©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

# *Pulsatilla*, Werden und Wandeln einer Gattung[1] (Genetische Untersuchungen an *Pulsatilla IX*).

Von Univ.-Prof. Dr. Walter Zimmermann,
Tübingen.

Vortrag, gehalten am 29. Mai 1963.

Wie bei allen stammesgeschichtlichen Untersuchungen gibt auch Pulsatilla drei Gruppen von Fragen auf:

1. Nach einer Ur-*Pulsatilla*, nach der stammesgeschichtlichen Ausgangsform der heutigen Küchenschellen. Wie sah die Ur-*Pulsatilla* aus? Wann, wo und wie lebte sie?

2. Wie haben sich — als Beispiel der Mikrophylogenie, der Kleinentwicklung — aus dieser Ur-*Pulsatilla* die vielen heutigen Küchenschellen herausentwickelt?

3. Wie ist — als Beispiel der Makrophylogenie, der Großentwicklung — die Ur-*Pulsatilla* selbst ent-

---

[1]) Für die Unterstützung bei der Durchführung der Untersuchungen danke ich verbindlichst der Deutschen Forschungsgemeinschaft und Frl. Erkenheid Breustedt.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



standen? Und wie kam es dabei zu den viel erörterten, aber auch sehr verschieden vorgenommenen Gruppierungen der Küchenschellen-Verwandten, der Hahnenfußgewächse (*Ranunculaceae*)?

Diese sehr weiten und teilweise recht komplizierten Wege können wir nur an einigen charakteristischen Episoden erörtern. Dabei wollen wir unseren Blick konzentrieren auf ein wichtiges, aber oft noch als ungelöst betrachtetes und jedenfalls umstrittenes Problem, nämlich:

Besteht ein grundsätzlicher Unterschied zwischen dem mikrophylogenetischen und dem makrophylogenetischen Abschnitt der Stammesgeschichte?

Zur Behandlung dieser Fragen gehen wir aus von den heutigen Küchenschellen und suchen sowohl ihre gemeinsamen wie ihre unterscheidenden Kennzeichen. Da zeigen sich zwei scharf geschiedene und durch keinerlei Übergangsformen oder Bastarde vermittelte Untergattungen:

I. Die Untergattung *Preonanthus*. Sie ist in Europa nur durch die Alpen-Küchenschelle, *Pulsatilla alpina*, vertreten mit 3 Unterarten:

a) subsp. *alpina* (L.) Aichele u. Schwegler 1957 p. p., Syn. subsp. *myrrhidifolia* aut., *P. Burseriana* (Scop.) Rchb. 1830,
mit großen, weißen Blüten, auf Kalkböden.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



b) subsp. *apiifolia* (Scop.) Nyman 1878, Syn. subsp. *sulphurea* (L.) aut.
mit großen, gelben Blüten, auf Kieselböden.

c) subsp. *alba* (Rchb.) Domin 1935, Syn. *P. micrantha* Sweet 1830, *Anemone alpina*, var. *micrantha* DC 1818, *Anemone alpina* subsp. *A. alpicola* Rouy et Fouc. 1893
mit weißen Blüten, in allen Teilen kleiner, mit deutlich geteilten Blattfiederchen, auf stark humosen Böden in Nardus-Vaccinium myrtillus-Gesellschaften.

Die Verbreitung der weißblühenden Unterarten (*alpina* u. *alba*) scheint nach den Angaben in den Florenwerken unklar. Es wird u. a. behauptet, die subsp. *alpina* u. *alba* könnten miteinander konkurrieren. Sie besiedeln aber sich gegenseitig ausschließende und deutlich voneinander abgegrenzte Gebiete. So findet sich die fast rasenartig auftretende subspec. *alba* auch in Mittelgebirgen: Zentralfrankreich (z. B. Puy de Sancy), Vogesen, Brocken, Riesen- u. Isergebirge (hier überall der einzige Vertreter von *P. alpina*), Ost- u. Südalpen (z. B. Tegernseer-Berge, Kitzbüheler Alpen, Tauern, Karawanken, Gerlitzen). Eine sichere u. rasche Unterscheidung erlaubt die völlig verschiedene Standortsökologie; doch sind auch die morphologischen Unterschiede deutlich.

Das gemeinsame Kennzeichen der Untergattung *Preonanthus*, das zugleich diese Alpen-Küchenschellen von den übrigen Küchenschellen unterscheidet, ist der Kranz aus 3 Laubblatt-ähnlichen Hochblättern unter der Blüte (Abb. 1 A). Außerdem fehlen Nektarien aller Art. Wohl die meisten Alpen-Küchenschellen haben ferner eine Bestäu-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at


bungseigentümlichkeit: Die sich zuerst öffnenden Blüten sind rein männlich; bei den später aufgehenden Zwitterblüten ist der Griffel vor Aufsprin-

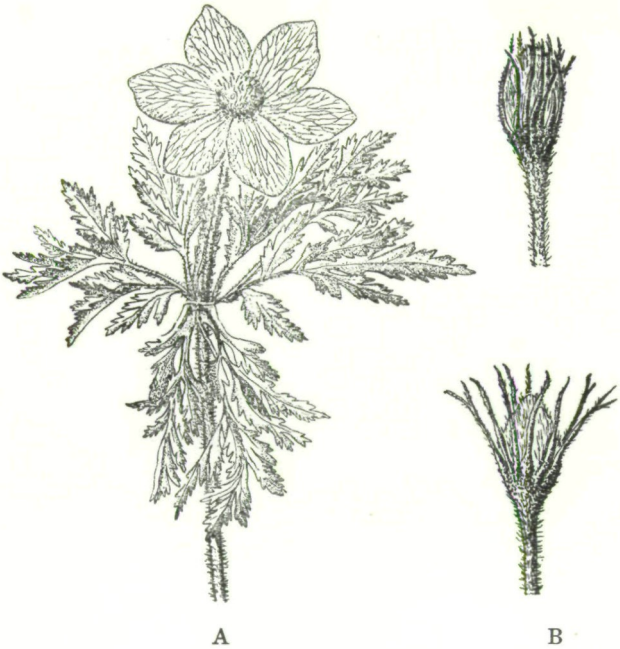



Abb. 1. Hochblätter
A. von Pulsatilla alpina (subsectio Preonanthus)
B. von Pulsatilla vulgaris (subsectio Campanaria).

gen der Staubbeutel bestäubungsfähig (die Blüten sind proterogyn). Diese Zwitterblüten können aber

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at


durch die männlichen Erstlingsblüten bestäubt werden.

II. Die Untergattung *Pulsatilla*. Sie umfaßt in Europa die „typischen" Küchenschellen mit ihren meist lila, rot- bis dunkelvioletten Blüten (z. B. *Pulsatilla vulgaris, halleri* s. l., *grandis, patens, pratensis, vernalis* u.a.). Ihr gemeinsames

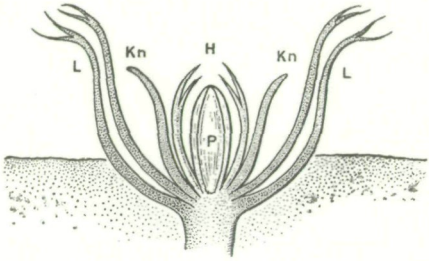



Abb. 2. Die 4 Hüllen der Blütenknospe (schematisch vereinfacht):
L = vorjährige Laubblattreste;
K = Knospenschuppen
H = Hochblätter
P = Perigonblätter (Blütenhüllblätter).

Kennzeichen ist die Umwandlung der drei Hochblätter zu einem Becher mit 15 bis 30 schmalen, behaarten Zipfeln (Abb. 1 B). Die Hochblätter sind ein Wärmeschutz, d. h. eines der 4 Kleider, die die inneren Blütenteile im Winter einhüllen (Abb. 2). Diese 4 Hüllen (1. abgestorbene vorjährige Blattbasen, 2. Knospenschuppen — durch Hohlräume

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at


schlechte Wärmeleiter —, 3. Hochblätter, 4. außen stark behaarte [2]) Blütenhüllblätter) bewirken, daß es im Blüteninneren bis zu 9 Grad wärmer als außen sein kann und so die Entwicklung auch im gefrorenen Boden weiter geht. Deshalb können diese typischen „Geophyten-Blüten" sich schon in den ersten warmen Tagen Ende Februar oder im März öffnen. Allerdings bestehen charakteristische Unterschiede zwischen den Arten und Rassen. Das gilt z. B. für die Gesamtart *P. vulgaris*. Ihre östlichen Vertreter (*P. grandis*, z. B. am Ostrand des Wiener Waldes und im pannonischen Raum) blühen zuerst auf (wie regelmäßig die Frühjahrsblüher). Auch in Kultur unter gleichen Bedingungen folgen die süddeutschen Formen mit 8- bis 14-tägiger und die norddeutschen, englischen, französischen und spanischen Verwandten mit bis zu 10-wöchiger Verspätung [3]).

Eine weitere Eigentümlichkeit der Untergattung *Pulsatilla* sind die zu Nektarien umgewandelten äußeren Staubblätter.

Ein gemeinsames Küchenschellen-Kennzeichen, das sich in dieser Weise bei keiner anderen Pflanze findet, ist der Griffel. Dieser wächst an der reifen

---

[2]) Bei *P. vernalis* und häufig bei östlichen Vertretern von *P. grandis* sind die Haare der Hoch- und Blütenhüllblätter als Wärmesammler bronze- bezw. goldbraun.

[3]) Aufblühfolge ungefähr in der angegebenen Reihenfolge.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



Schließfrucht (ihre Samen sind normalerweise auf einen einzigen reduziert) zu einem Bewegungsorgan aus, das im Wind die Früchte bis zu 80 m weit fliegen und sie dann unter drehender Bewegung bis mehrere Dezimeter weit kriechen läßt, bis sie sich in eine Vertiefung einbohren (Seyfried 1954, Zimmermann 1963). Es spielen hier 3 hygroskopische Mechanismen zusammen, die zwar mit dem allgemeinen Prinzip der hygroskopischen Bewegung (Orientierung der Großmoleküle bzw. Mizellen der Zellulose in einer bestimmten Richtung) übereinstimmen. Die Lage der gerichteten Mizellen ist aber bei *Pulsatilla* eigentümlich. Wegen einer allgemeinen Verbreitung bei *Pulsatilla* war dieser Griffel sicher schon ein Kennzeichen der Ur-*Pulsatilla*.

Ähnliches gilt für die anderen Eigentümlichkeiten sowohl der Untergattungen wie der Gattungen. Wir erinnern nochmals an die Nektarien. Diese haben zwar im Prinzip denselben Gewebe-Bau. Aber auch sie können in recht verschiedene Organe verlagert sein: So bei *Myosurus* in kompliziert gebaute Sporne der äußeren Blütenhülle [4]), bei *Aquilegia* in die Sporne der inneren Blütenhülle, bei *Aconitum, Delphinium, Helleborus, Eranthis* und anderen Gattungen in Sondergebilde zwischen Blütenhülle und Staubblätter, bei *Pulsatilla* in metamor-

---

[4]) Nach Untersuchungen in meinem Laboratorium.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



phosierte Staubblätter, bei *Nigella* nach Troll in Septalspalten des Fruchtknotens und bei *Paeonia* [5]) in ein Ringnektarium an der Fruchtknotenbasis. So kann man sagen: In der Familie der *Ranunculaceae* kann das Nektariengewebe in alle Blütenorgane verlagert sein.

Ähnlich kann man den Entwicklungsweg auch für andere Merkmale und Organe der Ranunculaceen-Gattungen charakterisieren. Bei dieser Bildung der verschiedenen Organe wirken zwar immer die selben Elementarprozesse, aber sie kombinieren sich recht verschieden. Dabei bedingt die Kombination mit dem Elementarprozeß der polaren Differenzierung eine recht verschiedene gegenseitige Verschiebung der Gewebe und Organe.

Auf diese Weise haben sich z. B. als Eigentümlichkeiten von *Pulsatilla* die meist 6-zählige Blütenhülle (in der Untergattung *Preonanthus* vielfach mehr als 6-zählig) (Zimmermann 1957, 1959, 1962 und 1963), oder das Fiederblatt von *Pulsatilla* (Zimmermann 1939 und 1959) herausgebildet.

Diese für die betreffenden Gattungen und Untergattungen charakteristischen Merkmalskombinationen bezeugen gesonderte Eigenwege von *Pulsatilla*

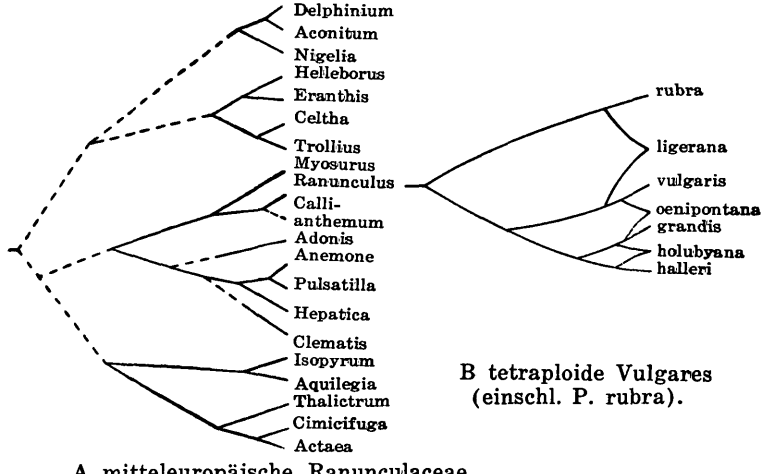
---

[5]) *Paeonia* wird allerdings wegen etwa 10 Sondermerkmalen (außer dem Ringnektarium u. a. völlig abweichende Chromosomenzahlen mit der Basiszahl 5, abweichende Embryonalentwicklung usf.) neuerdings in der Regel als eigene Familie *Paeoniaceae* behandelt.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



und auch der anderen Ranunculaceen-Gattungen. Wenn wir noch berücksichtigen, daß es keine Gattung bei den Ranunculaceen gibt, bei der infolge unscharfer Abgrenzung es zweifelhaft ist, ob sie zu einer anderen Gattung zu rechnen wäre [6]), und wenn wir die Merkmalsdifferenzen zwischen den Gattungen quantitativ berechnen (unter Ausschaltung offensicht-




B tetraploide Vulgares (einschl. P. rubra).

A mitteleuropäische Ranunculaceae

Abb. 3. Stammbäume

lich konvergenter Entwicklungswege), so kommen wir zu einem in Abb. 3 A dargestellten Verwandtschaftszusammenhang.

---

[6]) Etwas anderes ist natürlich die technische Frage, wie umfangreich man eine Gattung machen will, ob man beispielsweise die Gattungen *Pulsatilla, Anemone* und *Hepatica* trennen oder vereint als Sammelgattung *Anemone* s. l. zusammenziehen will.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



Dieser zeigt als Charakteristikum des makrophylogenetischen Weges eine durch die verschiedene Merkmalskombination divergierende Entwicklung, d. h. ein „offenes" System des Stammbaums [7]).

Ganz anders sind die Verwandtschaftszusammenhänge innerhalb der Untergattungen, namentlich innerhalb der Untergattung *Pulsatilla* (Abb. 3 B). Hier fehlen in den meisten Fällen zwischen benachbarten Arten morphologisch oder geographisch scharf gekennzeichnete Grenzen. Das hängt damit zusammen, daß im Gegensatz zu den Beziehungen zwischen den Gattungen und Untergattungen vielfach fruchtbare Bastarde möglich sind (Abb. 4). Infolgedessen haben sich durch „introgressive Hybridisation" (also durch z. T. Jahrtausende zurückliegende Einkreuzungen) auch früher vorhandene Grenzen verwischt.

Derartige Grenzverwischungen und auch ihre Verursachung sind schon lange beobachtet. Beispielsweise Lasch hat 1828 und 1830 manche der unten erwähnten Beispiele bei *Pulsatilla* als Bastarde beschrieben. Ich selbst habe vor Einführung des Ausdrucks ‚Introgressive Hybridisation" hier von einer „Wanderung des Blütenstaubs" und des dadurch bedingten Merkmalsgefälles in bestimmten Richtungen gesprochen. Wir müs-

---

[7]) Auch die Untergattungen *Preonanthus* und *Campanaria* gliedern sich noch diesem makrophylogenetischen Stammbaum als eine offene Gabel ein.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



sen uns aber klar machen, daß die Introgressive Hybridisation gegenüber den normalen Bastardierungen einen Sonderfall darstellt. Es handelt sich nämlich nicht um eine einmalige Einkreuzung. Sondern

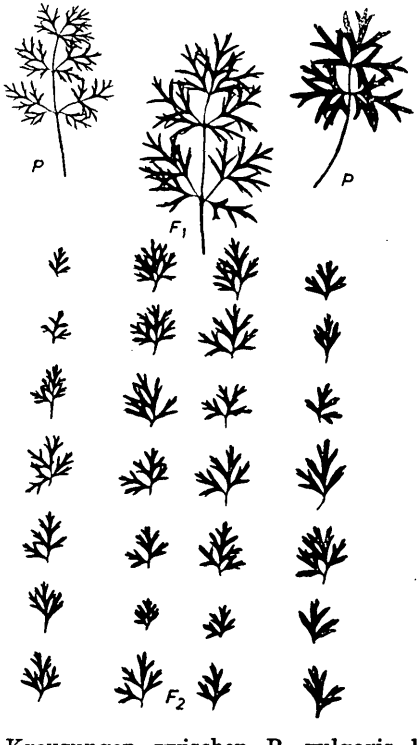



Abb. 4. Kreuzungen zwischen P. vulgaris links und P. grandis rechts, darunter die luxurierende $F_1$ und die in den Blattzipfelbreiten aufspaltende $F_2$ (dargestellt an den Laubblättern bzw. in der $F_2$ an den Blattzipfeln.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



diese Bastarde werden wieder rückgekreuzt mit den benachbarten Formen usf. Dadurch kommt es zu einem bestimmten Merkmalsgefälle, im allgemeinen senkrecht zur Grenze der beiden miteinander kombinierten Formen. Auch sind die introgressiv hybridisierten Formen manchmal relativ einheitliche und stabile Populationen.

Gleich ein charakteristisches Beispiel: Die beiden mitteleuropäischen Arten *P. vulgaris* und *grandis* (Abb. 5) sind zwar in den Zentren ihrer Verbreitungsgebiete gut zu unterscheiden:

*P. vulgaris:* Blüten meist dunkel violett, Laubblätter reich unterteilt und im allgemeinen schon bei Blütenbeginn sichtbar, alle oberirdischen Teile der Pflanze infolge stärkerer geopositiver Reaktionen meist deutlich gegen die Erde geneigt (z. B. die Blüten bei schlechtem Wetter nickend).

*P. grandis:* Blüten meist heller, Laub schwächer unterteilt (meist halb so viel oder weniger Zipfel als bei *P. vulgaris*) und erst nach Blütenbeginn sichtbar, Zipfel meist breiter und derber, überhaupt alle Teile kräftiger sowie von den Laubblättern bis zu den Griffeln mehr aufgerichtet.

Trotz dieser deutlichen Unterschiede zwischen den „typischen" Artvertretern finden sich in Mitteleuropa für alle diese Merkmale in Ost/West-Richtung gleitende Reihen. So zeigen beispielsweise die Blattzipfelbreiten (Abb. 6) ein Gefälle mit einem

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at


Maximum (etwa 9 mm) am Ostrand des Wiener Waldes und ein Minimum (2 mm) am Rhein; dazwischen liegt ein 2. Maximum in der Regensburger Gegend. Oben erwähnten wir schon ein ähnliches

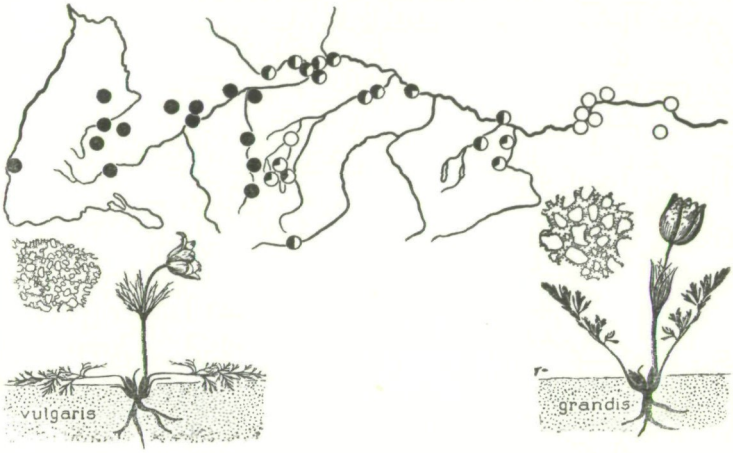



Abb. 5. P. vulgaris (links) und P. grandis (rechts): Verbreitung in Süddeutschland und im anschließenden österreichischen Donauraum. Schwarze Kreise: Standorte von P. vulgaris; weiße Kreise: Standorte von P. grandis; schwarzweiße Kreise: Standorte von Übergangsformen, Sektorengrößen entsprechend dem jeweiligen Merkmalsanteil. Aus Zimmermann 1959, S. 650.

Gefälle der Aufblühfolge. Für weitere Merkmale vgl. z. B. Aichele und Schwegler 1957.

Aus der recht komplizierten Verteilung dieser Merkmale können wir auch rekonstruieren, wie und

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



wann diese „Introgressive Hybridisation“ zustande gekommen ist. *P. vulgaris* und *grandis* gehören zu einer tetraploiden Gruppe von Küchenschellen, haben also 32 Chromosomen [8]). Ihre gestaltlich nächst verwandten (oft mit ihnen verwechselten) aber diploiden Formen (16 Chromosomen) sind einerseits in

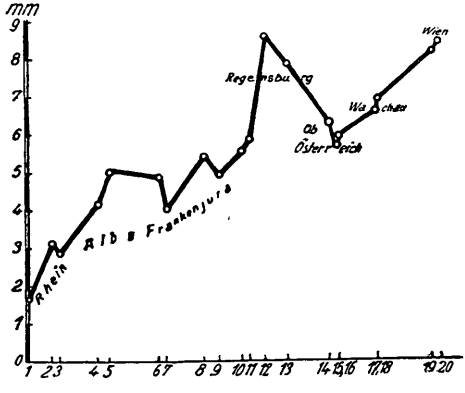



Abb. 6. Graphische Darstellung der Laubblatt-Zipfelbreite. Waagrechte: Standorte von West nach Ost. Lotrechte: Zipfelbreite in mm.

den Gebirgen des Balkans (*P. grandis* subsp. *velebitica*, vgl. Abb. 7) und andererseits in Südostfrankreich (*P. montana*). So fand die Chromosomenverdoppelung und damit die Herausbildung der heutigen „typischen“ Vertreter (*P. grandis* subsp. *grandis*

---

[8]) Als Gesamtart *P. vulgaris* oder Subsectio *Vulgares*.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



und *P. vulgaris*, bzw. *P. rubra*) einerseits im Grenzgebiet zwischen der Balkanhalbinsel und dem pannonischen Raum und andererseits etwa im unteren Rhônegebiet statt. Während der Eiszeit konnten diese Formen nördlich der Alpen nicht existieren. Als aber nach der Eiszeit *P. grandis* östlich und *P. vulgaris* westlich um die Alpen herum einwandern konnten, trafen sie sich auf der bayrisch-oberösterreichischen, den Alpen vorgelagerten Ebene.

Hier kam es dadurch zur erwähnten Introgressiven Hybridisation und namentlich im Grenzgebiet zu zahlreichen neuen Zwischenformen zwischen *P. grandis* und *vulgaris*. Von diesen sind beispielsweise die var. *oenipontana* bei Innsbruck, die var. *monacensis* und *zimmermanniana* nördlich und südlich von München sowie var. *moravica* bei Brünn benannt worden. In den meisten Fällen ist es infolge dieser gleitenden Reihen ziemlich willkürlich, ob man diese Formen lieber zu *P. vulgaris* oder *P. grandis* stellt.

Interessanterweise sind — nach den heutigen Merkmalen zu schließen — Vertreter von *P. grandis* mit ihrem mehr trockenresistenten Charakter ungefähr so weit nach Westen gekommen, wie einige Jahrtausende später die Hunnen, nämlich bis zum Lechfeld, das heute von typischen Vertretern der *P. vulgaris* besiedelt ist (soweit die „Kultur“ nicht diese Standorte vernichtet hat). Die Einwanderung dürfte im Boreal erfolgt sein.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



Ein zweiter Typ der Introgressiven Hybridisation verbindet *P. grandis* mit der Gebirgspflanze *P. halleri* (Abb. 7), die in mehreren Unterarten von den Westalpen (subsp. *halleri*), den Ostalpen (subsp. *styriaca*), den Karpaten (subsp. *slavica*) bis zur Krim (subsp. *taurica*) verbreitet ist

Abb. 7. Areale von P. halleri und P. grandis. 1 u. 2 subsp. halleri, 3 styriaca, 4 slavica, 5 macedonica, 6 rhodopaea, 7 taurica, 8 grandis (a subsp. grandis, b polonica, c velebitica). Nach Krause 1958 erweitert. Die Pfeile kennzeichnen Ausweichwege während der letzten Vereisung.

(außerdem in den südlichen Balkangebirgszügen subsp. *macedonica* und *rhodopea*). *P. grandis* wird so von *P. halleri* an zwei Grenzen umfaßt (im Westen von der subsp. *styriaca*) und südlich der Karpaten

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



von der subsp. *slavica,* die sich in einzelnen Exemplaren oft kaum von der subsp. *styriaca* unterscheidet.

Dieser intensive Kontakt zwischen der *P. grandis* und *P. halleri* hat sich auf beide Partner der Introgressiven Hybridisation sehr auffällig ausgewirkt. Einerseits ist es recht schwer, eine typische *P. grandis* zu charakterisieren. Der Name von *P. grandis* Wenderoth ist zwar vermutlich nach Pflanzen von der Ostgrenze des Wiener Waldes geprägt worden, da Wenderoth seine Pflanzen von Wiener Kollegen erhalten hat (das Herbar Wenderoth scheint verschollen). Gerade das besondere Merkmal der relativ breiten Laubblattzipfel ist aber eine Folge der Introgressiven Hybridisation. Der „Typus" von *P. grandis* ist so geographisch und morphologisch eine „Randform" (vgl. dazu z. B. Winkler 1962).

Andererseits ist aber die große Ähnlichkeit von *P. halleri* subsp. *styriaca* und subsp. *slavica,* var. *slavica* eine Folge der Durchmischung mit *P. grandis.* Denn umgekehrt sind sich auch die beiden geographischen Flügelformen (subsp. *halleri* und subsp. *taurica*) einander sehr ähnlich (vgl. Krause 1958 und Winkler 1962).

Ein dritter Typ der Introgressiven Hybridisation ist charakteristisch für die Subsektion der *Patentes* (Abb. 8). Wie beim ersten Typ (*P. vulgaris* und *grandis*) reihen sich

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



die „typischen" (und auch im Zentrum ihrer Verbreitungsgebiete gut unterscheidbaren) Arten in West/Ost-Richtung, nämlich die violett blühende *P. patens* in Europa, die gelbblühende *P. flavescens* in Sibirien, die blauviolettblühende (von *P. patens* durch ihr Fiederblatt abweichende) *P. multifida* in Ost- und Südsibirien, aber mit nahverwandten Formen über die Beringstraße bis nach Alaska und

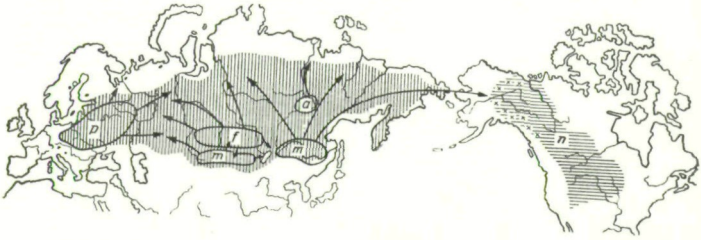



Abb. 8. Pulsatilla subsectio Patentes, Areal: p = P. patens, f = P. flavescens, m = P. multifida, a = P. angustifolia, n = P. nuttalliana, ××× an P. multifida anklingende Populationen in Nordamerika. Aus Zimmermann und Miehlich 1962, S. 93.

in die Rocky Mountains reichend und die weiß blühende *P. nuttaliana* in den Prärien Nordamerikas. Wieder hat hier bei den *Patentes* die Introgressive Hybridisation zahlreiche, z. T. auch benannte (Zimmermann & Miehlich 1962) Zwischenformen geschaffen. Trotz der oft relativ breiten Grenzstreifen hat diese Form der Introgressiven Hybridisation aus den erwähnten Haupt-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



arten und den Zwischenformen ein einigermaßen lineares Band mit ausgeprägtem West/Ostgefälle (außer den Blütenfarben sehr deutlich auch in Blattmerkmalen, da der handförmige Typ im Westen gegen den Osten ersetzt wird durch den Fiedertyp, vgl. Zimmermann & Miehlich). Diese lineare Anordnung ist eine Folge der großen Ausdehnung des Gesamtareals über die 3 Nordkontinente. Einige Zwischenformen (sowohl in der Blütenfarbe wie in der Blattform) konnten experimentell durch Bastardierung erzeugt werden.

Viele ähnliche Beispiele wären auch in der Gattung *Pulsatilla* noch zu erwähnen [9]). So hat im Westen die Introgressive Hybridisation zwischen *Pulsatilla vulgaris* und *rubra* zu Zwischenformen wie *P. rubra* var. *ligerana geführt* [10]). Auch sind auf diese Weise in den typischen *P. vulgaris*-Vertretern *P. rubra*-Eigentümlichkeiten (z. B. Pelargonidin-Komponenten des Blütenfarbstoffes) nachweisbar (Ensslin 1958). Hier reicht die Introgressive Hybridisation also über die Grenzen der Subsektionen hinaus, ähnlich wohl auch zwischen den diploiden Vertretern der *Vulgares* und *Pratenses* auf der Balkanhalbinsel oder in Ostasien zwischen den

---

[9]) Ähnliche lineare Anordnung der Formen wie bei den *Vulgares* auch bei den *Albanea* Vorderasiens (vgl. Zimmermann, Bachmann und Dieringer 1962).

[10]) Vgl. Zimmermann 1964 b.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



*Patentes* und den *P. ambigua*-Vertretern der *Albanae,* die vielleicht die Anklänge der Fiederblätter in die *Patentes* gebracht haben.

Die Introgressiven Hybridisationen greifen also sehr tief ein in das Entwicklungsgeschehen. Als ihre Folge sind die Verwandtschaftszusammenhänge innerhalb der Untergattungen durch vernetzte Stammbaumsysteme darzustellen (vgl. Abb. 3 B). Doch sind solche „Stammbäume" natürlich nur vereinfachte Darstellungen, da jeweils nicht nur je eine Zwischenform, sondern ganze Reihen von Zwischenformen zu nennen wären.

Im ganzen aber spielt jedenfalls die Introgressive Hybridisation in der phylogenetischen Entwicklung eine sehr große Rolle bei der Bildung neuer Formen; doch ist dieser Prozeß ganz auf den mikrophylogenetischen Bereich beschränkt. Damit ergibt sich ein deutlicher Unterschied zwischen dem mikrophylogenetischen Abschnitt (mit Entstehen neuer Formen durch Introgressive Hybridisation) und dem makrophylogenetischen Abschnitt (ohne eine solche Introgressive Hybridisation).

Obwohl — wie auch von mir mehrfach unterstrichen — zwischen Mikrophylogenie und Makrophylogenie kein grundsätzlicher Unterschied besteht, braucht natürlich nicht in allen Abschnitten der Entwicklung die gleiche Faktorenkombination wirksam zu werden. So ist selbstverständlich die Auswirkung der Introgressiven Hybridisation nur

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



dort zu erwarten, wo Bastardierungen möglich sind, also zwischen Vertretern enger verwandter Gruppen: nahestehender Arten und Unterarten.

Ich bedauere, daß ich hier nur einen kleinen Teil der Ergebnisse und der angewandten Methoden vorführen konnte, und auch im Einzelnen nicht das Mitwirken von über 30 Mitarbeitern, denen ich diese Ergebnisse verdanke, aufzählen kann. Aber diese Ergebnisse zeigen doch, daß die hier gewonnenen Erkenntnisse weit hinausreichen über den Bereich einer einzelnen Gattung.

*Zitierte Literatur.*

Aichele, D. u. H.-W. Schwegler: Die Taxonomie der Gattung Pulsatilla. Feddes Rep. spec. nov. *60*, 1—30 (1957).

Ensslin, W.: Die Blütenfarbstoffe der Gattung Pulsatilla. Naturw. Rundschau *11*, 18—20 (1958).

Kárpáti, Z.: Die Zwischenformen und ihre Stellung im System. Borbasia Nova *25*, 1—20 (1944).

— Die Zwischenformen in systematischer und entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht. Ann. Biol. Univ. Debr. 199—107 (1950).

Krause, Karin: Taxonomische Gliederung, Verbreitung und Genetik der Pulsatilla Halleri. Bot. Jb. *78*, 1—68 (1958).

Lasch, F.: Über die Pulsatillen der Mark Brandenburg. Linnaea *3*, 163—168 (1828).

— Beitrag zur Kenntnis der Varietäten und Bastardformen einheimischer Gewächse. Linnaea *4*, 405 (1829) und *5*, 431 (1830).

Seyfried, Lore: Die Bewegungsmechanismen der Pulsatillagranne. Zeitschr. f. Bot. *42*, 437—457 (1954).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



Wenderoth, G. W. F.: Einige Bemerkungen über verschiedene neue Pflanzenarten des Botanischen Gartens in Marburg. Schr. Ges. Naturw. Marburg 257, *2* (1831).

Winkler, S.: Systematische Untersuchungen über den Formenkreis Pulsatilla grandis Wenderoth. Bot. Jb. *81*, 213—251 (1962).

Zimmermann, W.: Bemerkenswerte Rassen schwäbischer Pflanzen. Jahresh. d. Ver. f. vaterl. Naturk. (Veröff. staatl. St. f. Naturschutz Württ.) *88*, 20—36 (1932).

— Genetische Untersuchungen an Pulsatilla IV. Flora *133*, 417—492 (1939).

— Pulsatilla. Hippokrates *9*, 914—943 (1938).

— Grundfragen der Stammesgeschichte, erläutert am Beispiel der Küchenschelle. Biolog. *10*, 404 bis 414 (1944).

— Bildung von Artgrenzen („Speciation"), erläutert am Beispiel von Pulsatilla. Caryologie Vol. suppl. 1143 f. (1954).

— Phylogenie der Blüte. Phyton *7*, 162—182 (1957).

— Phylogenie der Pflanzen. 2. Aufl. Fischer Stuttgart (1959).

— Phylogenetic shifting of organs, tissues and phases in Pteridophytes. Canad. Journ. of Bot. *39*, 1547—1553 (1961).

— Wie entstehen neue Organe? Genetische Untersuchungen an Pulsatilla VIII. Natur (1963).

— Gibt es außer dem phylogenetischen System „natürliche" Systeme der Organismen? Biolog. Zentralbl. *82*, 525—568 (1963).

— Zur Taxonomie von Pulsatilla IV. Feddes Rep. (1964 b).

— u. Ruth Herterich. Zur Morphologie u. Anatomie von Pulsatilla. I. Die Knospenschuppen. Ztschr. f. Bot. *49*, 489—514 (1961 b).

— u. Gertrud Miehlich. Zur Taxonomie von Pulsatilla Miller III. Die Subsection Patentes. Die Kulturpflanze, Beih. *3*, 93—133 (1962).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



## Anhang

I. Subgenus Preonanthus Juzepczuk 1937 (2 n = 16)

P. alpina (L.) Delarbre 1800 (Europa)

P. aurea (Sommier et Levier) Juzepczuk 1937 (Kaukasus)

P. occidentalis (Watson) Freyn 1890 (N.-Amerika)

II. Subgenus Pulsatilla (2 n = 16 und 32)

Sectio 1 Pulsatilla DC. 1818 (2 n = 16 und 32)

Subsectio 1 Vernales Juzepczuk 1937 (2 = 16)

P. vernalis (L.) Miller 1768 (vorzugsweise Europa)

Subsectio 2 Albanae Aichele und Schwegler 1957 (2 = 16)

P. albana (Steven 1812) Berchthold et Presl 1820 (Kaukasien, Türkei)

P. bungeana C. A. Meyer 1830 (Zentralasien)

P. campanella (Fischer 1842) Krylov 1931 (Pamir, Altai)

P. wallichiana (Royle 1839) Ulbrich 1925 (West-himalaya)

P. millefolium (Hemsley et Wilson 1906) Ulbrich 1925 (westchinesische Gebirge)

P. turczaninowii Krylov et Sergiewskaija 1830 (Zentral- und Ostasien)

P. regeliana Maxim. 1889 (Tangutien und Südmongolei)

Subsectio 3 Patentes Juzepczuk 1937 (2 = 16)

P. patens (L.) Miller 1768 (vorzugsweise Europa)

P. flavescens (Zuccarini 1826) Juzepczuk 1937 (Sibirien)

P. angustifolia Turczaninow 1840 (N.-Ostsibirien)

P. multifida Juzepczuk 1937 (O.-Sibirien)

P. nuttalliana (DC.) Berchthold et Presl (N.-Amerika)

Subsectio 4 Pratenses Juzepczuk 1937 (2 n = 16 und 32)

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at



P. pratensis (L.) Miller 1768 (Europa), 2 n = 16
P. montana (Hoppe) Zamels 1927 (Europa) 2 n = 16
P. rubra (Lam. 1783) Delarbre 1800 (Zentral- und Südfrankreich), 2 n = 32
mit subspec. hispanica Aichele u. Schwegler 1957 (Spanien), 2 n = 32

Subsectio 5 Vulgares Juzepczuk 1937 = spec. coll. vulgaris Zamels 1927 (2 n = 32 u. 16)
P. vulgaris Miller 1768 (Europa), 2 n = 32
P. grandis Wenderoth 1831 (Europa), 2 n = 32, subspec. velezensis Winkler 2 n = 16
P. halleri (Allioni 1773) Willdenow 1809 (Europa), 2 n = 32

Sectio 2 Iostemon (Juzepczuk 1937) Aichele u. Schwegler 1957 (2 n = 16?)
P. kostyczewii (Korsh. 1896) Juz. 1937 (Endemismus Altai u. Pamir)

Sectio 3 Preonanthopsis Zamels 1927 (2 n = 16)
P. taraoi (Markino 1903) Takeda 1910 (Endemismus Japan)

Sectio 4 Semicampanaria Zamels 1927 (2 n = 16)
P. cernua (Tungb. 1784) Bercht. et Presl 1820 (Ostasien)
P. dahurica (Fisch. ex DC. 1818) Spreng. 1825 (Ostasien)
P. chinensis (Bunge 1832) Regel 1861 (Ostasien)

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien

Jahr/Year: 1963

Band/Volume: 103

Autor(en)/Author(s): Zimmermann Walter Max

Artikel/Article: Pulsatilla, Werden und Wandeln einer Gattung (Genetische Untersuchungen an Pulsatilla IX). 99-122