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: 10: Diskussion

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: 14.07.2025

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

10. DISKUSSION

Aufgrund geringer Unterschiede in den morphologischen Merkmalen und des Fehlens experimenteller Daten blieben die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der *Erigeron*-Arten der Alpen bis heute unklar. Eine ausgeprägte Variabilität und die Überlappung von Artmerkmalen lässt eine Deutung vieler Formen auf rein morphologischer Basis nicht zu. Dies ist aber zur Erstellung eines möglichst der Stammesgeschichte entsprechenden Artkonzepts und zur Erkennung der systematisch wichtigen Differentialmerkmale eine Voraussetzung. Erst dadurch ist auch der Einsatz von *Erigeron*-Arten zur Beantwortung praxisorientierter Fragen möglich.
Die vorliegenden Untersuchungen haben gezeigt, dass die *Erigeron*-Arten der Alpen eine genetisch sehr einheitliche Gruppe darstellen. Es gibt keine Art, die sich nicht mit andern Taxa kreuzen lässt (Kap. 9.1). Bastardierungen sind über mehrere Generationen und auch gleichzeitig mit mehreren Arten möglich (Tripelbastarde), auch wenn F_1- und F_2-Hybriden gegenüber den Elternarten reduziert fertil sind (Kap. 9.3.2). Zudem deutet ein Vergleich von Alloenzymen auf so nahe interspezifische Verwandtschaften, wie sie in andern Pflanzengruppen zwischen Populationen derselben Art festgestellt wurden (HUBER und LEUCHTMANN 1992). Durch die Möglichkeit mehrfacher Rückkreuzungen ist die Grundvoraussetzung für Genintrogressionen zwischen verschiedenen Arten gegeben (vgl. ANDERSON 1949, 1953, GRANT 1981). Die Hypothese, dass Bastardierung und Introgression bei *Erigeron* im Zusammenhang mit Fragen der Artabgrenzung von grosser Bedeutung sind und einen wichtigen Faktor in der Evolution darstellen könnten, wird durch Beobachtungen an natürlichen Kontaktstandorten verschiedener Taxa gestützt, wo oftmals eine Verwischung von Artgrenzen festgestellt wurde (Kap. 4.2, 9.4). Auch das Auftreten von unikalen Allelen, welche nur in einer bestimmten geographischen Region, aber dort in Populationen unterschiedlicher Taxa vorkommen, deutet klar auf die Existenz zwischenartlichen Genflusses hin (HUBER und LEUCHTMANN 1992). Trotzdem zeigen die Arten genügend Eigenständigkeit, um nicht durch Bastardierungen als Ganzes aufgelöst zu werden. Neben der Selektion dürfte dabei die Fähigkeit zu autogamer Fortpflanzung von grosser Bedeutung sein (Kap. 9.1.1, HUBER und LEUCHTMANN 1992). Zusätzlich wirken ökologische und geographische Differenzierungen als Isolationsbarrieren Trotz grosser Überschneidungen sind zwi-schen verschiedenen Arten Abweichungen in den Blütezeiten zu beobachten (Kap. 4.2). Inwiefern sich Unterschiede in der Grösse und Gestalt der Blütenköpfe oder Farbvarianten der Zungenblüten auf die Auslese durch be-

stäubende Insekten (VIERHAPPER 1906) auswirken, ist nicht bekannt.
Die vorliegenden Ergebnisse sprechen eindeutig gegen die Abtrennung der Gattung *Trimorpha* (alle untersuchten Arten ausser *E. glabratus* und *E. uniflorus*), wie sie von VIERHAPPER (1906) vorgeschlagen und von NESOM (1989a) wiederholt wurde. Das für die Abtrennung als entscheidend angesehene Merkmal der Fadenblüten könnte gemäss dem festgestellten Vererbungsmuster durch ein einziges Gen gesteuert sein (Kap. 9.3.1). Das Merkmal ist fast vollständig rezessiv, so dass bereits in der F_1-Generation nach Kreuzungen zwischen fadenblütentragenden und fadenblütenlosen Arten meist überhaupt keine Fadenblüten mehr zu finden sind (Tab. 34). Auch embryologische Untersuchungen an Taxa beider Gruppen sprechen gegen eine Gattungsaufteilung (HARLING 1951).
Über die Evolution der europäischen und vorderasiatischen *Erigeron*-Arten hat VIERHAPPER (1906) umfangreiche Hypothesen aufgestellt. So postuliert er eine diphyletische Entstehung der rezenten Taxa aus Arten des Tieflandes. Die *Trimorpha*-Gruppe (mit 3 Blütentypen) soll sich in Asien ausgegliedert haben; die *Erigeron*-Gruppe (mit 2 Blütentypen) hingegen soll in Amerika entstanden und anschliessend nach Asien und Europa gelangt sein. VIERHAPPER (1906) sieht in *Trimorpha* ein phylogenetisch älteres Stadium, das sich aus der Gattung *Conyza* durch Differenzierung der äussersten zungenlosen weiblichen Blüten in Zungenblüten entwickelt haben soll. *Erigeron* soll anschliessend aus *Trimorpha* entstanden sein, indem sämtliche weibliche Blüten als Zungenblüten ausgebildet wurden.
Ein diphyletischer Ursprung der *Erigeron*-Arten der Alpen von zwei verschiedenen Entstehungszentren aus ist aufgrund ihrer freien interspezifischen Kreuzbarkeit (Kap. 9.1.3., 9.1.4), des einheitlichen Musters von Alloenzymen (HUBER und LEUCHTMANN 1992), der embryologischen Übereinstimmungen (HARLING 1951) sowie des Fehlens chromosomaler Unterschiede (Kap. 8.2) sehr unwahrscheinlich. Das Entwicklungszentrum der Gattung *Erigeron* liegt in den Gebirgsketten des westlichen Nordamerika, von wo aus die Ausbreitung nach Eurasien erfolgte; Artbildungszentren in Asien oder Europa müssen als sekundär angesehen werden (CRONQUIST 1947, SOLBRIG 1960). Nach CRONQUIST (1947) und HARLING (1951) ist *Erigeron* auch nicht aus *Conyza*, sondern aus primitiven *Aster*-Formen entstanden, und innerhalb von *Erigeron* ist die *Trimorpha*-Gruppe als abgeleitet zu betrachten. Die bei *Trimorpha* auftretenden Fadenblüten sind somit als Reduktionen von weiblichen Zungenblüten zu interpretieren (vgl. JEFFREY 1977).
Es wäre möglich, dass sich die *Erigeron*-Arten der Alpen aus einer einzigen von Nordamerika über die Bering-Strasse eingewanderten und anschliessend nach

Westen vorgedrungenen, polymorphen Sippe entwickelt haben, und es ist wahrscheinlich, dass die Einwanderung relativ spät, d.h. unmittelbar vor oder zwischen den Eiszeiten stattgefunden hat.
Für diese Annahme spricht insbesondere die weitgehende Uniformität der Arten bezüglich der Alloenzyme (HUBER und LEUCHTMANN 1992). Die eingewanderte Ausgangsform könnte aus der nahen Verwandtschaft von *E. uniflorus* stammen, welche sich durch ein ausgedehntes, zirkumpolares Verbreitungsareal auszeichnet (HULTEN und FRIES 1986, MEUSEL und JÄGER 1992). Nach NESOM (1989b) ist es wahrscheinlich, dass innerhalb der sect. *Erigeron*, zu der je nach Definition *E. uniflorus* und *E. glabratus* oder alle Arten der Alpen gehören, Einköpfigkeit ein ursprüngliches Merkmal ist und dass Taxa mit verzweigten Stengeln von monocephalen Vorfahren abgeleitet sind.
Eine wiederholte geographische Aufsplitterung der polymorphen Ausgangsform während der Eiszeiten und Interglaziale könnte zu spezifischen Anpassungen an die ökologischen Bedingungen der verschiedenen Überdauerungszentren und allmählich zur Entstehung verschiedener Tochterarten geführt haben (geographische Speziation; GRANT 1981). Wie GOTTLIEB (1984) ausführt, sind relativ grosse morphologische Veränderungen auf der Basis weniger Genmutationen möglich. So werden Unterschiede bezüglich Form, Orientierung, Vorhandensein oder Fehlen von Merkmalen oft nur von einem oder zwei Genen gesteuert. In der Gattung *Erigeron* könnten Blattformen, die Ausrichtung der Zungenblüten und das Auftreten von Drüsenhaaren oder Fadenblüten eine derart einfache genetische Basis aufweisen. Das einfache Vererbungsmuster bestätigt die Möglichkeit, dass das Vorhandensein von Fadenblüten auf einem einzigen Gen beruhen könnte (Kap. 9.3.1).
Da Bastardierungen und Introgressionen bei *Erigeron* leicht möglich sind (Kap. 9.1, 9.4), könnten diese Vorgänge bei der Entstehung von Arten ebenfalls bedeutend gewesen sein. VIERHAPPER (1906) sah in *E. neglectus* einen stabilisierten Hybrid zwischen *E. alpinus* und *E. uniflorus*. Insgesamt scheint *E. neglectus* näher bei *E. alpinus* zu stehen, was der Meinung früher Autoren wie VON TAVEL (1895), RIKLI (1904a) und VOLLMANN (1917) entspricht. Chemotaxonomische Untersuchungen haben gezeigt, dass *E. alpinus* und *E. neglectus* als einzige in den Alpen vorkommende *Erigeron*-Taxa grössere Mengen von Cumarinen enthalten, welche auf dem Dünnschichtchromatogramm unter UV-Bestrahlung hellblau fluoreszieren (HUBER und ZHANG 1991, OBERHÄNSLI und HUBER 1993). Die beschränkte ökologische und geographische Verbreitung sowie die morphologische Konstanz von *E. neglectus* deutet an, dass er durch den konkurrenzstärkeren, ökologisch und morphologisch vielseitigeren *E. alpinus* auf basenreiche

Extremstandorte verdrängt worden ist (vgl. Kap. 5, 6, RIKLI 1904a). Trotzdem vereinigt *E. neglectus* zweifellos morphologische Merkmale von *E. alpinus* (Grösse, Besitz von Fadenblüten) und *E. uniflorus* (Form und Kahlheit der Blätter, Einköpfigkeit); zudem sind meist weniger Fadenblüten als bei *E. alpinus* vorhanden (Kap. 4.2). Auch die Höhenverbreitung von *E. neglectus* ist intermediär (vgl. Temperaturzahlen, Kap. 6.1). Interspezifischer Genfluss zwischen *E. alpinus* und *E. uniflorus* könnte also für die Entstehung von *E. neglectus* entscheidend gewesen sein. *E. neglectus* scheint ausserdem in enger Verwandtschaft mit *E. borealis* aus Nordeuropa und *E. nanus* aus den Karpaten zu stehen (Kap. 4.2). Durch den Einschluss dieser zwei Arten in künftige biosystematische Untersuchungen könnten auch zusätzliche Erkenntnisse über die Entstehung und systematische Stellung von *E. neglectus* resultieren.
Eine auf zwischenartlichem Genfluss zwischen *E. alpinus* und *E. uniflorus* beruhende Entstehungsweise kann auch bei *E. glabratus* subsp. *glabratus* nicht ausgeschlossen werden. Durch das Fehlen der Fadenblüten steht das Taxon *E. uniflorus* nahe, von dem es sich unter anderem durch die tiefere Höhenverbreitung ökologisch unterscheidet (Kap. 6). Habituell stimmt es mit dem fadenblütentragenden *E. alpinus* überein, ist aber an allen Pflanzenteilen viel kahler. In verschiedenen geographischen Regionen, wie in den nördlichen und südlichen Kalkalpen, löst *E. glabratus* subsp. *glabratus E. alpinus* weitgehend ab (Kap. 7, VIERHAPPER 1924). Da das Fadenblüten-Merkmal rezessiv ist (Kap. 4.1), schliesst das Fehlen von Fadenblüten eine Beteiligung von *E. alpinus* bei der Entstehung von *E. glabratus* subsp. *glabratus* keineswegs aus.
Um einen besonderen Fall von Differenzierung, bei der eine Abtrennung nicht allmählich, sondern abrupt vor sich ging, könnte es es sich bei *E. glabratus* subsp. *candidus* handeln. Das isolierte Verbreitungsgebiet (Koralpe, Norische Alpen; Kap. 7) am Rand des weiten Areals des mutmasslichen Vorfahren (*E. glabratus* subsp. *glabratus*) deutet darauf hin, dass *E. glabratus* subsp. *candidus* durch Absonderung einer peripheren Population entstanden sein könnte. Die teilweise Isolierung weniger Individuen vom Genpool der Ausgangsart führt leicht zu Inzucht und bedeutenden genetischen und phänotypischen Veränderungen (Quantum Speziation; GRANT 1981)
Als einzige Taxa der Alpen sind *E. atticus* und *E. gaudinii* mit langen Drüsenhaaren ausgestattet (Kap. 4). Die beiden Arten scheinen aufgrund dieses Merkmals nah miteinander verwandt zu sein; Konvergenz kann jedoch nicht ausgeschlossen werden. Bei *E. atticus* dürfte es sich um eine stammesgeschichtlich alte Art handeln. Hauptargument dafür ist das ausgedehnte aber sehr disjunkte Verbreitungsareal (Kap. 7; vgl. VIERHAPPER 1906, WAGENITZ 1964/1965). Auch

der Besitz von grossen, nach oben nur allmählich abnehmenden Stengelblättern wird von CRONQUIST (1947) als ursprüngliches *Erigeron*-Merkmal angesehen. Chemotaxonomische Daten von Dünnschichtchromatogrammen und UV-Absorptionsspektren lassen eine nahe Beziehung von *E. gaudinii* zum drüsenlosen *E. uniflorus* vermuten (HUBER und ZHANG 1991). *E. gaudinii* hat insgesamt kürzere Drüsenhaare als *E. atticus*. Bei der Differenzierung von *E. gaudinii* könnte interspezifischer Genfluss zwischen *E. uniflorus* und *E. atticus* eine Rolle gespielt haben.

E. acer und *E. angulosus* sind aufgrund ihrer Reichblütigkeit, der Gestalt der Blütenköpfe und insbesondere aufgrund der nur kurzen, aufrechten Zungenblüten (Kap. 4) von allen anderen *Erigeron*-Arten der Alpen äusserlich deutlich isoliert und scheinen zur Gattung *Conyza* überzuleiten (vgl. CRONQUIST 1943). Die beiden Arten sind klimatisch vikariierend (Kap. 6); der in tiefen Lagen Eurasiens heimische *E. acer* könnte sich aus *E. angulosus*-ähnlichen Gebirgssippen differenziert und schnell ausgebreitet haben. Über die Verwandtschaft der beiden Taxa mit nord- und osteuropäisch verbreiteten Sippen (*E. acer* subsp. *brachypetalus*, subsp. *decoloratus*, subsp. *droebachiensis*, subsp. *macrophyllus* und subsp. *politus*; vgl. HALLIDAY 1976) ist wenig bekannt, und eine systematische Bearbeitung dieses Verwandtschaftskreises auf experimenteller Grundlage wäre wünschenswert.

Mit dem Einbezug weiterer Taxa aus der weltweit verbreiteten Sektion *Erigeron*, zu der alle untersuchten Arten gezählt werden können, müsste die Stellung der genetisch einheitlichen Gruppe der Alpen innerhalb der Gattung und die natürliche Gliederung der Sektion untersucht werden. Es wäre interessant zu erfahren, inwiefern die vielen äusserlich ähnlichen Taxa asiatischer und nordamerikanischer Gebirge tatsächlich eine stammesgeschichtliche Verwandtschaft zu den Arten der Alpen aufweisen. Ausserdem müssen sich künftige Arbeiten über die Gattung auf eine Quantifizierung der in der Natur vorkommenden Genintrogressionen und deren Bedeutung für die Evolution beziehen. Dabei könnten neben multivariaten Analysen morphologischer Merkmale molekularbiologische Methoden von grossem Nutzen sein. Es sollten zusätzliche Informationen über das Fortpflanzungssystem von *Erigeron*-Populationen erarbeitet werden, und der evolutive Wert der Fadenblüten muss mit Hilfe blütenbiologischer Untersuchungen abgeklärt werden.