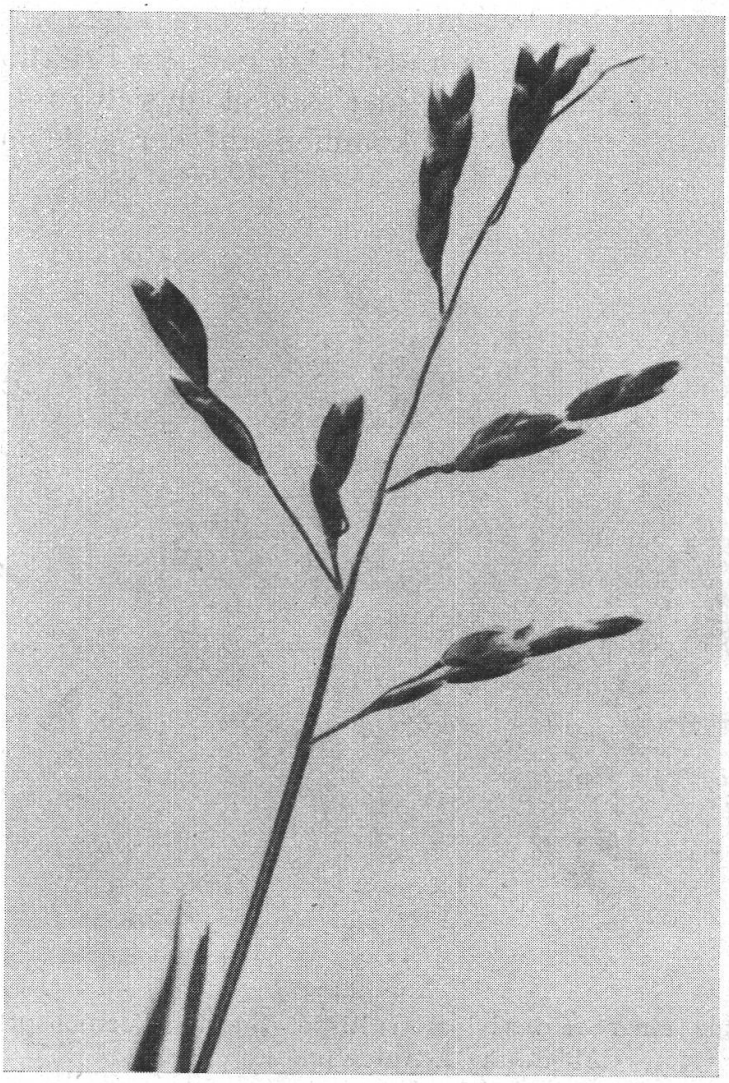

Abbildung 4
Nahaufnahme einer samentragenden Rispe; die reifen Achänen sind deutlich sichtbar. Gleiche Versuchspflanze wie in Abbildung 2. Aufnahme im Mai 1951

chen. Dieser Schluß ergibt sich aus der Beobachtung, daß der Zeitraum, in welchem Bulbillen beobachtet werden, um mehr als einen Monat hinter der astronomisch bedingten Langtagperiode nachhinkt.

Ergebnisse der Serie C

In der Serie C wurden Samen, die sich spontan an der Versuchspflanze A 22 (Serie B_2) gebildet hatten, ausgesät. Nach der erfolgreichen

Keimung, die keinerlei Hemmungserscheinungen erkennen ließ, versetzte ich Mitte April die mehrwöchigen Jungpflanzen ins Freiland. Alle 12 Versuchspflanzen kamen in der ersten Hälfte Juni zur Blüte; am 1. Juli waren die meisten Schosse bereits abgeblüht; der Austrieb junger Blütensprosse

Abbildung 5
Nahaufnahme einer verlaubenden Rispe von *Poa alpina*. Pflanze der Versuchsserie B_2. Aufnahme im Juni 1951

war schwach. Im September gingen die Versuchspflanzen ein, ohne daß je Bulbillen entwickelt worden wären.

Diskussion der Ergebnisse

Eine Reihe von Beobachtungen sprechen dafür, daß die Samenpflanze A 22 apomiktische Fruchtbildung aufwies. Auffällig war bereits

der reiche Samenansatz der isoliert stehenden Pflanze. Diesem Argument kann jedoch keine allzu große Bedeutung zugemessen werden, da Zollikofer 1930 bereits eine hohe Selbstfertilität für samentragende Formen von *Poa alpina* nachgewiesen hat. Einen weiteren Hinweis auf amiktische Vermehrungsweise bildet aber die gute Keimfähigkeit der Samen; ist doch nicht ausgeschlossen, daß sich in der rein viviparen ostgrönländischen Rasse von *Poa alpina* im Lauf der Zeit ein Chromosomensatz herausgebildet und konserviert hat, der zu Komplikationen in der Reifeteilung führen könnte. Im übrigen zeigte die vergleichende Untersuchung der 12 Versuchspflanzen eine außerordentlich geringe morphologische und physiologische Variabilität, so daß vermutet wird, daß es sich um eine rein maternelle, apomiktisch erzeugte Nachkommenschaft handelt. Leider fehlen Untersuchungen über die Zytologie und die Embryologie dieser Versuchspflanzen.

Die Serie bestätigt die Beobachtung, daß bei Pflanzen, die nicht der Winterkälte ausgesetzt waren, auch unter Langtagbedingungen keine Bulbillen angesetzt werden.

Zusammenfassung

1. Es werden Versuche angesetzt, um festzustellen, ob sich die vivipare Vermehrungsweise einer ostgrönländischen Rasse von *Poa alpina* durch Änderung der Kulturbedingungen beeinflussen läßt.

2. Achtzehn rein vivipare Versuchspflanzen aus Ostgrönland wurden im Herbst 1949 in die Schweiz verbracht und im Freiland ausgesetzt. Unter dem Einfluß des jahreszeitlichen Temperatur- und Lichtwechsels schlug eine Pflanze vollständig zur Blütenentwicklung um (Abbildungen 1 und 6); bei vier Stöcken fanden sich Ährchen mit teilweiser Verlaubung. Sieben Pflanzen behielten die vivipare Vermehrung bei, und die übrigen sechs kamen während der Beobachtungsperiode überhaupt nicht mehr zur Reproduktion. Die Blütenbildung erfolgte im Herbst, Frühjahr und Frühsommer; Rispen mit nur teilweiser Verlaubung fanden sich im Herbst 1949.

3. Aus Bulbillen der grönländischen Stammpflanzen gezogene und im Herbst 1949 ins Freiland versetzte Jungpflanzen kamen im folgenden Jahr zum größeren Teil zur Vermehrung (13 von 20 Pflanzen). Der Austrieb der Fortpflanzungssprosse erfolgte zu ganz verschiedenen Zeiten. Im Frühling und Herbst wurden blütentragende Schosse gebildet; im Hochsommer dagegen beobachtete ich ausschließlich Bulbillenbildung. Eine Pflanze wechselte von der Viviparie im Sommer zur Blütenentwicklung im Herbst.

4. Von 64 aus Bulbillen gezogenen Jungpflanzen, die während des Winters im Gewächshaus gehalten wurden, kamen im ersten Sommer nur acht zur Vermehrung. Diese Stöcke entwickelten ausschließlich Blüten.

Nach der Versetzung ins Freiland trieben im nächsten Jahr von den 52 noch lebenden Versuchspflanzen deren 51 Vermehrungsschosse. Im Frühjahr und Herbst setzten die Pflanzen Blüten an; im Hochsommer

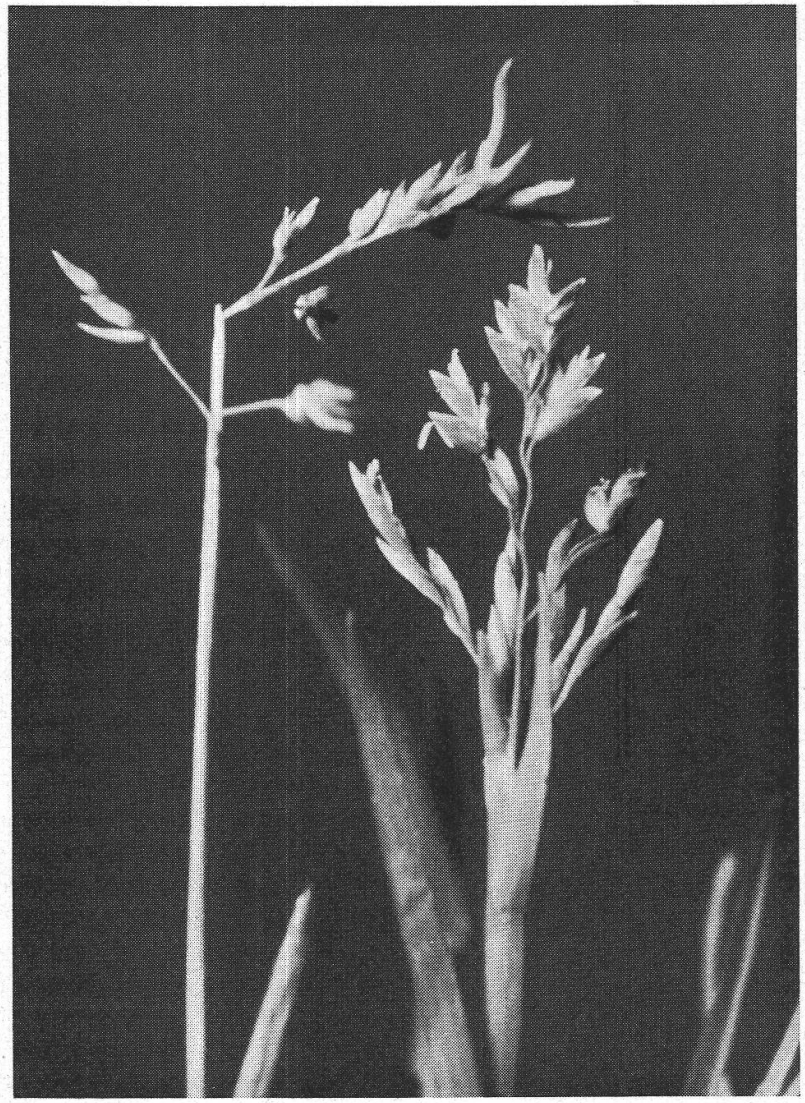

Abbildung 6
Versuchspflanze mit einer teilweise verlaubenden und einer blütentragenden Rispe. Der Sproß links (vor der Aufnahme geknickt) entwickelte im Oktober 1949 zwei endständige Bulbillen neben teilweise verlaubenden Ährchen. Das Schoß rechts wurde drei Wochen später getrieben und setzte ausschließlich Blüten an. Aufnahme am 5. November 1949

entwickelten sich ausschließlich vivipare Rispen. In den Zwischenzeiten ließen sich häufig Ährchen mit nur teilweiser Verlaubung feststellen. Eine größere Anzahl Versuchspflanzen wechselte die Vermehrungsweise. Die Beobachtungen während der dritten Vegetationsperiode decken sich mit den Feststellungen im zweiten Sommer (Aufnahmen 2—5).

5. Aus den spontan angesetzten Samen einer zur Blütenentwicklung umgestimmten Versuchspflanze wurden im Frühjahr 1950 zwölf Pflänzchen aufgezogen, die nach wenigen Wochen bereits blühten und fruchteten. Es wird vermutet, daß in diesem Fall apomiktische Fortpflanzung auftrat.

6. Aus den Versuchen wird geschlossen, daß die Bulbillenbildung bei der ostgrönländischen Form von *Poa alpina* nur dann auftritt, sofern die Pflanzen vor dem Schossen der winterlichen Kälte ausgesetzt worden sind und wenn während der Vegetationsperiode, in welcher die Sproßbildung einsetzt, Langtagbedingungen einwirken. Ohne Kälteeinwirkung werden bei verminderter Vermehrungsbereitschaft, unabhängig von der Tageslänge, ausschließlich Blüten angesetzt. Nach Frosteinwirkung entwickeln sich unter Kurztagverhältnissen blütentragende Sprosse.

7. Die Versuche haben gezeigt, daß die photoperiodische Induktion der Vermehrungsweise einige Wochen vor der morphologisch feststellbaren Differenzierung der Ährchen eintritt.

Nachwort

Durch das Entgegenkommen von Prof. Dr. H. Wanner, Direktor des Institutes für Allgemeine Botanik der Universität Zürich, konnten die Versuchspflanzen im Gewächshaus und im Garten des Institutes gehalten werden.

Die Versuchspflanzen sammelte ich in Ostgrönland als Teilnehmer der Dänischen Ostgrönlandexpedition 1949 unter Leitung von Dr. Lauge Koch. Dem Expeditionsleiter danke ich für die Möglichkeit, an mehreren solchen Forschungsreisen teilzunehmen, sowie für die Erlaubnis zur Publikation dieser Ergebnisse außerhalb der offiziellen dänischen Grönlandpublikationen «Meddelelser om Grønland».

Literaturverzeichnis

Christoff, M. A., 1942. Jahrbuch der Universität der Heil. Klim. Ochrid Sofia, Fakultät Land- und Forstwirtschaft, **20,** 169—178.

Ernst, A., 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena, 666.

Exo, A., 1916. Poa alpina und die Erscheinung der Viviparie bei ihr. Diss. Bonn, 55.

Gelting, P., 1934. Studies on the vascular plants of East Greenland between Franz Josef Fjord and Dove Bay (Lat. 73°15′—76°20′ n.). Meddelelser om Grønland, København, **101,** Nr. 2, 337.

Goebel, E., 1880. Botanische Zeitung, **38,** 753 ff.

Gustafsson, A., 1948. Apomixis in higher plants. (Three parts.)
— 1946 I. The mechanism of apomixis. Lunds Universitets Arsskrift. N. F. Avd. 2, Bd. 42, Nr. 3. Kungl. Fysiografiska Sällskapets Handlingar. N. F. Bd. **57,** Nr. 3, 68.
— 1947 II. The causal aspect of apomixis. Lunds Universitets Arsskrift. N. F. Avd. 2, Bd. 43, Nr. 2. Kungl. Fysiografiska Sällskapets Handlingar. N. F. Bd. **58,** Nr. 2, 69—180.
— 1947 III. Biotype and species formation. Lunds Universitets Arsskrift. N. F. Avd. 2, Bd. 43, Nr. 12. Kungl. Fysiografiska Sällskapets Handlingar. N. F. Bd. **58,** Nr. 12, 181—370.
Lawrence, W. E., 1945. American Journal of Botany, **32,** 298—314.
Hunger, E., 1887. Über einige vivipare Pflanzen. Diss. Rostock.
Müntzing, A., 1933. Hereditas, **17,** 131—154.
— 1940. Hereditas, **26,** 115—190.
— 1946. Hereditas, **32,** 127—129.
Nannfeldt, J. A., 1937. Bot. Notiser (Lund), 1—27.
— 1940. Symb. Botan. Upsal. IV, Nr. 4, 1—85.
Nygren, A., 1949. Hereditas, **35,** 27—31.
Porsild, A. E., 1955. The vascular plants of the Western Canadian Arctic Archipelago. National Museum of Canada. Bulletin Nr. 135, 226.
Scholander, P. F., 1934. Vascular plants from Northern Svalbard. Skrifter om Ishavet og Svalbard. Nr. 62, 153.
Schroeter, C., 1908. Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich. 806.
Schuster, J., 1910. Flora, **100,** 213—266.
Schwarzenbach, F. H., 1953. Experientia, **IX/3,** 96—98.
Soerensen, Th., 1933. The vascular plants of East Greenland from 71°00′—73°30′ n. Lat. Meddelelser om Grønland. København, **101,** Nr. 3, 177.
Turesson, G., 1926. Hereditas, **8,** 161—206.
Weinzierl, Th., 1902. Alpine Futterbauversuche. Wien
Wycherley, P. R., 1953. Watsonia, **3,** Pt. 1.
Zollikofer, Clara, 1930. Jahrbuch der St.-Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft, **65,** 99—117.
— 1939. Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft, **49,** 427—428.