Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 114 (1993)

Artikel: Biosystematisch-ökologische Untersuchungen an den "Erigeron"-Arten ("Asteraceae") der Alpen = Biosystematic-ecological investigations on the "Erigeron" species ("Asteraceae") of the Alps

Autor: Huber, Walter

Kapitel: 9: Genetik

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308978

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: 15.07.2025

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

9. GENETIK

9.1. BESTÄUBUNGSEXPERIMENTE

9.1.1. Selbstbestäubungen

Die an rund 270 Blütenköpfen im Gewächshaus durchgeführten Selbstbestäubungen belegen, dass alle *Erigeron*-Arten der Alpen selbstfertil sind (Tab. 28).
Pro Blütenkopf wurden je nach Taxon 3-17 Nachkommen erhalten. Dies ist im Vergleich zu der in einem Kopf vorhandenen Anzahl Blüten (meist 100-200 bei *E. uniflorus, E. gaudinii, E. acer* und *E. angulosus*; meist 150-300 bei *E. alpinus, E. neglectus, E. glabratus* und *E. atticus*) wenig. In einigen Fällen wurden die Blütenköpfe durch Pollen desselben Kopfes oder eines benachbarten Kopfes desselben Individuums aktiv bestäubt; meistens aber wurde der Blütenkopf sich selbst überlassen und nur vor Fremdbestäubung geschützt. Zwischen den verschiedenen Methoden wurden keine signifikanten Unterschiede beobachtet. Die geringe Nachkommenzahl kann mit der höchstens einmaligen Aktivbestäubung, der Abschirmung der Köpfe vor Insektenbesuch sowie mit suboptimalen Keimungsbedingungen zusammenhängen. Ob sich die verschiedenen Blütentypen (Zungen-, Röhren-, Fadenblüten) bezüglich Selbstbestäubung unterschiedlich verhalten, wurde nicht untersucht. Ohne Manipulation beziehungsweise Insektenbesuch kommen die sich zuerst öffnenden, weiblichen Zungen- und Fadenblüten kaum in Kontakt mit dem

Tab. 28. Experimentelle Selbstbestäubungen an den *Erigeron*-Arten der Alpen.
Experimental self-pollinations of the Erigeron species from the Alps.

Taxon	bestäubte Blütenköpfe	Anzahl Nachkommen
E. alpinus	32	96
E. neglectus	7	116
E. glabratus ssp. *glabratus*	23	237
E. uniflorus	38	348
E. atticus	5	25
E. gaudinii	13	121
E. acer	53	143
E. angulosus	96	1660

Pollen der sich später entwickelnden zwittrigen Röhrenblüten. Bei den Röhrenblüten beladen sich die Spitzen der aufstossenden Griffel bei der Blütenöffnung automatisch mit Pollen. Während am Anfang die Narben an den Innenseiten der noch zusammengeneigten Griffeläste für Pollen unzugänglich sind, ist eine Selbstbestäubung nach deren Öffnung möglich. Vielfach scheinen sich die Griffeläste auch für eine Bestäubung zu wenig emporzustrecken und nur der Abstreifung des Pollens zu dienen (vgl. VIERHAPPER 1906).
Ob bei den untersuchten *Erigeron*-Arten auch apomiktische Fortpflanzung vorkommt, wurde nicht geprüft. Diese Möglichkeit ist aber aufgrund der durchwegs diploiden Chromosomenzahlen (Kap. 8.1) unwahrscheinlich.
Erigeron-Populationen zeichnen sich durch eine ausgeprägte genetische Uniformität aus (HUBER und LEUCHTMANN 1992); Selbstbestäubungen scheinen in der Natur eine bedeutende Rolle zu spielen.

9.1.2. Kreuzungsversuche zwischen *Erigeron* und *Aster*

Zur Absicherung der Gattungsgrenzen schien es interessant, Kreuzungsversuche der *Erigeron*-Arten mit der äusserlich ähnlichen Gattung *Aster* vorzunehmen (Tab. 29). Insgesamt 44 Blütenköpfe von sechs verschiedenen *Erigeron*-Taxa wurden mit Pollen von *Aster alpinus* L. und *A. amellus* L. bestäubt und sämtliche 161 zur Blüte gekommenen (von insgesamt etwa 700 erhaltenen) Nachkommen untersucht. Die verwendeten *Aster*-Populationen schweizerischer Herkunft sind wie die *Erigeron*-Arten diploid mit 2n=18 (HUBER und BALTISBERGER 1992). Alle Nachkommen erwiesen sich aufgrund der äusseren Merkmale als muttergleich; die Arten der beiden Gattungen

Tab. 29. Kreuzungsversuche verschiedener *Erigeron*-Arten der Alpen mit *Aster alpinus* und *A. amellus*.
Crossing experiments of various Erigeron species from the Alps with Aster alpinus, and A. amellus.

♀ / ♂	*A. alpinus*		*A. amellus*	
	bestäubte Blütenköpfe	untersuchte Nachkommen	bestäubte Blütenköpfe	untersuchte Nachkommen
E. alpinus	1	-	3	8
E. glabratus ssp. *glabratus*	7	14	4	-
E. uniflorus	6	11	5	20
E. gaudinii	-	-	3	-
E. acer	3	2	5	52
E. angulosus	3	20	4	34

scheinen genetisch vollständig voneinander getrennt. Auch in der Natur, wo *Aster alpinus* häufig mit *Erigeron*-Taxa, insbesondere *E. alpinus, E. neglectus* und *E. glabratus* subsp. *glabratus,* vorkommt (vgl. Kap. 5) und *Aster amellus* hie und da zusammen mit *E. acer* gefunden wird, konnten nie Zwischenformen beobachtet werden.
Kreuzungsversuche zwischen den untersuchten *Erigeron*-Arten mit den neophytischen Tieflandsippen *Erigeron annuus* (L.) Pers. s.l., *E. karvinskianus* DC. und *Conyza canadensis* (L.) Cronq. (*E. canadensis* L.) wurden nicht durchgeführt. *C. canadensis* soll mit *E. acer* einen natürlichen, sterilen Bastard mit verkümmerten Antheren ohne Pollen hervorbringen (VIERHAPPER 1906, WAGENITZ 1964/1965).

9.1.3. F_1-Kreuzungen zwischen *Erigeron*-Arten

Von den 72 möglichen Kombinationen zwischen den neun *Erigeron*-Taxa der Alpen (reziproke Kreuzungen als zwei gezählt) wurden 52 experimentell durchgeführt; von 45 Kombinationen konnten insgesamt 1242 blühende Nachkommen mittels verschiedener Methoden (Kap. 9.3) auf ihre Bastardherkunft geprüft werden (Tab. 30, Fig. 12). Bei 33 der 45 Kombinationen konnten die Nachkommen oder ein Teil davon als Bastarde identifiziert werden; im Total wurden 349 experimentelle F_1-Hybridpflanzen (28% der untersuchten Nachkommen) nachgewiesen. Die restlichen, muttergleichen Nachkommen müssen durch Selbstbestäubungen hervorgegangen sein, welche im Experiment nicht verhindert werden konnten (vgl. Kap. 3.4, 9.1.1). Die grossen Unterschiede der Bastardanteile in der Nachkommenschaft verschiedener Kombinationen (3-100%, siehe Fig. 12) lässt keine Gesetzmässigkeiten erkennen. In den zwölf Fällen, bei denen sich alle Nachkommen als muttergleich herausstellten, konnten meist nur wenige blühende Pflanzen untersucht werden. Es kann also daraus kaum geschlossen werden, dass die betreffenden Taxa genetisch voneinander getrennt sind. Einige weitere Kombinationen wurden versucht, aus denen zwar Nachkommen hervorgingen, welche aber wegen ausbleibender Blüte nicht beurteilt werden konnten (Tab. 30).
Ohne Berücksichtigung reziproker Kreuzungen sind insgesamt 36 Bastardkombinationen möglich; bei 31 Kombinationen konnten blühende Nachkommen untersucht werden und in 23 dieser Fälle wurden Bastarde erhalten. Dass zwischen einigen Arten keine Kreuzungsversuche ausgeführt werden konnten, ist durch das spärliche Blühen mancher kultivierter Populationen, insbesondere bei *E. atticus*, bedingt.

Tab. 30. Experimentelle Kreuzungen zwischen den *Erigeron*-Arten der Alpen. Bedeutung der Zahlen in den Feldern: oben links: Anzahl bestäubte Blütenköpfe, oben rechts: Anzahl Keimpflanzen, unten links: Anzahl untersuchter Nachkommen, unten rechts (fett): Anzahl nachgewiesener Bastarde.
Experimental crossings among the Erigeron species from the Alps. Meaning of the numbers in the fields: above left: number of pollinated capitula, above right: number of seedlings, below left: number of investigated offspring, below left (bold): number of hybrids proved.

♀ \ ♂	*alpinus*	*neglectus*	*glabratus* ssp. *glabratus*	*glabratus* ssp. *candidus*	*uniflorus*	*atticus*	*gaudinii*	*acer*	*angulosus*
alpinus		2 1	1 38	——	1 5	5 89 14 **0**	16 151 8 **4**	12 283 10 **10**	——
neglectus	1 19 6 **1**		2 4 1 **0**	2 42	3 63 10 **5**	——	13 91 29 **16**	2 57 13 **13**	——
glabratus ssp. *glabratus*	9 37 11 **1**	6 146 41 **0**		1 8 8 **0**	7 78 18 **6**	3 3 2 **0**	9 50 17 **0**	9 148 32 **12**	5 75 25 **1**
glabratus ssp. *candidus*	3 22 16 **5**	5 30 18 **10**	1 4		——	1 0	3 33 9 **0**	2 19 13 **13**	——
uniflorus	10 78 37 **1**	8 140 19 **1**	12 218 27 **2**	3 36 14 **4**		3 13 8 **6**	20 110 42 **17**	15 358 67 **26**	8 214 89 **68**
atticus	——	——	——	——	——		7 203 59 **3**	——	——
gaudinii	4 58 16 **3**	2 15 13 **0**	——	——	4 54 13 **2**	1 21 9 **2**		4 119 12 **10**	2 20 2 **1**
acer	5 134 26 **25**	——	5 72 3 **0**	——	——	5 234 22 **0**	11 730 133 **32**		16 610 13 **2**
angulosus	2 53 21 **0**	——	5 28 9 **0**	5 28	2 86 57 **6**	——	23 940 220 **36**	14 251 10 **5**	

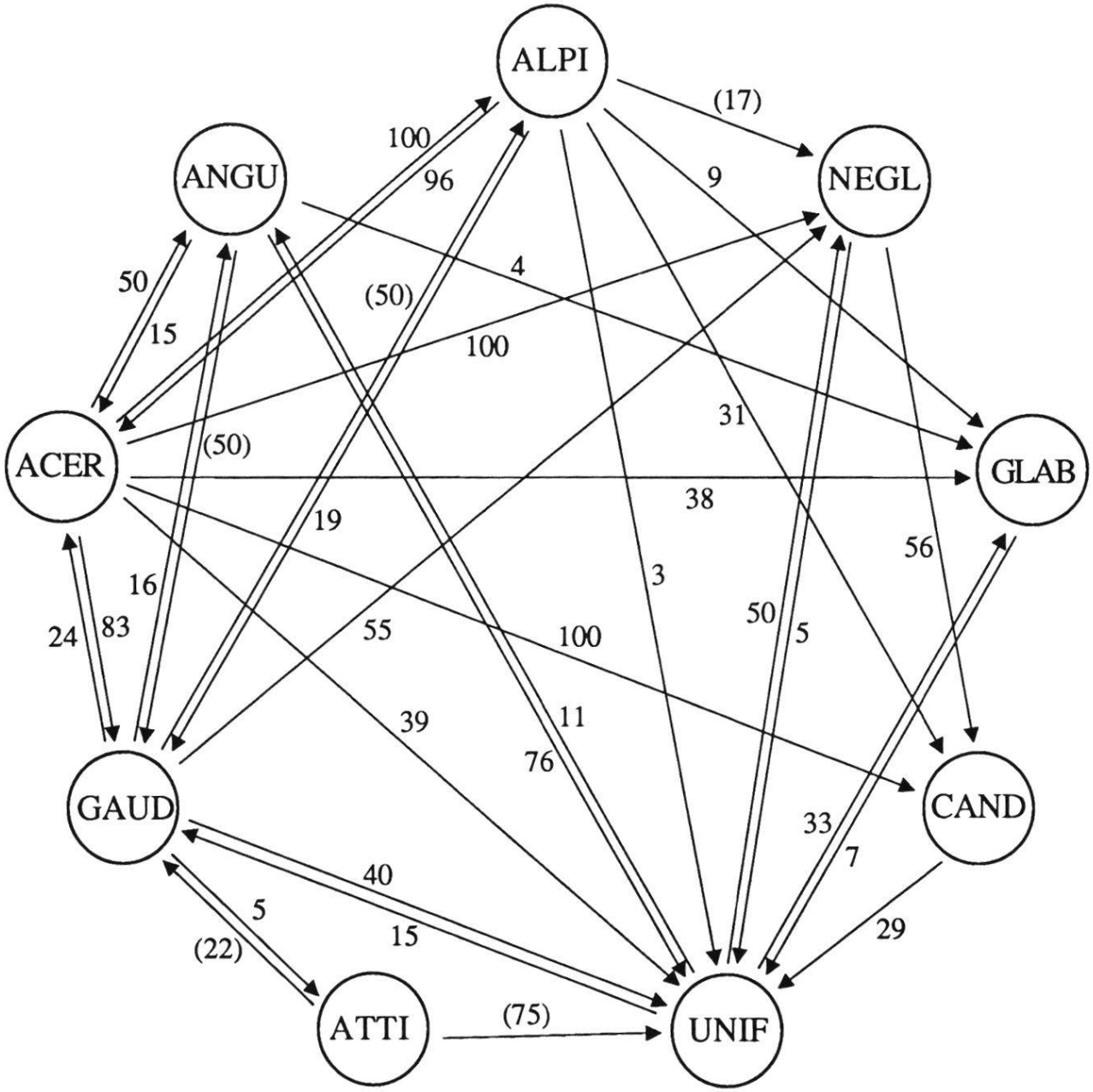

Fig. 12. Experimentelle Kreuzungen zwischen den *Erigeron*-Taxa der Alpen. Die Namen der Arten und Unterarten (GLAB, CAND) sind mit den ersten vier Buchstaben abgekürzt. Die Zahlen geben die Prozente an Bastardpflanzen bezüglich der Gesamtzahl untersuchter Nachkommen einer Kombination an; sie stehen in Klammern, falls weniger als zehn Nachkommen untersucht wurden. Die Pfeile geben die Kreuzungsrichtung an; die Pfeilspitze zeigt auf die Mutterpflanze.

Experimental crossings among the Erigeron taxa of the Alps. The names of species and subspecies (GLAB, CAND) are abbreviated by the first four letters. The numbers represent the percentage of hybrid plants relative to the total of investigated descendants of a combination, they are put in parentheses if less than ten descendants were investigated. The arrows indicate the crossing direction pointing at the mother plant.

Aus den Ergebnissen der experimentellen F_1-Kreuzungen folgt, dass Bastarde zwischen allen oder fast allen *Erigeron*-Arten der Alpen möglich sind und dass kaum genetische Barrieren bestehen. Die Bastardierungsfähigkeit ist unabhängig davon, ob die Taxa häufig in der Natur zusammen vorkommen (*E. alpinus, E. neglectus, E. glabratus* subsp. *glabratus, E. uniflorus*) oder ob sie geographisch (*E. glabratus* subsp. *candidus*) oder ökologisch (*E. gaudinii, E. angulosus*) isoliert sind. Der Anteil von durchschnittlich 28% F_1-Hybriden in der untersuchten Nachkommenschaft ist in Anbetracht der meist nur einmalig durchgeführten Bestäubung der Blütenköpfe hoch.

9.1.4. F_2-Kreuzungen

Es wurden sowohl experimentelle Rückkreuzungen wie auch Tripelkreuzungen durchgeführt. In Tabelle 31 sind alle Kombinationen aufgeführt, aus denen auswertbare (blühende) Nachkommen hervorgingen. Dabei wurden insgesamt 39 Blütenköpfe bestäubt und 280 Nachkommen erhalten. Zehn Rückkreuzungen von *E. uniflorus* x (*E. uniflorus* x *E. gaudinii*) und *E. uniflorus* x (*E. uniflorus* x *E. angulosus*) sowie zwölf Tripelbastarde von (*E. uniflorus* x *E. acer*) x *E. gaudinii* und (*E. uniflorus* x *E. angulosus*) x *E. gaudinii* konnten aufgrund morphologischer Marker und Fertilitätsuntersuchungen nachgewiesen werden (siehe Kap. 9.3).
Insgesamt waren 19% der Nachkommen F_2-Bastarde, die restlichen erwiesen sich als muttergleiche Selbstbestäubungen. Durch diese Ergebnisse wird belegt, dass Kreuzungen zwischen verschiedenen *Erigeron*-Arten über mehrere Generationen möglich sind. Bastardierungen und daraus hervorgehende

Tab. 31. Experimentelle F_2-Kreuzungen zwischen den *Erigeron*-Arten der Alpen.
Experimental F_2-crossings among the Erigeron species of the Alps.

Kombination ♀		♂	untersuchte Nachkommen	nachgewiesene F_2-Bastarde
glabratus ssp.*glabratus*	x	*(uniflorus* x *gaudinii)*	3	0
uniflorus	x	*(neglectus* x *gaudinii)*	17	0
uniflorus	x	*(uniflorus* x *gaudinii)*	63	1
uniflorus	x	*(uniflorus* x *acer)*	5	0
uniflorus	x	*(uniflorus* x *angulosus)*	9	9
(uniflorus x *acer)*	x	*gaudinii*	11	10
(uniflorus x *angulosus)*	x	*atticus*	5	0
(uniflorus x *angulosus)*	x	*gaudinii*	2	2

Genintrogressionen dürften für die Verwischung der Artgrenzen verantwortlich sein, wie sie an natürlichen Kontaktstandorten verschiedener *Erigeron*-Taxa oft beobachtet wurden (vgl. Kap. 4.2, 9.4), und könnten auch für die Evolution der Arten von Bedeutung gewesen sein.

9.2. KEIMUNG

In Vorversuchen wurde die Keimfähigkeit von *Erigeron*-Samen natürlicher Herkunft nach verschiedenen Vorbehandlungsweisen und ohne Vorbehandlung (vgl. Kap. 3.5) getestet. Da bei diesen Versuchen bereits ohne Samenvorbehandlung eine durchschnittliche Keimungsrate von 58% ermittelt wurde und die Vorbehandlungen keine oder höchstens eine Steigerung von 20% bewirkten (Tab. 32), wurde in Anbetracht der grossen Menge der aus den Bestäubungsexperimenten hervorgegangenen Samen auf eine Vorbehandlung verzichtet. Bedeutender als Vorbehandlungen wirkt sich die Herkunft und/oder der Zustand des Samenmaterials aus: Beim Vergleich der Keimungsraten (ohne Samenvorbehandlung) verschiedener Arten und Populationen wurde eine beträchtliche Streuung festgestellt (1-92%, siehe Tab. 33). Nach SCHÜTZ (1989) keimen Samen alpiner *Asteraceae* nach einer zusätzlichen Lagerung von einigen Monaten meist signifikant schneller und besser.
Die aus den Bestäubungsexperimenten hervorgegangenen Keimungszahlen lassen sich nicht direkt mit den obigen Keimungsraten vergleichen, da im Experiment stets alle Samen eines Kopfes ausgesät wurden. Dabei war jeweils ein grosser Teil der Samen schlecht entwickelt (wesentlich dünner als die anderen, gut ausgebildeten) und vermutlich steril. Zur Ermittlung der Keimungsraten natürlich gebildeter Samen wurden hingegen nur gut entwickelte Samen berücksichtigt. Bei experimentellen Selbstbestäubungen keimten je nach *Erigeron*-Taxon 3-17 (durchschnittlich 9) Nachkommen pro Blütenkopf, wobei sich kein charakteristischer Unterschied zwischen aktiv bestäubten und sich selbst überlassenen Köpfen zeigte, bei Bestäubungen mit *Aster*-Pollen keimten 1-43 (durchschnittlich 14) Nachkommen pro Kopf, bei intragenerischen *Erigeron*-Kreuzungen 0-66 (durchschnittlich 17) (vgl. Tab. 28-30). Als Vergleich zu diesen Ergebnissen können einige experimentelle Fremdbestäubungen herangezogen werden (dabei kann bei den gekeimten Nachkommen nicht entschieden werden, zu welchen Teilen sie aus Selbstbestäubungen und effektiven Fremdbefruchtungen entstanden sind): Bei *E. glabratus* subsp. *glabratus* (9 Blütenköpfe fremdbestäubt) wurden im Mittel 23 Keimpflanzen pro Kopf erhalten, bei *E. uniflorus* (9 Köpfe) 10 und bei *E.*

angulosus (46 Köpfe) 62 Keimpflanzen. Die Keimungszahlen bei Selbstbestäubungen und Kreuzungen liegen in der gleichen Grössenordnung oder nur unwesentlich tiefer als die Keimungszahlen bei Fremdbestäubungen.

Tab. 32. Keimungsraten von *Erigeron*-Samen nach verschiedenen Vorbehandlungen. Pro Vorbehandlungsweise wurden 200 Samen getestet (je 50 von *E. alpinus* und *E. glabratus* subsp. *glabratus*, je 25 von *E. uniflorus*, *E. atticus*, *E. acer* und *E. angulosus*).
Germination rates of Erigeron seeds after various pretreatments. 200 seeds per pretreatment were tested (50 each of E. alpinus and E. glabratus subsp. glabratus, 25 each of E. uniflorus, E. atticus, E. acer, and E. angulosus).

Vorbehandlung	Keimungsraten (%)	
	Mittelwert	Standardabweichung
3°C, 2 Wochen, feucht	78	18
3°C, 4 Wochen, feucht	67	33
3°C, 6 Wochen, feucht	70	33
3°C, 6 Wochen, trocken	49	27
keine	58	31

Tab. 33. Keimungsraten von *Erigeron*-Samen verschiedener Herkunft (ohne Vorbehandlung). Pro Population wurden 25-150 Samen getestet; Populations-Nr. siehe Kap. 2.
Germination rates of Erigeron seeds of various origins (without pretreatment). 25-150 seeds per population were tested; population no. see chapter 2.

Taxon	Populations-Nr.	Keimungsrate (%)
E. alpinus	3	56
	7	88
	122	31
E. neglectus	41b	32
E. glabratus subsp. *glabratus*	8	92
	10	28
	149	1
E. glabratus subsp. *candidus*	92	32
E. uniflorus	1a	24
	4	19
	112	16
E. atticus	12	60
	121	34
E. gaudinii	46a	32
	87a	14
	123	1
E. acer	6	23
	17	6
	43	26
	90	33
E. angulosus	2	77
	154	83

9.3. NACHWEIS EXPERIMENTELLER *ERIGERON*-BASTARDE

9.3.1. Morphologische Merkmale und ihre Vererbung

Höhe der Pflanzen

Da die Pflanzengrösse innerhalb der *Erigeron*-Arten und meist auch innerhalb der Populationen beträchtlich variiert und sich bei den meisten Taxa weitgehend überlappt (Kap. 4), ist dieses Merkmal zur Beurteilung von mutmasslichen Bastarden selten geeignet. Intermediäre Pflanzengrössen sind bei Bastarden von *E. uniflorus* x *E. acer* und *E. uniflorus* x *E. angulosus* zu beobachten. Während *E. uniflorus* in Kultur kaum grösser als 5 cm wurde, *E. acer* und *E. angulosus* aber in der Regel 15 cm oder wesentlich höher waren, betrug die Pflanzenhöhe von Bastarden meist etwa 10 cm.

Anzahl Blütenköpfe

Die Anzahl Blütenköpfe respektive Stengelverzweigungen kann in jenen Fällen als eindeutiger Nachweis von Bastarden dienen, wo Arten mit nur einem Blütenkopf (*E. neglectus, E. glabratus* subsp. *candidus, E. uniflorus*) als Mutterpflanze und vielköpfige Taxa (*E. acer, E. angulosus*) als Pollenspender verwendet wurden. Bei Bastarden *E. neglectus* (♀) x *E. acer* (♂) sind 3-7 Blütenköpfe, bei *E. glabratus* subsp. *candidus* x *E. acer, E. uniflorus* x *E. acer* und *E. uniflorus* x *E. angulosus* meist 2-6 Blütenköpfe vorhanden, wobei sich die Verzweigungen bei den letzteren drei Kombinationen oft nahe der Stengelbasis befinden (Fig. 13a,b). Von 9 Rückkreuzungen *E. uniflorus* x (*E. uniflorus* x *E. angulosus*) war eine Pflanze 4köpfig, zwei Pflanzen 3köpfig, vier 2köpfig und zwei 1köpfig; alle Verzweigungen waren basal, unmittelbar oberhalb der Rosette.

Behaarung von Basisblättern

Die Dichte drüsenloser Haare auf den Flächen der Basisblätter, insbesondere der unteren, eignet sich für die Unterscheidung von *E. alpinus* und *E. acer* einerseits (meist deutlich behaarte Blattflächen) gegenüber *E. neglectus, E. glabratus, E. uniflorus* und *E. angulosus* andererseits (Blattflächen meist kahl) (Kap. 4). Bei den untersuchten Bastardpflanzen aus entsprechenden Kombinationen ist die Behaarung in der Regel intermediär ausgebildet. Beim Bastard *E. uniflorus* x *E. acer*, der aufgrund der Mehrköpfigkeit eindeutig zu identifizieren ist, waren aber die Basisblätter oder ein grosser Teil davon oft auf den Flächen kahl. Wegen dieser uneinheitlichen Vererbungsweise und der

Fig. 13. Experimentelle F_1-und F_2-Bastarde zwischen *Erigeron*-Arten der Alpen. - *Experimental F_1-und F_2-hybrids among Erigeron species of the Alps.*
a) *E. uniflorus* (♀, Nr. 26, Kap. 2) x *E. angulosus* (♂, Nr. 2), b) *E. neglectus* (Nr. 100a) x *E. acer* (Nr. 90), c) *E. acer* (Nr. 15) x *E. gaudinii* (Nr. 45), d) Tripelbastard (*E. uniflorus* [Nr. 24] x *E. acer* [17]) x *E. gaudinii* (Nr. 45).

innerhalb von Arten und Populationen festgestellten beträchtlichen Variabilität (Kap. 4.2), wurde das Behaarungsmerkmal nie als alleiniges Bastardkriterium verwendet.

Behaarung von Hüllblättern

Das Vorhandensein und die Dichte drüsenloser Haare auf der Aussenseite der Hüllblätter konnten wegen der beträchtlichen Variabilität und der weitgehenden Überlappung zwischen den meisten Arten ebenfalls nur beschränkt zur Beurteilung von Bastarden benutzt werden. Bei Hybriden von *E. uniflorus* (dichte Hüllblattbehaarung) mit *E. atticus* und *E. gaudinii* (Hüllblätter ohne oder mit vereinzelten drüsenlosen Haaren) zeigt sich jedoch die intermediäre Vererbung dieses Merkmals (Fig. 14a-c). Solche Bastarde können aber, sofern *E. uniflorus* als Mutterpflanze verwendet wird, bereits an den auffälligen Drüsenhaaren mit Sicherheit erkannt werden (siehe unten).

Ausrichtung der Zungenblüten

Bei Bastarden von den mit aufrechten Zungenblüten ausgestatteten Arten *E. acer* und *E. angulosus* mit den anderen *Erigeron*-Taxa, welche sich zur Hauptblütezeit durch ausgebreitete Zungenblüten auszeichnen, wurden meist Blütenköpfe mit schräg aufgerichteten Zungenblüten, also intermediäre Vererbung festgestellt, so bei *E. neglectus* x *E. acer, E. glabratus* subsp. *candidus* x *E. acer, E. uniflorus* x *E. acer, E. uniflorus* x *E. angulosus, E. acer* x *E. gaudinii, E. angulosus* x *E. gaudinii*. Bei Bastarden von *E. acer* x *E. alpinus* und *E. glabratus* subsp. *glabratus* x *E. acer* wurden aber auch ausgebreitete Zungenblüten beobachtet. Das Merkmal ist ausser wegen der uneinheitlichen Vererbung auch deshalb zur Beurteilung von mutmasslichen Hybriden wenig geeignet, da sich gegen Ende der Blütezeit schräg aufgerichtete ebenso wie ausgebreitete Zungenblüten vollständig aufrichten können (Kap. 4.1); an Herbarmaterial sind die Unterschiede kaum sichtbar.

Farbe der Zungenblüten

Da innerhalb der meisten Arten die Blütenfarbe stark variiert und insbesondere vom Entwicklungszustand der Einzelpflanzen abhängig ist (Kap. 4.1), kann dieses Merkmal nur in Einzelfällen zum Erkennen von Bastarden mithelfen. Hybriden zwischen dem stets weissblühenden *E. glabratus* subsp. *candidus* (als Mutterpflanze verwendet) und purpur blühenden Pflanzen von *E. alpinus, E. neglectus* und *E. acer* wiesen intermediär gefärbte, hellpurpurne Zungenblüten auf.

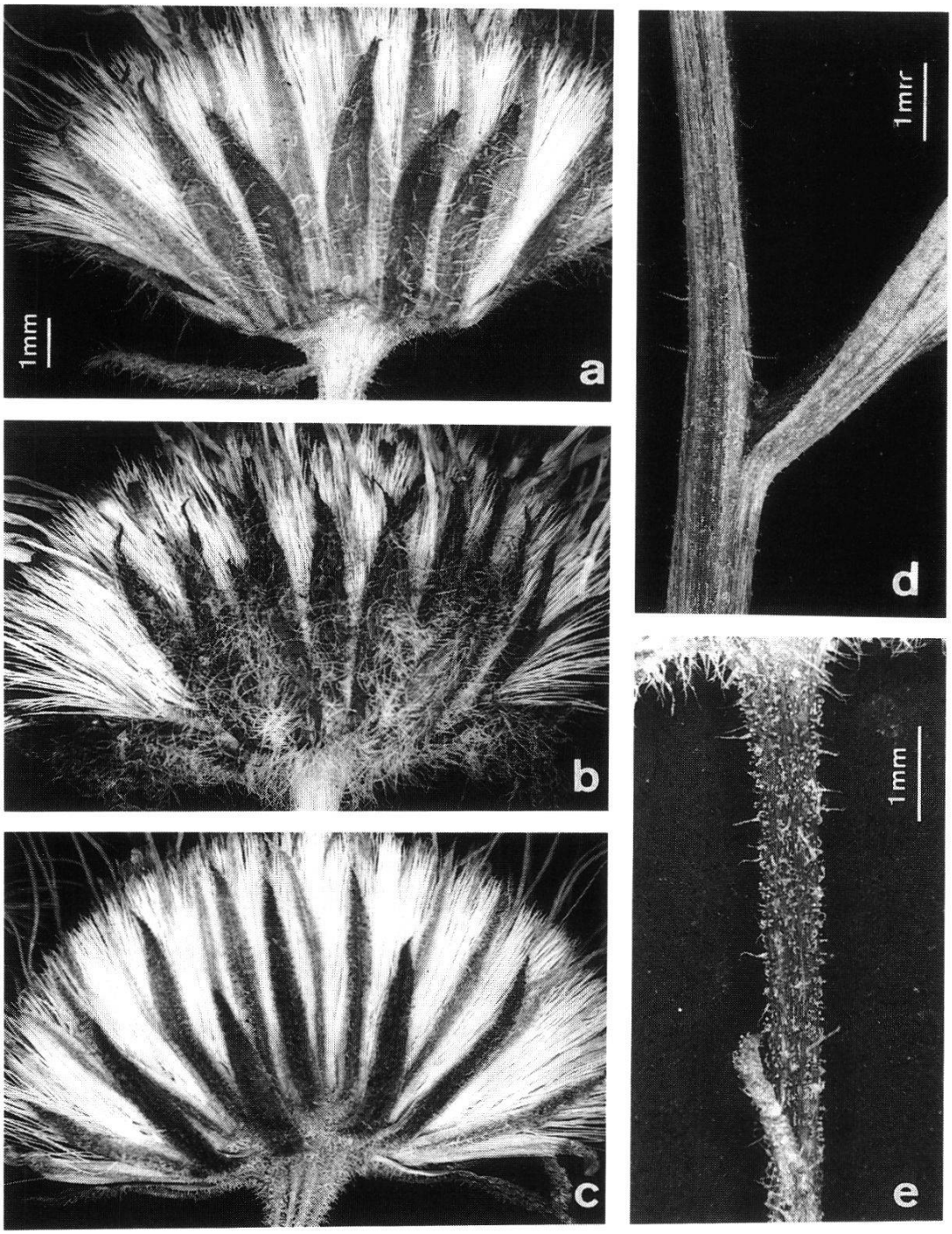

Fig. 14. Vererbung von Behaarungsmerkmalen bei experimentellen *Erigeron*-F_1-und F_2-Bastarden. a) Intermediäre drüsenlose Behaarung an den Hüllblättern von *E. uniflorus* (♀, Nr. 9, Kap. 2) x *E. atticus* (♂, Nr. 30) im Vergleich zu den Eltern *E. uniflorus* (b) und *E. atticus* (c); d) drüsige und drüsenlose Behaarung am Stengel von *E. acer* (Nr. 15) x *E. gaudinii* (Nr. 45), e) drüsige und drüsenlose Behaarung unter den Blütenköpfen des Tripelbastards (*E. uniflorus* [Nr. 24] x *E. acer* [17]) x *E. gaudinii* (Nr. 45).
Inheritance of pubescence characteristics of experimental Erigeron F_1-und F_2-hybrids. a) Intermediate pubescence on the involucral bracts of E. uniflorus (♀, no. 9, chapter 2) x E. atticus (♂, no. 30) compared to the parents E. uniflorus (b) and E. atticus (c); d) glandular and eglandular pubescence on stem of E. acer (no. 15) x E. gaudinii (no. 45), e) glandular and eglandular pubescence below the flowering heads of the tripel hybrid (E. uniflorus [no. 24] x E. acer [no. 17]) x E. gaudinii (no. 45).

Vorhandensein von Fadenblüten

Falls Nachkommen aus einer Kreuzung zwischen einem Taxon ohne Fadenblüten (Mutterpflanze) und einer fadenblütentragenden Art selbst wieder Fadenblüten aufweisen, kann auf eine hybride Entstehung geschlossen werden. Die Untersuchungen zeigen jedoch, dass bei den meisten F_1-Bastarden zwischen fadenblütenlosen und fadenblütentragenden Taxa, deren Hybridnatur aufgrund anderer Merkmale oder Methoden (Kap. 9.3.2, 9.3.3) nachgewiesen wurden, keine Fadenblüten zu finden sind (Tab. 34). Die übrigen F_1-Hybriden wiesen in den allermeisten Fällen nur vereinzelte Fadenblüten auf und bei derselben Pflanze konnten oft zugleich Köpfe mit und ohne Fadenblüten beobachtet werden. Nur bei 3 von 12 F_1-Bastarden *E. glabratus* subsp. *glabratus* x *E. acer* wurden zahlreiche, in einem ziemlich geschlossenen Ring angeordnete Fadenblüten in den Blütenköpfen beobachtet. Bei F_2-Bastarden, welche 2 Genome einer fadenblütenlosen Art (*E. uniflorus*) und 1 Genom einer fadenblütentragenden Art enthalten, wurden in keinem Fall Fadenblüten beobachtet (Tab. 34). F_2-Hybriden mit nur 1 Genom des fadenblütenlosen Taxons hatten hingegen vereinzelte bis zahlreiche Fadenblüten.

VIERHAPPER (1906) mass dem Fadenblütenmerkmal eine dermassen grosse Bedeutung zu, dass es ihn zur Abspaltung einer Gattung *Trimorpha* (alle fadenblütentragenden Arten) von *Erigeron* veranlasste. Wie die vorliegenden Ergebnisse zeigen, ist dieses Merkmal weitgehend rezessiv und könnte auf einem einzigen Gen beruhen.

Vorkommen von Drüsenhaaren

Die Ausbildung von langen Drüsenhaaren an Stengeln, Blättern und Hüllblättern (Kap. 4.1) erwies sich bei einer Vielzahl von Bastardkombinationen, bei denen die drüsentragenden Arten *E. atticus* oder *E. gaudinii* als Pollenspender verwendet wurden, als eindeutiger morphologischer Marker. Drüsenhaare werden dominant vererbt und sind auch bei F_2-Rückkreuzungen und Tripelbastarden, bei denen *E. gaudinii* nur einmal als Elter verwendet wurde, noch zahlreich vorhanden (Fig. 13c,d, 14d,e).

9.3.2 Fertilitätsuntersuchungen

Die Fertilität des Pollens (Anteil gut entwickelter Körner) wurde bei 14 morphologisch eindeutigen F_1- Bastardkombinationen (je 5 Pflanzen) und einer F_2-Kombination (5 Tripelbastarde) bestimmt (vgl. Kap. 9.3.1) und mit der Pollenfertilität der Elterntaxa verglichen.

Tab. 34. Vererbung von Fadenblüten bei experimentellen *Erigeron*-F_1- und F_2-Bastarden.
Inheritance of filiform flowers in experimental Erigeron F_1- and F_2-hybrids.

Kombination			Anzahl Pflanzen		
♀		♂	Fadenblüten		
			fehlend	vereinzelt	zahlreich
	F_1				
glabratus ssp. *glabratus*	x	*alpinus*		1	
glabratus ssp. *candidus*	x	*alpinus*	2		
uniflorus	x	*alpinus*		1	
glabratus ssp. *candidus*	x	*neglectus*	2	4	
neglectus	x	*uniflorus*	1		
uniflorus	x	*neglectus*		1	
glabratus ssp. *glabratus*	x	*acer*	1	8	3
glabratus ssp. *candidus*	x	*acer*	1	12	
uniflorus	x	*atticus*	4	2	
uniflorus	x	*gaudinii*	14	3	
gaudinii	x	*uniflorus*	2		
uniflorus	x	*acer*	20	6	
uniflorus	x	*angulosus*	41	17	
angulosus	x	*uniflorus*	5	1	
	F_2				
uniflorus	x	(*uniflorus* x *gaudinii*)	1		
uniflorus	x	(*uniflorus* x *angulosus*)	9		
(*uniflorus* x *acer*)	x	*gaudinii*	1	6	3
(*uniflorus* x *angulosus*)	x	*gaudinii*		1	1

Bei den *Erigeron*-Arten der Alpen sind stets etwa 50-100%, meistens aber über 80% der Pollenkörner gut entwickelt (Mittel der Populationen; Fig. 15, 17a). Die einzige der 32 untersuchten Populationen, bei welcher am natürlichen Standort eine mittlere Fertilität unter 50% festgestellt wurde (*E. uniflorus* vom Gemmipass, Nr. 82: 47%) zeigte im Gewächshaus normale Werte von durchschnittlich 78% (Nr. 82 kult.). Innerhalb der meisten Populationen wurde eine beträchtliche Streuung der Pollenfertilität beobachtet (vgl. Standardsabweichungen, Fig. 15). Der weitgehend gut ausgebildete Pollen der *Erigeron*-Arten ist für diploide, sich sexuell fortpflanzende Sippen typisch. Relativ tiefe Fertilitätswerte um die 50% könnten durch ungünstige Witterungsverhältnisse oder durch die zu Ende gehende Blütezeit bedingt sein; sie sind aber – wie die *E. uniflorus*-Population Nr. 82 zeigt – kaum genetisch bedingt. Ähnliche Pollenfertilitäten mit einzelnen Tiefstwerten um 50% wurden beispielsweise auch bei umfangreichen Untersuchungen an diploiden *Ranunculus*-Taxa beobachtet (HUBER 1988).

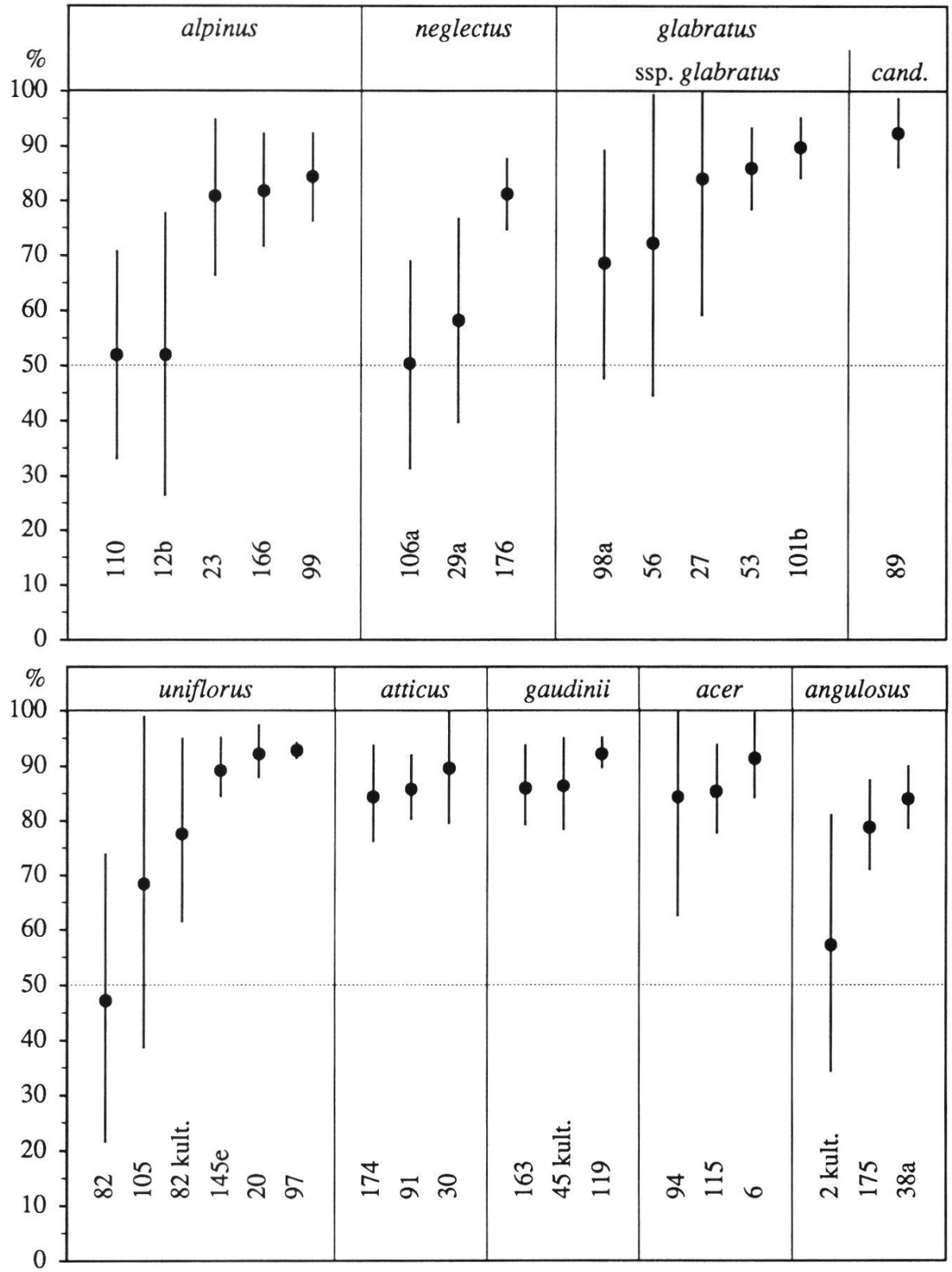

Fig. 15. Pollenfertilität der *Erigeron*-Arten der Alpen. Punkte = Mittelwerte, Balken = Standardabweichungen von je 5 Pflanzen derselben Population. Nummern siehe Kap. 2. *Pollen fertility of the Erigeron species from the Alps. Solid circles = mean values, bars = standard deviations of 5 plants of the same population. Numbers see chapter 2.*

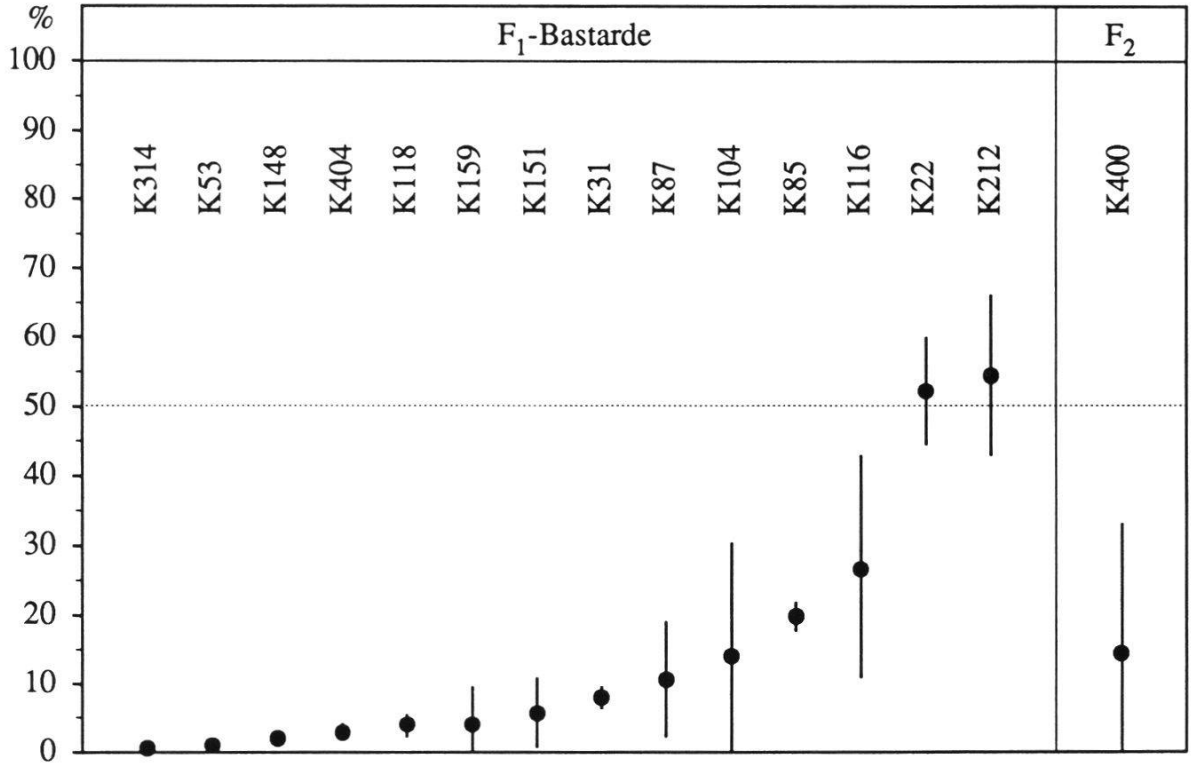

Fig. 16. Pollenfertilität experimenteller *Erigeron*-Bastarde. Punkte = Mittelwerte, Balken = Standardabweichungen von je 5 Pflanzen derselben Kombination.
Pollen fertility of experimental Erigeron hybrids. Solid circles = mean values, bars = standard
deviations of 5 plants of the same combination.
F1 K22: *E. uniflorus* (Nr. 9, Kap. 2) x *E. atticus* (Nr. 30)
K31: *E. uniflorus* (24) x *E. angulosus* (2)
K53: *E. glabratus* subsp. *glabratus* (10) x E. *acer* (15)
K85: *E. neglectus* (41a) x *E. gaudinii* (45)
K87: *E. angulosus* (2) x *E. gaudinii* (45)
K104: *E. uniflorus* (26) x *E. gaudinii* (45)
K116: *E. uniflorus* (47) x *E. angulosus* (38a)
K118: *E. acer* (15) x *E. gaudinii* (45)
K148: *E. uniflorus* (47) x *E. acer* (15)
K151: *E. acer* (15) x *E. alpinus* (35)
K159: *E. uniflorus* (26) x *E. angulosus* (2)
K212: *E. glabratus* subsp. *candidus* (92) x *E. neglectus* (31)
K314: *E. neglectus* (100a) x *E. acer* (90)
K404: *E. glabratus* subsp. *candidus* (88) x *E. acer* (43)
F2 K400: (*E. uniflorus* [47] x *E. acer* [15]) x *E. gaudinii* (45)

Im Gegensatz zu den Eltern-Arten zeigen sowohl F_1- als auch F_2-Bastarde fast durchwegs Pollenfertilitäten von unter 20%; die individuellen Abweichungen innerhalb einer bestimmten Kombination sind meist gering (Fig. 16, 17b,c). Als einzige Bastardkombination mit wesentlich mehr gut entwickelten Pollenkörnern erwies sich *E. uniflorus* x *E. atticus* (K22: 52% gute Körner) und *E. glabratus* subsp. *candidus* x *E. neglectus* (K212: 54%). Bei der Kreuzung K116 (*E. uniflorus* Nr. 47 x *E. angulosus* Nr. 38a) wurde eine Pollenfertilität von 27% beobachtet, bei zwei weiteren Kreuzungen zwischen anderen Populationen dieser Arten (K31 und K159) wurden deutlich niederere Durchschnittswerte beobachtet (8% respektive 4%).
Aus den Pollenuntersuchungen folgt, dass die *Erigeron*-Bastarde gegenüber den Eltern-Taxa reduziert fertil bis hochgradig steril sind. Dies dürfte auf Meiosestörungen beruhen, welche durch geringe Differenzen der Elterngenome bewirkt werden (Meiosen wurden nicht untersucht). In den Mitosen lassen sich lichtmikroskopisch keine Unterschiede in den Karyotypen der verschiedenen Arten nachweisen (Kap. 8.2).
Schlecht ausgebildete Pollen lieferten bei Kombinationen, bei welchen die Nachkommen morphologisch nicht mit Sicherheit als Bastarde indentifiziert werden konnten und die Eltern keine geeigneten Enzym-Marker (Kap. 9.3.3) aufwiesen, eine zusätzliche Entscheidungsgrundlage. Auf diese Weise konnten Abkömmlinge aus den Kombinationen *E. alpinus* x *E. acer, E. glabratus* subsp. *glabratus* x *E. acer, E. gaudinii* x *E. acer , E. gaudinii* x *E. angulosus* und *E. acer* x *E. angulosus* (Mutterpflanzen zuerst genannt) mit Fertilitätswerten von durchwegs unter 10% und *E. uniflorus* x *E. neglectus, E. gaudinii* x *E. uniflorus, E. angulosus* x *E. acer* sowie Rückkreuzungen *E. uniflorus* x (*E. uniflorus* x *E. angulosus*) mit Werten bis zu 32% als Bastarde erkannt werden.
Die Fertilität von Bastardsamen wurde nur in Einzelfällen untersucht. Dabei müssen die Samen zur Beurteilung ihrer Keimfähigkeit ausgesät werden. An Herbarmaterial kann die Samenfertilität im Gegensatz zur Ausbildung des Pollens nicht beurteilt werden. Aus 16 Blütenköpfen von im Gewächshaus sich selbst überlassenen F_1-Bastarden der Kombinationen *E. uniflorus* x *E. gaudinii, E. uniflorus* x *E. acer* und *E. uniflorus* x *E. angulosus* gingen insgesamt 41 Keimlinge hervor (durchschnittlich 2-3 pro Kopf). Bei Blütenköpfen verschiedener *Erigeron*-Arten, die ebenfalls im Gewächshaus sich selbst überlassen und sogar zusätzlich vor Fremdbestäubung geschützt wurden, keimten durchschnittlich 9 Samen pro Kopf (Kap. 9.2). Die F_1-Bastarde scheinen also auch eine reduzierte Samenfertilität aufzuweisen.

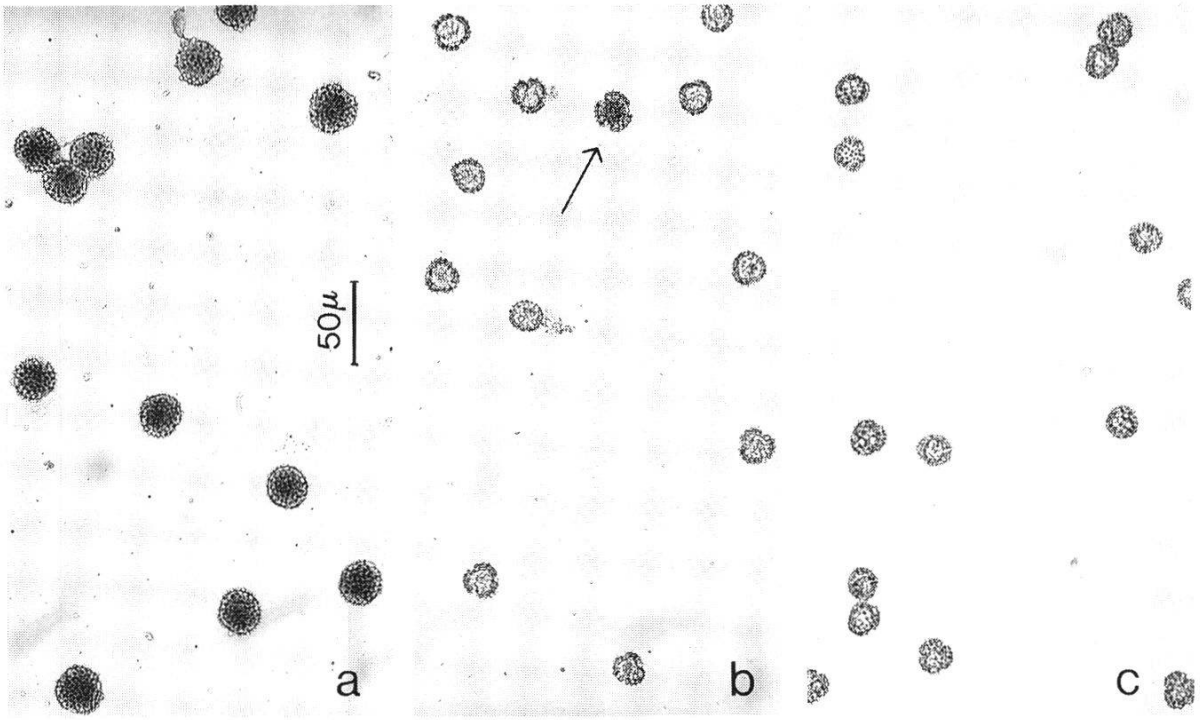

Fig. 17. Pollenfertilität von *Erigeron*-Arten und Bastarden. a) durchwegs gut ausgebildete Pollenkörner von *E. uniflorus* (Nr. 20, Kap. 2), b) abortiver Pollen von *E. uniflorus* (Nr. 47) x *E. acer* (Nr. 15) mit einem einzigen gut entwickelten Korn (Pfeil), c) vollständig abortiver Pollen von *E. acer* (Nr. 15) x *E. gaudinii* (Nr. 45).
Pollen fertility of Erigeron species and hybrids. a) thoroughly developed pollen grains of E. uniflorus (no. 20, chapter 2), b) abortive pollen of E. uniflorus (no. 47) x E. acer (no. 15) with one single well developed grain (arrow), c) completely abortive pollen of E. acer (no. 15) x E. gaudinii (no. 45).

9.3.3. Enzym-Elektrophorese

Die *Erigeron*-Arten der Alpen zeigen eine erstaunliche genetische Uniformität und lassen sich nicht durch artspezifische Enzymmuster voneinander unterscheiden (HUBER und LEUCHTMANN 1992). Hingegen existieren in verschiedenen Populationen charakteristische Allele bzw. Alloenzyme, die bei experimentellen Kreuzungen als genetische Marker verwendet werden können.
Da Alloenzyme gewöhnlich codominant vererbt werden, bringen Kreuzungen zwischen Individuen mit verschiedenen Bandenmustern (Elektromorphen) F_1-Bastarde hervor, welche die Banden beider Eltern zeigen (GOTTLIEB 1977, CRAWFORD 1989, WENDEL und WEEDEN 1989). Falls ein Enzym in seiner aktiven Quartärstruktur mehrere Polypeptid-Untereinheiten enthält (Dimere, Tetramere), besitzen die F_1-Pflanzen noch zusätzliche Banden, welche bezüglich der Eltern-Banden eine intermediäre Laufgeschwindigkeit auf dem Gel zeigen. Für ein dimeres Enzym werden typischerweise insgesamt 3 Banden

beobachtet, nämlich die zwei elterlichen homodimeren Banden, und ein Heterodimer, welches aus je einem elterlichen Polypeptid zusammengesetzt ist. Für ein Tetramer sind bei F_1-Hybriden im Idealfall 5 Banden sichtbar, nämlich zwei Homotetramere und 3 Heterotetramere (vgl. GOTTLIEB 1977, WENDEL und WEEDEN 1989). Durch die zufällige Bindung der Untereinheiten resultieren bestimmte Zahlenverhältnisse zwischen Homo- und Heteromeren, was an der ungleichen Farbintensität der Banden erkenntlich ist. Bei einem dimeren Enzym beträgt das Verhältnis Homodimer Elter A : Heterodimer : Homodimer Elter B = 1 : 2 : 1.

Tab. 35. Nachweis von F_1-Bastarden und Selbstbestäubungen aus Kreuzungsversuchen zwischen *Erigeron*-Arten der Alpen mittels Enzymelektrophorese. *glabratus* = *E. glabratus* ssp. *glabratus*, *candidus* = *E. glabratus* ssp. *candidus*. Abkürzungen der Enzyme siehe Tab. 1, Populationsnummern in Klammern, vgl. Kap. 2.
Evidence of F_1-hybrids and selfings from crossing experiments among Erigeron species of the Alps using enzyme electrophoresis. glabratus = E. glabratus ssp. glabratus, candidus = E. glabratus ssp. candidus. For abbreviations of the enzymes see table 1, Population number in parentheses, cf. chapter 2.

Kreuzungsversuch ♀		♂	untersuchte Nachkommen	F_1-Bastarde	Selbstbestäubungen	Marker-Enzym
neglectus (41a)	x	*alpinus* (110)	6	1	5	LAP, ME
glabratus (81)	x	*alpinus* (146)	10	0	10	LAP, ME
candidus (88)	x	*alpinus* (16)	5	5	0	DIA, ME
candidus (92)	x	*alpinus* (125a)	11	0	11	DIA, ME
uniflorus (82)	x	*alpinus* (113)	4	1	3	IDH-1
uniflorus (111)	x	*alpinus* (100c)	10	0	10	MDH-1, MDH-2
gaudinii (45)	x	*alpinus* (42)	14	3	11	IDH-2, ME
neglectus (34)	x	*uniflorus* (4)	10	5	5	LAP
glabratus (10)	x	*neglectus* (41a)	5	0	5	LAP
glabratus (130)	x	*neglectus* (41a)	15	0	15	LAP, ME
glabratus (95)	x	*neglectus* (106a)	21	0	21	DIA, LAP, ME
candidus (88)	x	*neglectus* (31)	2	1	1	DIA, ME
candidus (92)	x	*neglectus* (31)	16	9	7	DIA, ME
uniflorus (4)	x	*neglectus* (34)	7	0	7	LAP
glabratus (80)	x	*candidus* (88)	8	0	8	DIA, LAP
gaudinii (45)	x	*neglectus* (41a)	9	0	9	IDH-2
glabratus (95)	x	*uniflorus* (82)	18	6	12	DIA, IDH-1
uniflorus (82)	x	*glabratus* (95)	27	2	25	DIA, IDH-1, ME
uniflorus (24)	x	*candidus* (92)	14	4	10	DIA, ME
atticus (91)	x	*gaudinii* (45)	9	3	6	ACP-3, IDH-2
atticus (91)	x	*gaudinii* (119)	28	0	28	ACP-3
atticus (118)	x	*gaudinii* (45)	11	0	11	IDH-2, LAP
atticus (121)	x	*gaudinii* (45)	10	0	10	IDH-2
gaudinii (45)	x	*atticus* (91)	9	2	7	ACP-3, IDH-2

Durch die Analyse der Elektromorphe konnten *Erigeron*-Bastarde zwischen morphologisch ähnlichen Eltern eindeutig nachgewiesen und von muttergleichen Nachkommen, welche durch Selbstbestäubung entstanden sein müssen, unterschieden werden (Tab. 35). Insgesamt wurden 279 Nachkommen aus 14 Artkombinationen elektrophoretisch untersucht und mit den potentiellen Eltern verglichen. Dabei erwiesen sich 42 Pflanzen aus 9 Kombinationen als F_1-Bastarde. Bei 5 Kombinationen stellten sich sämtliche elektrophoretisch untersuchten Nachkommen als Selbstbestäubungen heraus. Bei *E. glabratus* subsp. *glabratus* x *E. alpinus* und *E. uniflorus* x *E. neglectus* konnte durch die morphologische Analyse zusätzlicher Nachkommen je 1 F_1-Bastard identifiziert werden (vgl. Tab. 30, Kap. 9.3.1).
In Tabelle 36 sind die Anzahl auf dem Gel erscheinenden Banden und ihre

Tab. 36. Elektromorphe von Marker-Enzymen bei *Erigeron*-Kreuzungen. Die Pluszeichen geben die Mitte der Banden auf dem Gel an. Abkürzungen der Enzyme siehe Tab. 1.
Electromorphs of marker enzymes in Erigeron crossings. The plus marks give the centre of the bands on the gel. Abbreviations of the enzymes see table 1.

Enzym	Banden	relative Laufdistanz	Elter A	Elter B	F_1-Bastard
ACP-3	b	71	+		
	x	63			+
	c	54		+	
DIA	a	100	+		+
	b	93		+	+
IDH-1	a	100	+		
	x	94			+
	b	88		+	
IDH-2	b	89	+		+
	x	76			+
	c	63		+	+
LAP	a	100	+		+
	b	94		+	+
ME	a	100	+		
	x	97			+
	b	94		+	
ME	a	100	+		
	x	92			+
	c	81		+	
ME	b	94	+		
	x	88			+
	c	81		+	

relativen Laufdistanzen für Eltern und F_1-Bastarde zusammengestellt; in Figur 18 sind repräsentative Bandenmuster von drei verschiedenen Isoenzymen dargestellt. Bei Diaphorase (DIA) und Leucin-Aminopeptidase (LAP) handelt es sich aufgrund der Elektromorphe von *Erigeron*-F_1-Hybriden um Monomere. Nach WEEDEN und WENDEL (1989) kommt Diaphorase in Pflanzen in mono-, di- oder tetrameren Formen vor; Aminopeptidasen sind Monomere. Dass es sich bei Isocitrat-Dehydrogenase (IDH) um ein dimeres Enzym handelt, wird durch das Elektromorph von IDH-2 bei Bastarden (zwei elterliche Enzymbanden und eine intermediäre, intensiver gefärbte Bande) bestätigt (Fig. 18). Bei IDH-1 konnte bei Hybriden nur eine, allerdings ungewöhnlich breite und diffuse Bande festgestellt werden, die durch Überlagerung von drei Banden

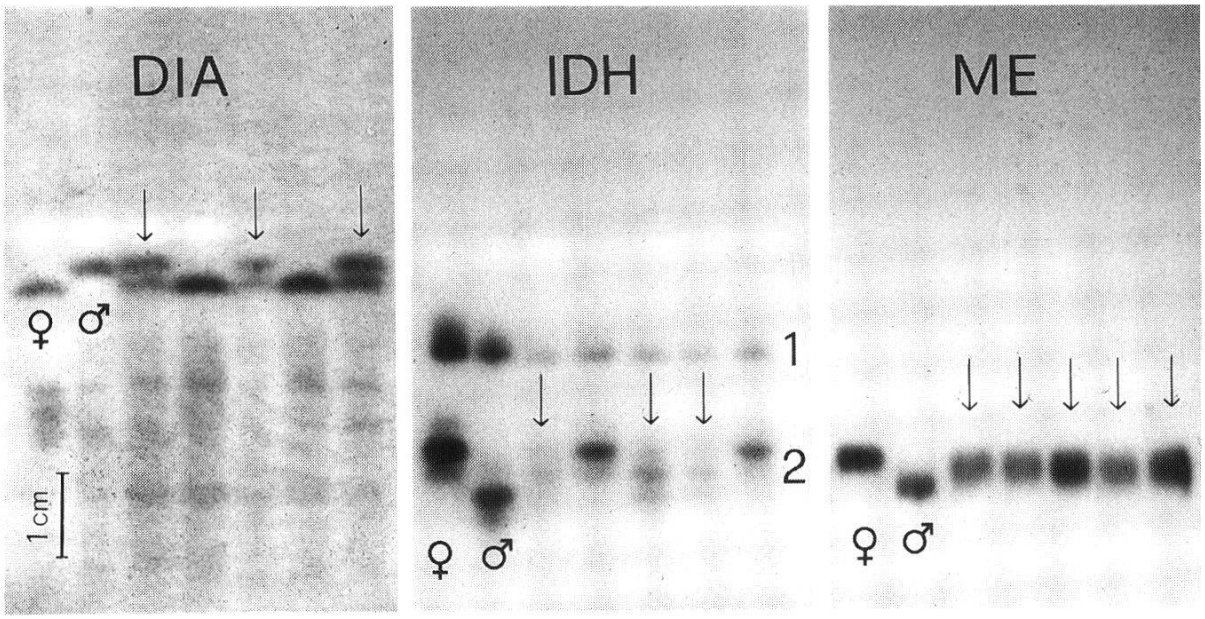

Fig. 18. Repräsentative Elektromorphe von Diaphorase (DIA), Isocitrat-Dehydrogenase (IDH-2) und Malat-Enzym (ME) bei *Erigeron*-Kreuzungen. Die zwei linken Elektromorphe eines Enzyms stammen von den als Eltern verwendeten Pflanzen eines Kreuzungsversuchs, die fünf anschliessenden repräsentieren daraus hervorgegangene Nachkommen. Elektromorphe von F_1-Bastarden sind mit einem Pfeil gekennzeichnet; die restlichen, muttergleichen Nachkommen sind durch Selbstbestäubung entstanden. DIA: *E. glabratus* ssp. *glabratus* (Nr. 95, Kap. 2) x *E. uniflorus* (Nr. 82), IDH-2: *E. atticus* (Nr. 91) x *E. gaudinii* (Nr. 45), ME (Eltern-Banden a und c; vgl. Tab 36) : *E. candidus* (Nr. 88) x *E. alpinus* (Nr. 16).

Representative electromorphs of diaphorase (DIA), isocitrate-dehydrogenase (IDH-2), and malic enzyme (ME) in Erigeron crossings. The two electromorphs of an enzyme on the left are those from the parent plants used in a crossing experiment, followed by five electromorphs representing their progeny. Electromorphs of F_1 hybrids are marked with an arrow; the remaining, motherlike progeny originated by self pollination. DIA: E. glabratus ssp. glabratus (no. 95, chapter 2) x E. uniflorus (no. 82), IDH-2: E. atticus (no. 91) x E. gaudinii (no. 45), ME (parental bands a and c, cf. table 36) : E. candidus (no. 88) x E. alpinus (no. 16).

entstanden sein dürfte. Bei der Sauren Phosphatase (ACP) und beim Malat-Enzym (ME) sind bei *Erigeron*-Bastarden jeweils ebenfalls nur eine intermediäre Bande sichtbar. Nach WEEDEN und WENDEL (1989) ist ACP ein mono- oder dimeres Enzym, ME ein Tetramer. Die mangelnde Auflösung bei diesen Enzymen dürfte durch den geringen Unterschied in den Laufdistanzen der elterlichen Alloenzyme bedingt sein.

9.4. NATÜRLICHE BASTARDIERUNGEN

Von früheren Autoren werden verschiedene Hybriden zwischen den *Erigeron*-Arten der Alpen angegeben (Zusammenstellung in WAGENITZ 1964/ 1965). Obwohl Bastardierungen und Genintrogressionen in der Natur gemäss eigenen Feldbeobachtungen und aufgrund der Ergebnisse aus experimentellen Kreuzungen (Kap. 9.1) häufig sind, können Literaturangaben im Einzelfall meist weder bestätigt noch widerlegt werden. Ein mittels umfangreichen Beobachtungen nachgewiesener Bastard ist *E. atticus* x *E. glabratus* subsp. *candidus* (*E.* x *benzii* Widder) aus den Norischen Alpen (WIDDER 1932). Zwischen den Elternarten wurden nicht nur intermediäre, als F_1-Hybriden anzusehende Pflanzen (mit leichter Dominanz der Merkmale Drüsigkeit, Purpurfärbung der Zungenblüten und Verzweigung) festgestellt, sondern auch verschiedene Aufspaltungsformen, welche sich durch unterschiedliche Ausprägung der elterlichen Merkmale auszeichnen. So wurden auch Bastardformen beobachtet, welche sich nur durch ein einziges Merkmal vom Elter unterscheiden lassen (beispielsweise 1köpfige Pflanzen mit weissen Zungenblüten wie *E. glabratus* subsp. *candidus*, aber mit drüsiger Behaarung im oberen Stengelteil). Auch wenn an den im Grazer Herbarium (GZU) liegenden Belegen der hybride Ursprung nicht bei allen Pflanzen mit Sicherheit nachzuweisen ist und insbesondere die Frage nach der möglichen Mehrköpfigkeit von *E. glabratus* subsp. *candidus* nicht endgültig geklärt ist (vgl. Kap. 4.1), ist die Interpretation von WIDDER (1932) als Ganzes kaum von der Hand zu weisen. Sie stimmt mit eigenen Beobachtungen an Kontaktstandorten anderer *Erigeron*-Arten überein und stützt die Annahme von Genintrogressionen.

Im folgenden werden verschiedene, an natürlichen Standorten der Alpen angetroffene Übergangsformen, die als Bastardierungen und Introgressionen angesehen werden müssen, aufgeführt und mit experimentellen Bastarden verglichen. Wo möglich, wurde die Pollenfertilität untersucht. Auf eine binäre Benennung der Hybriden wird verzichtet.

E. alpinus - E. neglectus

Übergangsformen zwischen diesen beiden Arten sind an Kontaktstandorten häufig. Entsprechende Pflanzen mit 1- bis wenigköpfigen Stengeln sowie mehr oder weniger intermediärer Blattform und Behaarung wurden bei Marguns ob Celerina (Nr. 41d, Kap. 2), im Samnaun (Nr. 106b) und am Fellhorn (Nr. 100d) zwischen den Eltern gesammelt. Die bei je drei Übergangsformen vom Fellhorn und vom Samnaun untersuchten Pollenfertilitäten betrugen 6-86% (Mittelwert 48%) respektive 27-83% (Mittelwert 59%). Die teilweise sehr tiefen Werte sprechen für den hybriden Ursprung der Pflanzen. Bei Exemplaren mit gleich hoher Fertilität wie die Eltern (vgl. Fig. 15) könnte es sich um mehrfache Rückkreuzungen handeln. Die einzige experimentelle Bastardpflanze wurde elektrophoretisch nachgewiesen (Kap. 9.3.3) und bildete erst eine Blattrosette.

E. alpinus - E. glabratus* subsp. *glabratus

In unmittelbarer Nähe der mutmasslichen Eltern wachsende Pflanzen von der Turracher Höhe (Nr. 95c) und vom Nebel-Horn (Nr. 101a) wiesen eine intermediäre Behaarung auf; Fadenblüten wurden keine gefunden. Beim einzigen experimentell hergestellten F_1-Hybrid waren Fadenblüten vereinzelt vorhanden. Während die zwei auf die Pollenfertilität untersuchten Pflanzen von der Turracher Höhe hohe Werte von je 95% guten Pollenkörnern zeigten und vielleicht nichthybriden Ursprungs sind, vielleicht aber auch Genintrogressionen aufweisen, wurden bei den Übergangsformen vom Nebel-Horn ähnlich tiefe Werte wie bei experimentellen Bastarden (Fig. 16) festgestellt (19-58%, Mittelwert 35%).

E. alpinus - E. uniflorus

Bastardierungen zwischen diesen Arten scheinen häufig zu sein. Deutliche Übergangsformen wurden am Col de Jalorgues (Nr. 116c), am Col de l'Iseron (Nr. 127a) sowie bei Ober Gurgl im Oetztal (Nr. 145c) in der Nähe der Eltern vorgefunden. Die Pflanzen weisen spatelförmige bis lanzettliche Basisblätter mit meist intermediärer Behaarung auf; sie sind 1- oder wenigköpfig; Fadenblüten sind teilweise vorhanden. Für Pollenuntersuchungen waren die Pflanzen zu weit entwickelt. Der einzige, elektrophoretisch nachgewiesene F_1-Bastard (Kap. 9.3.3) zeigt bezüglich Behaarung und Form intermediäre Basisblätter; Fadenblüten sind vereinzelt vorhanden (Tab. 34).

E. neglectus* - *E. uniflorus

Entsprechende Übergangsformen mit *E. neglectus*-ähnlichem Habitus aber ohne Fadenblüten wurden am locus classicus von *E. neglectus* ob Trins im Gschnitztal (Nr. 170c) gefunden. Auch *E. uniflorus* ist im Gebiet häufig. Trotzdem kann nicht ausgeschlossen werden, dass es sich bei den fraglichen Pflanzen um Reduktionsformen von *E. neglectus* ohne hybriden Ursprung handelt. Die meisten experimentellen Bastarde wurden elektrophoretisch nachgewiesen (Kap. 9.3.3) und kamen noch nicht zum Blühen. Bei einer Hybridpflanze von *E. neglectus* (♀) x *E. uniflorus* (♂) wurden keine, bei einem Exemplar von *E. uniflorus* (♀) x *E. neglectus* (♂) wurden zwei Fadenblüten im Blütenkopf gefunden (vgl. Tab. 34).

E. glabratus* subsp. *glabratus* - *E. uniflorus

Wegen der grossen Ähnlichkeit dieser beiden Taxa sind Bastarde in der Natur nur sehr schwer zu erkennen. Bei Schwarenbach nördlich des Gemmipasses (Nr. 202) wurden einige Pflanzen gefunden, deren hybride Entstehung wahrscheinlich ist. Ähnlich wie die mittels Enzymelektrophorese nachgewiesenen experimentellen Hybriden (Kap. 9.3.3) zeigen die Pflanzen intermediäre Blattformen und Hüllblattbehaarung. Beide mutmasslichen Elterntaxa kommen in unmittelbarer Nähe vor. Die relativ tiefen Pollenfertilitätswerte zweier untersuchter Pflanzen (40% respektive 51%) stützen die Möglichkeit einer hybriden Entstehung (vgl. Kap. 9.3.2).

E. acer* - *E. alpinus

Pflanzen, welche habituell *E. acer* ähnlich sind, aber aufgrund der relativ grossen Blütenköpfe und ungewöhnlich langen Zungenblüten an *E. alpinus* erinnern, wurden bei Entracque (Alpi Maritime, Nr. 109) und bei St. Moritz (Nr. 46h) zwischen den Eltern oder in deren unmittelbarer Nähe gefunden. Die Übergangsformen können morphologisch kaum von den experimentell hergestellten F_1-Hybriden unterschieden werden. Die bei sechs Pflanzen von St. Moritz festgestellte hohe Pollenfertilität (88-95%) widerspricht jedoch der Annahme, dass es sich um Bastarde erster oder zweiter Generation handelt. Die experimentellen Hybriden hatten nicht mehr als 10% gut entwickelte Pollenkörner (Fig. 16). Es wird vermutet, dass bei den fraglichen Pflanzen durch mehrfache Rückkreuzungen entstandene Genintrogressionen vorliegen, welche keinen negativen Einfluss mehr auf die Fertilität ausüben.

E. acer - E. angulosus

Wegen der beträchtlichen Variabilität der beiden Taxa ist die Erkennung hybrider Formen in der Natur nicht leicht. Zwischen den mutmasslichen Eltern vorkommende Exemplare mit intermediären Merkmalen (Blattform, Behaarung), wie sie auch bei experimentellen Hybriden beobachtet wurden, konnten am Berninapass (Nr. 38c) und bei St. Moritz (Nr. 46g) gesammelt werden. Für Pollenfertilitäts-Bestimmungen waren die Pflanzen zu weit entwickelt.