Prozesse innerhalb hybridisierender *Pilosella*-Populationen: *P. aurantiaca* und *P. officinarum* in Hagen (Nordrhein-Westfalen)

Anna Krahulcová, Uwe Raabe & František Krahulec

Zusammenfassung: *Pilosella aurantiaca* – tetraploid, fakultativ apomiktisch und eingebürgert – und *P. officinarum* – tetraploid, sexuell und einheimisch – bilden bei Hagen, Nordrhein-Westfalen, einen Hybridschwarm aus tetra- und hexaploiden Pflanzen. Der Hybridschwarm wurde 1990 auf einer inzwischen brach gefallenen Wiese gefunden. Seit 20 Jahren kommt hier fast unverändert ein breites Spektrum von Hybriden vor: *P. aurantiaca* angenäherte Morphotypen (entsprechen *P. rubra*), intermediäre Morphotypen (*P. stoloniflora*) und verschiedene *P. officinarum* angenäherte Morphotypen. Diese Population wurde hinsichtlich Ploidiegrad, Genomgröße, Fortpflanzungssystem, Chloroplasten-Haplotypen und Isoenzym-Phänotypen untersucht. Der zu *P. rubra* korrespondierende Morphotyp ist hexaploid mit variabler Fortpflanzung. Er produziert neben apomiktischen einen erheblichen Anteil sexueller und polyhaploider Nachkommen. Die Struktur des Genotyps und der DNA-Gehalt macht eine wiederholte Entstehung aus unreduzierten Eizellen von *P. aurantiaca* und reduziertem Pollen von *P. officinarum* (2n + n-Hybridisierung) wahrscheinlich. Die damit koexistierenden Hybriden (*P. stoloniflora*) sind tetraploid und sexuell. Bei *P. officinarum* wurden zwei Chloroplasten-Haplotypen gefunden, wovon einer auch bei *P. aurantiaca* vorkommt. Das Vorkommen eines Chloroplasten-Haplotypen bei *P. officinarum*, der typisch für *P. aurantiaca* ist, macht Rückkreuzungen wahrscheinlich. Die unterschiedlichen Genomgrößen der wahrscheinlichen Elternarten spiegeln sich in den Genomgrößen der homoploiden (tetraploiden) Hybriden wider. Eine mehrfache Rückkreuzung mit *P. officinarum*, wie sie durch die Morphologie wahrscheinlich gemacht wird, wird durch Genomgröße und Chloroplasten-Haplotypen gestützt.

Abstract: **Processes within hybridising *Pilosella* populations: *P. aurantiaca* and *P. officinarum* in North Rhine-Westphalia (Germany).** The hybridising population is comprised of two tetraploid morphologically distinct species, namely the introduced facultatively apomictic *P. aurantiaca* and the native sexual *P. officinarum*, and of their recent hybrids, both tetraploid and hexaploid. The hybrid swarm, first found in 1990, is growing on nutrient-poor fallow land, but the meadow was occasionally mown in the past. A wide spectrum of coexisting hybrid morphotypes has practically been unchanged over twenty years, involving the morphotypes (1) more close to *P. aurantiaca* (corresponding to *P. rubra*), (2) intermediate between parental species (*P. stoloniflora*) and (3) several different types more or less close to *P. officinarum*. Recently, the population structure was studied with respect to ploidy level, genome size, breeding system, chloroplast DNA haplotypes and isozyme phenotypes. The hybrid corresponding to *P. rubra* is hexaploid with a variable reproductive mode, producing a considerable amount of sexual/polyhaploid progeny in addition to true apomictic progeny. Its seed fertility is reduced. The genotype structure and DNA content in this hexaploid suggest a repeated origin via 2n + n hybridisation of *P. aurantiaca* (maternal parent) and *P. officinarum*. The other coexisting hybrids (*P. stoloniflora*) are tetraploid and sexual. Two chloroplast DNA haplotypes were found in *P. officinarum* at this locality, one of them shared with *P. aurantiaca*. The capture of a haplotype typical of *P. aurantiaca* by plants of *P. officinarum* supports backcrosses to *P. officinarum*. The different genome size (DNA content in the monoploid chromosome set) in the putative parental species, *P. aurantiaca* and *P. officinarum*, is reflected in their homoploid hybrids which have different proportions of parental genomes. Thus, a multistep hybridisation (backcrosses to *P. officinarum*) was suggested according to morphological characters of the tetraploid hybrids, this was supported using both the genome size data and haplotype structure.

Anna Krahulcová
František Krahulec
Institute of Botany, Academy of Sciences of the Czech Republic,
CZ-25243 Průhonice;
anna.krahulcova@ibot.cas.cz
frantisek.krahulec@ibot.cas.cz

Uwe Raabe
Borgsheider Weg 11, 45770 Marl;
uraabe@yahoo.de

1. Einleitung

Im Südwesten der Stadt Hagen in Nordrhein-Westfalen (51°20´38´´N, 07°28´39´´E, 260–280 m ü. NN) wächst in einer brach gefallenen, mageren Wiese ein bemerkenswerter Hybridschwarm, entstanden aus *Pilosella aurantiaca* und *P. officinarum*. Die Population wurde hier 1990 entdeckt und von Gottschlich & Raabe (1992) ausführlich beschrieben. Während die Wiese in den frühen 1990er Jahren noch gelegentlich gemäht wurde, geschah dies später nicht mehr. Von den Elternarten ist *P. officinarum* in Westfalen einheimisch und häufig, wogegen es sich bei *P. aurantiaca* um eine verwilderte Gartenpflanze handelt. Die deutlichen morphologischen Unterschiede zwischen den beiden Elternarten, besonders in der Farbe der Blüten, aber auch in Stängelverzweigung, Pflanzenhöhe und Dichte der Sternhaare auf der Blattunterseite, vereinfachen das Erkennen der Hybride.

Schon im Jahr der Entdeckung wurden neben den beiden Elternarten *Hieracium chaunanthes* (Nägeli & Peter) Zahn [= *Pilosella rubra* (Peter) Soják] als neu für Westfalen und verschiedene Morphotypen von *H. stoloniflorum* Waldst. & Kit. [= *P. stoloniflora* (Waldst. & Kit.) F. W. Schultz & Sch. Bip.] festgestellt (Gottschlich & Raabe 1992). Alle Taxa wurden seinerzeit zu *Hieracium* subgen. *Pilosella* gestellt. Eine Auswahl der unterschiedlichen Typen ist bei Gottschlich & Raabe (1992) abgebildet. *H. stoloniflorum* subsp. *monocephalum* Gottschlich wurde neu beschrieben. *P. rubra* zeigt vorherrschend die morphologischen Merkmale von *P. aurantiaca*. Die Morphotypen von *P. stoloniflora* sind entweder zwischen den Elternarten vermittelnde Formen oder sie sind mehr oder weniger deutlich *P. officinarum* genähert (Gottschlich & Raabe 1992). Das Spektrum der mutmaßlich hybridogenen Morphotypen reicht bis zu Pflanzen, die nur durch einen sehr tief gegabelten Stängel und/oder eine eher geringe Dichte von Sternhaaren auf der Blattunterseite von *P. officinarum* zu unterscheiden sind. Schon bei der Entdeckung der Population fiel auf, dass sich die unterschiedlichen Blütezeiten der Ausgangsarten *P. officinarum* und *P. aurantiaca* (die erstgenannte Art blüht deutlich früher) auch auf die Hybriden auswirken. Die *P. officinarum* genäherten Morphotypen blühen früher als typische *P. stoloniflora* und letztere früher als die in ihren morphologischen Merkmalen *P. aurantiaca* näher stehende *P. rubra* (Gottschlich & Raabe 1992). Dennoch gibt es auch Überschneidungen in der Blütezeit. Neben *P. aurantiaca*, *P. officinarum* und ihren Hybriden wurden jeweils in wenigen Exemplaren zwei weitere *Pilosella*-Arten festgestellt (Gottschlich & Raabe 1992): *P. piloselloides* (Vill.) Soják [*H. piloselloides* Vill. subsp. *obscurum* (Rchb.) Zahn] und *P. brachiata* (Bertol. ex DC.) F. W. Schultz & Sch. Bip. (*H. brachiatum* Bertol. ex DC.)

Dieser Hybridschwarm wurde als eine beispielhafte zentraleuropäische Population ausgewählt, um die Hybridisierung zwischen einer fakultativ apomiktischen (*P. aurantiaca*) und einer sexuellen Art (*P. officinarum*) zu veranschaulichen. Im ersten Schritt wurden Lebendpflanzen der verschiedenen Morphotypen in den Versuchsgarten des Instituts für Botanik der Tschechischen Akademie der Wissenschaften in Průhonice bei Prag, Tschechien, gebracht, dort kultiviert und der Ploidiegrad bestimmt. Für eine detaillierte Untersuchung der Populationsstruktur wurden weitere Lebendpflanzen und Früchte der Elternarten möglichst aller Hybridtypen gesammelt. Ziel war es, die Prozesse zu verstehen, die zur gegenwärtigen Populationsstruktur geführt haben. Einige der Ergebnisse, insbesondere zur Entstehung der hexaploiden *P. rubra* und zur Apomixis bei *P. aurantiaca* und *P. rubra* wurden bereits veröffentlicht (Krahulcová & al. 2011). Hier beschreiben wir unsere Ergebnisse in Bezug auf morphologische, karyologische, reproduktive und molekulargenetische Eigenschaften der Morphotypen, aus denen

sich die hybridisierende Population zum gegenwärtigen Zeitpunkt zusammensetzt.

2. Material und Methoden

2.1 Entnahme von Lebendpflanzen und Früchten, Kultivierung der Nachkommen, Bewertung morphologischer Merkmale

Bei allen Sammelexkursionen wurde eine möglichst vollständige Sammlung der verschiedenen Morphotypen als Lebendpflanzen oder Früchte angestrebt. 22 Lebendpflanzen wurde 2003 gesammelt und in den Versuchsgarten des Instituts für Botanik in Průhonice gebracht. Die Pflanzen wurden in Außenbeeten in Töpfen mit Gartenerde kultiviert, um sowohl den Ploidiegrad als auch den monoploiden DNA-Gehalt (Cx-Wert, für die Terminologie siehe Suda & al. 2006) zu bestimmen. Die Chloroplasten-Haplotypen wurden bei zwei überlebenden Pflanzen dieser ersten Gruppe (Tab. 1) bestimmt. 2007 wurden Früchte von 33 Pflanzen mit deutlich unterschiedlichen morphologischen Merkmalen und 2008 11 Lebendpflanzen und ihre Früchte gesammelt (Tab. 1). Soweit die 2008 für die Untersuchung vorgesehenen Pflanzen noch keine ausgereiften Früchte besaßen, wurden sie in den Garten in Průhonice verpflanzt. Früchte wurden von den markierten, fruchtenden Mutterpflanzen spätestens 10 Tage später abgenommen. Ein Teil der Samen wurde einer Durchflusscytometrie unterzogen, um zu bestimmen, ob sie sexuell oder apomiktisch entstanden waren (siehe unten). Verbliebene Früchte wurden in Gartenerde im Glashaus ausgesät und die Sämlinge bis zur Fruchtreife kultiviert.

Unter den 2003 gesammelten Pflanzen befand sich neben den verschiedenen Morphotypen von *P. aurantiaca*, *P. officinarum* und deren Hybriden (Tab. 1) auch ein einzelnes Exemplar von *P. piloselloides*. Die Aufsammlungen in 2007 und 2008 konzentrierten sich ausschließlich auf den Hybrid-Schwarm von *P. aurantiaca* × *P. officinarum*, weil keine Morphotypen gefunden wurden, die einen Hinweis auf eine mögliche Hybridisierung mit *P. piloselloides* erkennen ließen.

Jeder Morphotyp wurde auf die Merkmale hin untersucht, die die Elternarten *P. aurantiaca* und *P. officinarum* unterscheiden: Farbe der Blüten, Stängelverzweigung sowie Dichte der Sternhaare auf der Blattunterseite und am Stängel. Darauf basierend wurde jede Pflanze entweder als *P. aurantiaca*, *P. officinarum* (AU und PI in Tab. 1) oder als Hybride qualifiziert. Entsprechend dem morphologischen Erscheinungsbild, das entweder intermediär zwischen den Eltern oder näher an einem der beiden Eltern lag, wurden die Hybriden in folgende Gruppen unterteilt: *P. rubra* (= *P. aurantiaca* > *P. officinarum*), *P. stoloniflora* (= *P. aurantiaca* − *P. officinarum*), *P. stoloniflora* − *P. officinarum* (SF-PI in Tab. 1) und *P. officinarum* sehr nahe stehende Morphotypen mit meist tief verzweigtem Stängel und/oder einer geringeren Dichte von Sternhaaren auf der Blattunterseite im Vergleich zu typischer *P. officinarum*. Diese letzte Gruppe von mutmaßlichen Hybriden wurde mit der Formel *P. stoloniflora* < *P. officinarum* gekennzeichnet (SF≤PI in Tab. 1 für Übergangs-Morphotypen zwischen SF-PI und SF<PI). Die taxonomische Behandlung folgt Bräutigam & Greuter (2011). Die Herbarbelege aller Pflanzen dieser Studie (einschließlich der aus Samen gezüchteten Nachkommen) wurden im Herbarium des Instituts für Botanik in Průhonice (PRA) hinterlegt.

2.2 Bestimmung von Ploidiegrad, Genomgröße und Chromosomenzahl

Der Ploidiegrad (Suda & al. 2006) wurde an elf 2008 gesammelten und allen Pflanzen, die aus den 2007 gesammelten Achänen gezogen wurden, bestimmt (Tab. 1). Die diploide *P. lactucella* (2n = 2× = 18) diente als interner Standard bei den unter Verwendung eines Partec PA II mittels Durchflusscytometrie analysierten Proben. Es wurde ein zweistufiges Verfahren (Otto 1990) und DAPI als Fluorochrom verwendet (zu Details siehe Krahulcová & al. 2004). Insgesamt 3000 Zellkerne wurden pro Probe analysiert. Nur Signale mit einem Variationskoeffizienten (CV) von unter 3 % wurden akzeptiert. Der Ploidiegrad der 2003 gesammelten 22 Pflanzen wurde aus der Genomgröße (holoploider DNA-Gehalt, 2C-Wert) abgeleitet, die mit der Genomgröße der Elternarten (nach Suda & al. 2007) in Beziehung gesetzt wurde: *P. aurantiaca* (Mittelwert 2C-Wert 7,79 pg DNA im tetraploiden Cytotyp), *P. officinarum* (Mittelwert 2C-Wert 6,89 pg DNA

im tetraploiden Cytotyp) und *P. piloselloides* (Mittelwert 2C-Wert 10,07 pg DNA im pentaploiden Cytotyp). Die Genomgröße wurde mittels Durchflusscytometrie unter Verwendung des Partec PA II Instruments und Propidiumjodid als Fluorochrom ermittelt. Wiederum wurde ein zweistufiges Verfahren (Otto 1990) für die Vorbereitung der Proben verwendet. *Zea mays* „CE-777" (2C = 5,43 pg DNA, Lysák & Doležel 1998) wurde als interner Standard verwendet (zu Einzelheiten des Verfahrens siehe Suda & al. 2007). Insgesamt 5000 Kerne wurden pro Probe analysiert. Nur Signale mit Variationskoeffizienten (CV) von unter 3,5 % wurden akzeptiert.

Chromosomenzahlen wurden bei zwei Pflanzen der hexaploiden *P. rubra* bestimmt und bei einem Teil der aus Samen gezogen Pflanzen dieser Herkunft. Chromosomen der Wurzelspitzenmeristeme wurden mit Orcein-Lactopropionsäure gefärbt (Krahulcová & Krahulec 1999).

2.3 Nachweis der Art der Fortpflanzung

Der Fortpflanzungstyp wurde entweder durch Kastrationsexperimente oder durch Durchflusscytometrie ermittelt. Bei der Kastration wurde der obere Teil der jungen Köpfchen vor der Blüte abgeschnitten und mit Hilfe eines Nylonbeutels isoliert (Gadella 1987, Krahulcová & Krahulec 1999). Anschließend wurde der Fruchtansatz von mindestens drei offen abgeblühten Köpfchen mit dem von mindestens drei kastrierten Köpfchen derselben Pflanze verglichen. Die Durchflusscytometrie (Matzk & al. 2000) ermöglicht die Bestimmung des reproduktiven Weges durch Ermittlung des Ploidiegrades von Zellen des Embryos und Zellen des Endosperms in reifen Samen. Die durch offene Bestäubung und nach Kastration erhaltenen Früchte einer Pflanze wurden gemeinsam untersucht, wobei zusätzlich noch ein interner Standard verwendet wurde. Dabei kam ein Partec PA II zum Einsatz (zu Details des Verfahrens angepasst für *Pilosella*-Samen siehe Krahulcová & Suda 2006, Krahulcová & al. 2009). Insgesamt wurde jeweils der DNA-Gehalt von 5000 Zellkernen ermittelt. In den Histogrammen wurden nur Signale mit einem Variationskoeffizienten (CV) von unter 3,5 % akzeptiert.

2.4 Analyse von Geno- und Haplotyp

Identische Genotypen (Klone) entstehen bei *Pilosella* durch Apomixis, aber auch durch klonales Wachstum über Stolonen und anschließende Fragmentation. Eine Isoenzym-Analyse wurde für die Identifikation einzelner Klone innerhalb der verschiedenen Morpho- und Cytotypen verwendet. Diese Methodik erzielt bei fakultativen Apomikten (*P. aurantiaca* und *P. rubra*) gute Ergebnisse, kann aber auch versuchsweise bei sexuellen Arten wie *P. officinarum* und *P. stoloniflora* verwendet werden (Tab. 1). Die minimale Anzahl individueller Genotypen wurde aus dem Muster von Isoenzym-Typen ermittelt, die aus einer Kombination von vier getesteten Enzymen (AAT, EST, LAP, PGM) stammen. Dieses System hat eine ausreichend effiziente Auflösung bei *Pilosella* (Krahulec & al. 2004).

Um den mütterlichen Elternteil der Hybriden zu ermitteln, wurden die maternal vererbten Chloroplasten-Haplotypen analysiert. Bei der Analyse der trnT-trnL-intergenischen Spacer wurden bereits früher zwei hauptsächliche Haplotyp-Gruppen (Gruppe I und II) mit mehreren Varianten (Sub-Haplotypen) bei *Pilosella* identifiziert und ihre maternale Vererbung bestätigt (Fehrer & al. 2005). Zu Einzelheiten der Analyse der cpDNA-Haplotypen bei *Pilosella* siehe auch Krahulcová & al. (2009).

3. Ergebnisse

3.1 Morpho- und Cytotypen und deren klonale Struktur

Pflanzen mit den typischen morphologischen Merkmalen von *P. aurantiaca* und *P. officinarum* wurden in Hagen auch in den letzten Jahren regelmäßig gefunden. Auch das Spektrum der Hybrid-Morphotypen entspricht noch weitgehend demjenigen von vor 20 Jahren. Die mehr oder weniger *P. officinarum* nahe stehenden Hybriden (Abb. 1–5 des Supplements) sind aber offenbar in der Häufigkeit etwas zurückgegangen, während *P. rubra* sich etwas ausgebreitet hat. *P. rubra*, die vor 20 Jahren extrem selten war, wurde aktuell mehrfach gefunden. Sie ist aber noch immer seltener als die verschiedenen Morphotypen von *P. stoloniflora*.

Tetraploide (2n = 4× = 36) überwiegen deutlich (Tab. 1). Die beiden tetraploiden Stammarten

Tab. 1: Liste der bei Hagen gesammelten Pflanzen mit erfassten Merkmalen. Für die verwendeten Methoden siehe „Material und Methoden“. Morphotypen nach Sammlungsdaten: PI = *Pilosella officinarum*; AU = *P. aurantiaca*; SF = *P. stoloniflora*; RU = *P. rubra*; PIS = *P. piloselloides*. Die Symbole „−“ Übergang, „<“ Übergewicht und „≤“ starkes Übergewicht charakterisieren die morphologische Ausprägung der Elternmerkmale. Bei Fruchtaufsammlungen in der Hagener Population ist die Anzahl der Mutterpflanzen angegeben. Die Genotypensymbole repräsentieren die verschiedenen Klone, die bei Isoenzymanalysen festgestellt wurden. Die Chloroplasten-Haplotypen gehören zum Untertyp aurantiaca des Typs I (I/3) und zum Untertyp normal des Typs II (II/7) in der Terminologie von Fehrer & al. (2005). Ein Stern kennzeichnet eine trihaploide Pflanze, die einging und daher nicht für weitere Analysen genutzt werden konnte. − List of plants sampled at the locality in Hagen and their characters ascertained. For the procedures in respective analyses see Materials and methods. Morphotypes collected according to plant label: PI = *P. officinarum*; AU = *P. aurantiaca*; SF = *P. stoloniflora*; RU = *P. rubra*; PIS = *P. piloselloides*. The symbols of either balance (−) or prevalence (< or ≤) in other morphotypes/plant labels reflect the relationship between the morphological characters of respective parents. In case of seeds collected at the locality, the number of the source maternal plants is given in parentheses. The different genotype symbols represent the different clones which were detected using the isozyme analysis. The chloroplast DNA haplotypes belong to haplotype groups I subtype „aurantiaca“ (I/3) and to haplotype group II subtype „normal“ (II/7), respectively (Fehrer & al. 2005). Asterisk indicates a perished trihaploid plant which was therefore not used in subsequent analyses.

Pflanze	Keimlinge mit analysierter Ploidie [n]	Jahr Samm-lung	Ploidiegrad	holoploide Genomgröße (pg/2C)	Fortpflanzungs-typ	Geno-typ	Chloroplasten-Haplotyp
PI 841-3		2003	4×	6,85		PI1	II/7
PI 836		2003	4×	6,91			
PI 830		2003	4×	6,92			
PI 1505		2008	4×			PI2	II/7
PI 1506		2008	4×				
SF<PI 832-3		2003	4×	6,99			
SF<PI 839-1		2003	4×	7,01			
SF<PI 832-2		2003	4×	7,03			
SF<PI 839-2		2003	4×	7,04			
SF<PI 831-2		2003	4×	7,04			
SF<PI 834/5		2003	4×	7,04			
SF<PI 831-1		2003	4×	7,08			I/3
SF<PI 832-1		2003	4×	7,12			
SF≤PI 1509		2008	4×				II/7
SF≤PI 1510		2008	4×				II/7
SF−PI 834-4		2003	4×	7,04			
SF−PI 834-3		2003	4×	7,05			
SF−PI 834-1		2003	4×	7,09			
SF−PI 834-2		2003	4×	7,10			
SF–PI 833		2003	4×	7,10			
SF 835-1		2003	4×	7,29			
SF 835-2		2003	4×	7,33			
SF 837		2003	4×	7,30			
SF 1507		2008	4×			SF1	I/3
SF 1508		2008	4×		sexuell		I/3
SF 1511		2008	4×			SF2	I/3
AU 838		2003	4×	7,71			
AU 842		2003	4×	7,75			
AU 1503		2008	4×		apomiktisch	AU1	I/3
RU 1501		2008	4×		variabel	RU1	I/3
RU 1502		2008	6× (2n=54)		variabel	RU1	I/3
RU 1504		2008	6× (2n=54)		variabel	RU2	I/3
PI Samen (5)	59	2007	4×		sexuell		I/3
SF≤PI Samen (2)	22	2007	4×		sexuell		II/7
SF Samen (11)	65	2007	4×		sexuell		I/3, II/7
AU Samen (11)	44	2007	4×		apomiktisch	AU1	I/3
RU Samen (4)	2	2007	6×, 3×*		variabel	RU3	I/3
PIS 840		2003	5×	10,00			

bildeten meist tetraploide Hybride, die morphologisch entweder zwischen den Eltern (*P. stoloniflora*, Abb. 6–9 des Supplements) stehen oder mehr oder weniger an *P. officinarum* angenähert sind. Die Ausnahme ist die hexaploide (2n = 6× = 54) *P. rubra*, die morphologisch *P. aurantiaca* angenähert ist (Abb. 2, Abb. 10 des Supplements). Eine 2003 gesammelte Pflanze von *P. piloselloides* erwies sich als pentaploid (2n = 5× = 45).

Identische Muster der Isoenzym-Typen legen nahe, dass es sich bei der Hagener Population von *P. aurantiaca* um einen Klon handelt (Tab. 1), der auch von anderen Orten in Mitteleuropa bekannt ist (Krahulcová & al. 2011). Pflanzen der hexaploiden Hybride *P. rubra* waren heterogen in Bezug auf ihre Isoenzym-Typen (Tab. 1). Die Isoenzym-Analyse unterschied drei Typen (Krahulcová & al. 2011), zwei wurden bei fruchtend gesammelten Pflanzen ermittelt, der dritte Typ wurde in aus Samen kultivierten Pflanzen gefunden. Wie erwartet zeigten die sexuellen *P. officinarum* und *P. stoloniflora* verschiedene Genotypen (Tab. 1), wobei jeweils in Kultur befindliche Paare von *P. officinarum* und *P. stoloniflora* untersucht wurden.

3.2 Reproduktionssystem und Beziehungen zwischen Mutterpflanze und Nachkommen

P. aurantiaca wurde als apomiktische Art bestätigt, die zu 99 % apomiktische Nachkommen erzeugt (Krahulcová & al. 2011). Wie erwartet entsprachen alle aus Samen gezogenen Pflanzen dem typischen *aurantiaca*-Morphotyp und behielten den tetraploiden mütterlichen Ploidiegrad (Tab. 1). Sie waren höchst wahrscheinlich apomiktischen Ursprungs. Während sich *P. officinarum* und die tetraploiden Hybriden, die am Fundort überwiegen, als sexuell erwiesen, hatte die hexaploide *P. rubra* einen besonderen Reproduktions-Modus, den wir als „variabel“ bezeichnen (Tab. 1, Krahulec & al. 2008, Krahulcová & al. 2011). Diese am Fundort entstandene hexaploide Hybride verhielt sich wie eine fakultativ apomiktische Pflanze. Nach Kastration bildete sie einige Früchte, der Frucht-Ansatz war aber eher gering.

Die Entstehung der nach Kastration erzeugten Samen (Embryonen) von *P. rubra* ermittelten wir mittels Durchflusscytometrie. Die Nachkommen der drei Genotypen von *P. rubra* bestehen im Durchschnitt aus etwa gleichen Anteilen von hexaploiden, durch Apomixis erzeugten, und triploiden, aus haploider Parthenogenese entstandenen, Embryonen. Die drei Genotypen unterschieden sich in den Anteilen der hexaploiden und trihaploiden Embryonen in der Nachkommenschaft (Krahulcová & al. 2011). Die durchflusscytometrische Analyse der Samen, die aus offen bestäubten Pflanzen von *P. rubra* entstanden waren (zwei Genotypen analysiert, Krahulcová & al. 2011), zeigte wiederum etwa zu gleichen Anteilen apomiktisch entstandene Hexaploide und Trihaploide sowie zu etwa 10 % Nachkommen sexuellen Ursprungs. Diese Minderheit unter den Nachkommen (Embryonen) entstand entweder aus der Befruchtung reduzierter, triploider weiblicher Keimzellen, was zu pentaploiden Embryonen führte, oder aus der Befruchtung unreduzierter, hexaploider weiblicher Keimzellen, was zu sehr seltenen okto- und noneaploiden Embryonen führte. Die Pollen gebenden Pflanzen dieser seltenen Hybriden mit mütterlich hexaploider *P. rubra* können entweder tetraploid, was zu pentaploiden und oktoploiden Embryonen führt, oder hexaploid, mit dem Ergebnis noneaploider Embryonen, sein. Chromosomenzählungen zeigten bei aus Samen gezogenen Nachkommen von *P. rubra* sowohl euploide (2n = 27 in drei Trihaploiden) und aneuploide Chromosomenzahlen (2n = 26 in einer der trihaploiden, 2n = 55 in einer hexaploiden Pflanze).

Am Fundort entstandene Nachkommen der sexuellen, tetraploiden *P. officinarum, P. stoloniflora* und deren morphologisch intermediärer Hybride waren wie der mütterliche Elternteil tetraploid. Dies gilt auch für alle kultivierten Pflanzen, die aus Samen gezogen wurden (Tab. 1). Bei der Analyse der Nachkommen der sexuellen tetraploiden *P. officinarum* im embryonalen Stadium wurden selten hexaploide Embryonen gefunden, die wohl ihren Ursprung in einer Befruchtung durch nicht reduzierte Gameten hatten. Die Häufigkeit dieses reproduktiven Weges bei *P. officinarum* lag bei 3 %. In ihren morphologischen Merkmalen waren die aus Samen kultivierten Pflanzen von *P. officinarum, P. stoloniflora* und ihren morphologisch intermediären Hybriden variabel, was ihrem sexuellen Ursprung entspricht. Es gab jedoch bei den Nachkommen der mütterlichen *stoloniflora*-Morphotypen die Tendenz sich in der Mor-

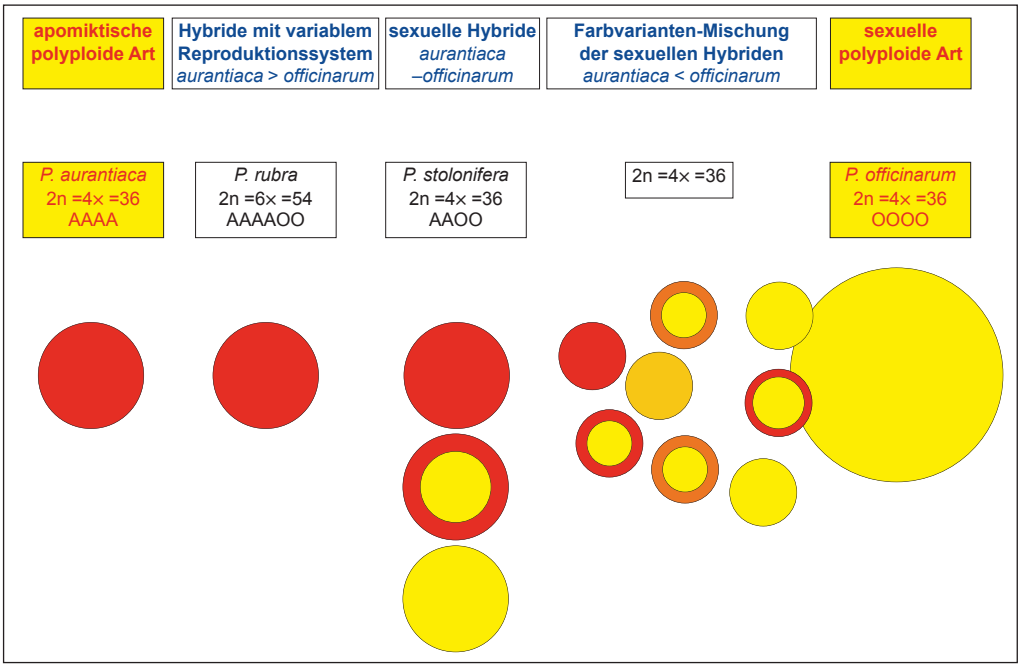

Abb. 1: Schema der Hybridpopulation zwischen *Pilosella officinarum* und *P. aurantiaca*. – Scheme of the hybridizing population between *P. officinarum* and *P. aurantiaca*.

phologie *P. officinarum* anzunähern. Mütterliche Morphotypen von *P. officinarum* und der morphologisch zwischen *P. officinarum* und *P. stoloniflora* vermittelnden Hybride produzierten vor allem Nachkommen, die morphologisch *P. officinarum* nahe kamen. Die Nachkommen zeigten jedoch Spuren eines hybridogenen Ursprungs wie tiefgabelige Stängel, eine geringere Dichte von Sternhaaren auf der Blattunterseite als bei *P. officinarum* und die Bildung von Flagellen. Trotzdem wurden unter den kultivierten Nachkommen von *P. officinarum* oder ihr morphologisch sehr nahe stehenden Pflanzen vier tetraploide Pflanzen festgestellt, die morphologisch *P. stoloniflora* ähnelten. Diese Nachkommen wurden vermutlich entweder durch homoploide Hybridisierung mit tetraploider *P. aurantiaca* erzeugt oder durch eine Trennung von morphologischen Merkmalen auf sexuellem Weg.

3.3 Genomgröße bei Elternarten und Hybriden sowie die Haplotypen-Struktur der Population

Die unterschiedliche Genomgröße, d. h. der holoploide DNA-Gehalt des Zellkerns der Elternarten, wirkt auf ihre tetraploiden Hybriden. Es besteht eine Korrelation zwischen steigender Genomgröße und einer Verschiebung der morphologischen Merkmale hin zu denen von *P. aurantiaca* (Tab. 1). Der holoploide DNA-Gehalt in der Hybride *P. rubra* entspricht dem Ursprung 2n + n. Ihr hexaploides Genom besteht aus vier Sätzen von *P. aurantiaca* und zwei Sätzen von *P. officinarum* (Krahulcová & al. 2011).

Normalerweise hat jede der Elternarten in Mitteleuropa einen spezifischen DNA-Haplotyp: *P. officinarum* wird vor allem durch die Gruppe II Subtyp normal (II/7) gekennzeichnet, *P. aurantiaca* dagegen durch die Gruppe I Subtyp aurantiaca (I/3). Eine aktuelle Übersicht der bei *Pilosella* gefundene Haplotypen findet sich bei Fehrer & al. (2005). Unter diesen Bedingungen kann der mütterliche Elternteil jeder Hybride zwischen *P. officinarum* und *P. aurantiaca* aufgrund mütterlicher Vererbung der Chloroplasten-Haplotypen bei *Pilosella* (Fehrer & al. 2005) identifiziert werden. In der Hagener Population hatten allerdings einige Pflanzen von *P. officinarum*, vor allem solche, die aus Samen gezogen wurden, den ansonsten für *P. aurantiaca* typischen Haplotyp Gruppe I Subtyp aurantiaca (I/3) (Tab. 1, Tab. 2, Abb. 3, Abb. 5 und 11 des

Supplements). Die Verteilung der Chloroplasten-Haplotypen in den verschiedenen Hybriden und Morphotypen der Population in Hagen ist in Tab. 2 dargestellt.

4. Diskussion

4.1 Prozesse in der Populationsstruktur

Der Genotyp der apomiktischen *P. aurantiaca* am Fundort in Hagen ist identisch mit einem weit verbreiteten Genotyp der Art in Mitteleuropa. Dies entspricht dem vermuteten Ursprung der Art in Westfalen aus Verwilderungen aus Gärten, in denen *P. aurantiaca* gelegentlich als Zierpflanze kultiviert wird (Gottschlich & Raabe 1992). Sexuelle Reproduktion wurde bei *P. officinarum* wie auch bei den tetraploiden Hybrid-Morphotypen gefunden. Auch die Vielfalt der Morphotypen, die unter den tetraploiden Hybriden nachgewiesen wurden, legt eine hohe Genotyp-Variation aufgrund sexueller Fortpflanzung über Samen nahe. Mehrere Morphotypen entstanden aus Samen verschiedener mütterlicher Pflanzen (Abb. 4, Abb. 12–17 des Supplements), aber auch aus Samen einer offen bestäubten Pflanze (Abb. 5–7, Abb. 18–20 des Supplements) gingen unterschiedliche Morphotypen hervor.

Auch die Nachkommen der sexuellen mütterlichen Pflanzen (*P. officinarum, P. stoloniflora* und deren Hybriden), die auf Samen vom Fundort zurückgehen und später bis zur Fruchtreife im Versuchsgarten kultiviert wurden, offenbaren morphologische Veränderungen. Dieser Befund passt auch zu der vermuteten variablen Genotyp-Struktur der sexuellen Biotypen.

Drei verschiedene Genotypen der hexaploiden *P. rubra* wurden in der Hagener Population gefunden. Dies lässt eine mehrfache Entstehung dieser Hybride am Fundort vermuten. Eine Reproduktion von *P. rubra* über Selbstbefruchtung ist unwahrscheinlich, da die am Fundort spontan entstandene, hexaploide Hybride *P. rubra* nur über eine deutlich reduzierte Anzahl keimfähiger Achänen verfügt. Der abweichende, aneuploide Cytotyp (2n = 55), der unter den Nachkommen aus Samen von *P. rubra* gefunden wurde, entstand aber durch Selbstbefruchtung oder eine Kreuzung zwischen den nebeneinander vorkommenden Genotypen von *P. rubra*. Das Vermehrungsverhalten der am Hagener Fundort spontan entstandenen *P. rubra* ist charakterisiert durch einen hohen Grad an Restsexualität, was zur Instabilität des Genoms führt; stabilisierte *P. rubra* vermehrt sich fast vollständig apomiktisch (Krahulcová & al. 2011). Nachkommen solcher unstabilisierten Polyploiden umfassen zahlreich Polyhaploide und Hybriden, zusätzlich zu den meist in der Minderzahl vorkommenden, durch Apomixis entstandenen matroklinen Nachkommen.

Die morphologische und karyologische Variation von *P. rubra* am Hagener Fundort entsprach derjenigen der aus Samen gezogenen Nachkommen. Allerdings wurden weder Trihaploide noch sexuell erzeugte Hybriden der hexaploiden Spontanhybride *P. rubra* unter den fruchtenden Pflanzen am Fundort erfasst. Die Reproduktion über Samen ist hier wahrscheinlich stark eingeschränkt, da nur geringe Mengen lebensfähiger Achänen produziert werden und die trihaploiden und zum Teil auch die Hybrid-Nachkommen während der Keimung oder im frühen Sämlingsstadium absterben (Krahulec & al. 2006). Auf der anderen Seite lässt der Reichtum an tetraploiden, sexuellen Hybrid-Morphotypen, also von Pflanzen, die morphologisch zwischen *P. aurantiaca* und *P. officinarum* stehen, eine effiziente Reproduktion über Samen vermuten. Obwohl die hexaploide Hybride *P. rubra* wahrscheinlich immer noch gelegentlich am Fundort entsteht, fanden wir keine hexaploiden „*rubra*-ähnlichen“ Nachkommen unter den aus Samen von *P. aurantiaca*, der mütterliche Elter von *P. rubra*, gezogenen Pflanzen. Eine spontane Hybridisierung zwischen *P. aurantiaca* und *P. officinarum*, die zu hexaploiden Hybriden führt, muss nicht in jedem Jahr erfolgreich sein. Der Erfolg hängt unter anderem ab von einer Überlappung der Blütezeit der Elternarten, der Verfügbarkeit gestörter, offener Stellen, die für die Keimung der Samen und Etablierung der Keimlinge wichtig sind, und auch von den Witterungsbedingungen während der Keimung der Samen und des Wachstums der Sämlinge. Somit ist die Entwicklung der Population dieser Spontanhybride von einer klonalen Ausbreitung und gelegentlicher Neubildung abhängig.

Die reproduktive Vielfalt der untersuchten Population ist im Einklang mit ähnlichen Ergebnissen. Das variable Reproduktions-System von *P. rubra* entsprach dem anderen spontan entstandenen 2n + n-Hybriden (Krahulcová &

al. 2011). Der sexuelle Fortpflanzungs-Modus von *P. stoloniflora* korrespondiert mit der Feststellung, dass über reduzierte Gameten entstandene Hybriden zwischen einem apomiktischen (als Mutter) und einem sexuellen (Pollenspender) Elternteil überwiegend sexuell sind (unveröffentlichte Daten von R. Rosenbaumová u. a). Die mehrfache Hybridisierung zwischen *P. officinarum* und *P. aurantiaca*, die in der Population wahrscheinlich noch immer andauert, wird durch die Koexistenz zahlreicher sexueller, tetraploider Genotypen und fakultativer Apomikten mit einer deutlichen Restsexualität erleichtert. Daher manifestiert sich die introgressive Hybridisierung in Richtung *P. officinarum* durch (1) das Muster der morphologischen Variation, (2) die Variation der Genomgröße bei den tetraploiden Hybriden (Abb. 1) und (3) in der Verteilung der cpDNA-Haplotypen, d. h. der Infiltration von „aurantiaca"-Haplotypen in Pflanzen, die morphologisch typischem *P. officinarum* entsprechen (Tab. 2).

4.2 Rekonstruktion des Hybridisierungsprozesses

Trotz geringer Restsexualität war der fakultative Apomikt *P. aurantiaca* als Mutterpflanze bei beiden Hybridisierungen, von denen die Nachkommen noch am Fundort wachsen, beteiligt. Die erste Hybridisierung, an der unreduzierte, weibliche Keimzellen von *P. aurantiaca* beteiligt waren, führte zu *P. rubra* (Krahulcová & al. 2011). Diese Hybridisierung geschah höchst wahrscheinlich mehrfach. Rückkreuzungen von *P. rubra* mit den Elternarten waren in der Hagener Population nicht zu erkennen. Aber pentaploide (n + n) Hybriden wurden in Samen (Embryonen) von *P. rubra* nachgewiesen wie auch sehr selten Hybridembryonen mit 2n + n-Herkunft. Da die aus unreduzierten Gameten (n + n) stammenden, pentaploiden Hybriden nach unveröffentlichten Ergebnissen unserer experimentellen Kreuzungen morphologisch *P. stoloniflora* entsprechen, könnten sie während der Pflanzensammlung im Gelände übersehen worden sein. Die zweite Hybridisierung, an der reduzierte Gameten beteiligt waren, führte zur Bildung von *P. stoloniflora*. Diese Hybridisierung geschah wahrscheinlich mehrfach, worauf das Vorkommen mehrerer Hybrid-Phänotypen hindeutet. Alle am Fundort gesammelten Pflanzen dieser F1-Hybride hatten den gleichen mütterlich übertragenen Chloroplasten-Haplotyp wie *P. aurantiaca* und waren sexuell. Sie spielten offensichtlich eine Rolle bei Rückkreuzungen mit *P. officinarum*, sowohl als Mutterpflanzen wie auch als Pollenspender. Diese Hybridisierungen, aber auch Hybridisierungen zwischen *P. stoloniflora*-Genotypen, führten zur Bildung von Pflanzen, die *P. officinarum* ähnlicher sind als *P. stoloniflora*. Die Chloroplasten-Haplotypen, die bei diesen Übergangs-Typen vorkommen, gehören zu beiden Typen (Tab. 2). Wiederholte Hybridisierungen führten zur Übernahme von *P. aurantiaca*-Chloroplasten durch *P. officinarum*. Die weitere Entwicklung dieser Population wurde offenbar durch den Wechsel der Nutzung der Fläche beeinflusst.

Daten zur Genom-Größe (Tab. 1) unterstützen diese Schlussfolgerungen. Der Unterschied zwischen *P. officinarum* und *P. aurantiaca* ermöglicht es uns, nicht nur die erste Generation der Hybriden von den Eltern zu unterscheiden, sondern auch Rückkreuzungen. Für die erste Generation der Hybriden (*P. stoloniflora*) beträgt der erwartete Mittelwert der elterlichen DNA-Gehalte 7,32 pg/2C (siehe auch Suda & al. 2007). Tatsächlich wurde nahezu genau dieser Wert von uns für Hybriden der ersten Generation gefunden. Die erste Rückkreuzung mit *P. officinarum* sollte einen DNA-Gehalt von 7,1 pg/2C haben. Auch das passt zumindest für einen Teil der Pflanzen, die wir als *P. officinarum* – *P. stoloniflora* bestimmt hatten. Die meisten Proben mit niedrigeren Werten waren mit *P. officinarum* > *P. stoloniflora* beschriftet. Es ist offensichtlich, dass die Verteilung der Daten der Genomgröße stark asymmetrisch ist, was die Abwesenheit von Rückkreuzungen zu *P. aurantiaca* anzeigt. Die Struktur des gesamten Hybrid-Komplexes ist schematisch in Abb. 1 dargestellt.

4.3 Abhängigkeit der Diversität der Population vom Management des Wuchsortes

P. aurantiaca und *P. rubra* können ein Brachfallen der Wiese offensichtlich relativ gut tolerieren, während das bei *P. officinarum* und ihr näher stehenden Hybriden nicht der Fall ist. Das derzeitige Fehlen einer Mahd könnte eine Ausbreitung von *P. rubra* durch Ausläufer zwar fördern,

allerdings wäre ein erneutes Entstehen dieser Hybride am Standort unmöglich, wenn einer der Eltern als Folge der fehlenden Mahd verschwinden würde. Darüber hinaus stehen gestörte oder lückig bewachsene, flachgründige Stellen, die für die Ansiedlung der verschiedenen Hybrid-Morphotypen notwendig sind, durch die hohe und dichte Vegetation und die sich akkumulierende Streu nicht mehr im ausreichenden Maße zur Verfügung. Daher wird sich die Vielfalt der Population wegen der gegenwärtig fehlenden Pflege der Fläche wahrscheinlich verringern. Nach der Aufgabe der Nutzung konnten sich die *P. officinarum* nahe stehenden Morphotypen am besten in den häufiger betretenen Bereichen behaupten. Bei Durchführung einer geeigneten Pflege, Mahd mit Beseitigung des Mähgutes oder extensive Beweidung am besten mit Rindern, würden sich die verschiedenen Morphotypen von hier aus sicher sehr schnell wieder über einen größeren Teil der Fläche ausbreiten. Bei der Wiederaufnahme einer Nutzung wäre es aber wichtig, dass auch weiterhin auf eine Düngung der Fläche verzichtet wird.

4.4 Taxonomische Schlussfolgerungen

Gottschlich (in Gottschlich & Raabe 1992: 17) beschrieb mit *Hieracium stoloniflorum* subsp. *monocephalum* eine neue Unterart, die sich von der Nominatsippe durch einen unverzweigten Stängel mit nur einem einzigen Blütenköpfchen wie bei *P. officinarum* unterscheidet. Dies entspricht Pflanzen, die wir mit der Formel *P. officinarum* > *P. stoloniflora* bezeichnen. Unter Berücksichtigung der hier publizierten Daten (und weiterer unveröffentlichter Daten) ist es offensichtlich, dass die Einstufung dieser Pflanzen als eigenständige taxonomische Einheit nicht gut begründet ist. Es handelt sich um ein Mitglied eines Hybridschwarms, der sich sexuell vermehrt. Seine sexuell erzeugten Nachkommen entsprechen morphologisch nicht der Mutterpflanze. Lediglich durch Stolone kann eine Ausbreitung dieses morphologischen Typs erfolgen. Wir kennen parallele Variationen in Blütenfarbe und Anzahl der Köpfchen bei Hybriden zwischen *P. officinarum* und *P. rubra*. Weil sogar *P. aurantiaca* in der Nachkommenschaft aufspaltet, ist dies auch bei *P. rubra* der Fall. Die Hybriden von *P. aurantiaca* (oder *P. rubra*) mit gelb blühenden Arten haben viele verschiedene Blütenfarben von gelb bis orange und rot. Es scheint, dass mehrere Gene beteiligt sind, da die zentralen Blüten der Köpfchen sich farblich von den Randblüten unterscheiden können, wie es für die Unterart *monocephalum* aus Hagen (Gottschlich & Raabe 1992, Abb. 55 & 56) beschrieben wurde.

4.5 Unterscheidung zwischen stabilisierten, hybridogenen Arten und rezenten Hybriden

Eines der Probleme in Verbindung mit der relativ verbreiteten Hybridisierung in der Gattung *Pilosella* ist die Existenz stabilisierter, hybridogener Arten neben rezenten Hybriden mit derselben Entstehung und Morphologie. Die meisten stabilisierten hybridogenen Arten sind Apomikten mit einem geringen Grad an Restsexualität. Rezente Hybriden sind extrem variabel in Bezug auf ihre Reproduktion. Tab. 3 enthält Daten für stabilisierte *P. rubra* aus dem Riesengebirge (Krkonoše) und vier verschiedene rezente Hybriden aus anderen Gebieten. Man beachte den geringen Anteil echter apomiktischer Nachkommen (2n + 0) und den hohen und variablen Anteil polyhaploider (n + 0) und sexueller Nachkommen. Die Zahl der untersuchten Achänen war aufgrund der geringeren Fertilität bei den rezenten Hybriden kleiner als bei der stabilisierten *P. rubra*. Einer der Klone aus dem Böhmerwald (Šumava) war nahezu steril. Alle untersuchten Pflanzen haben dieselbe Entstehung und Morphologie. Die Unterscheidung zwischen hybridogenen Arten und rezenten Hybriden ist ein zeitraubender Prozess. Die Nachkommen müssen auf ihre Art der Entstehung sowohl zytologisch als auch mittels molekularer Marker untersucht werden. Die Entfernung der Pollen ist als Test auf Apomixis unzureichend, da dies nur Parthenogenese und nicht vollständige Apomixis testet. Dabei könnten Pflanzen mit hohem Anteil polyhaploider Nachkommen als Apomikten betrachtet werden, obwohl ihre aus reduzierten Gameten entstandenen Nachkommen variabel und verschieden von der Mutterpflanze sind.

Nach unserer Erfahrung sind rezente Hybriden häufiger als stabilisierte Apomikten. Die Gesamtverhältnisse sind aber noch unbekannt. Der generelle Hinweis auf rezente Hybriden ist partielle oder vollkommene Samen-Sterilität.

Wir haben selten Fälle gefunden, in denen ein hybridogener Typ fertil, polyploid, sexuell und überraschenderweise stabil war. Dies ist der Fall bei *P. densiflora* (*P. cymosa* – *P. bauhini*) in Südost-Mähren. Das Reproduktionssystem von *P. densiflora* in anderen Regionen wurde noch nicht untersucht. Es ist schwierig derartig zeitraubende und hohen Geräteaufwand erfordernde Untersuchungen routinemäßig durchzuführen. Die parallele Existenz von rezenten, nicht stabilisierten Hybriden und stabilisierten Typen verursacht auch einige Schwierigkeiten im Hinblick auf die Nomenklatur, aber das steht nicht im Fokus dieser Veröffentlichung.

5. Danksagung

Wir danken Olga Rotreklová (Brno) für die Hilfe bei der Feldarbeit und bei der Durchflusscytometrie. Weiterhin danken wir Ivana Plačková (Průhonice) für Isoenzym-Analysen und Radka Rosenbaumová (Praha) für Analysen der Chloroplasten-Haplotypen sowie Jiří Machač (Průhonice) für das Scannen der Herbarbelege. Siegfried Bräutigam (Dresden), Ralf Hand (Berlin), Thomas Gregor (Schlitz) und ein anonymer Gutachter gaben wertvolle Hinweise und Anregungen für die abschließende Version des Manuskriptes, Thomas Gregor unterstützte uns darüber hinaus bei der Übersetzung des Beitrages aus dem Englischen. Auch ihnen sei herzlich gedankt. Die Studie wurde von der Tschechischen Wissenschaftsstiftung (Projekt 206/08/0890 an F. K.) und durch das Langzeitforschungsvorhaben AVOZ60050516 der Tschechischen Akademie der Wissenschaften unterstützt.

6. Literatur

Bräutigam, S. 2011: *Pilosella* Vaill.. – p. 817–829. In: Jäger, E. (ed.), Rothmaler, Exkursionsflora von Deutschland Grundband, ed. 20. – Heidelberg: Springer.

Fehrer, J., Šimek, R., Krahulcová, A., Krahulec, F., Chrtek, J., Bräutigam, E. & Bräutigam, S. 2005: Evolution, hybridisation, and clonal distribution of apo- and amphimictic species of *Hieracium* subgen. *Pilosella* (*Asteraceae*, *Lactuceae*) in a Central European mountain range. – Regnum Veg. 143: 175−201. − Rugell: A. R. G. Gantner.

Gadella, T. W. J. 1987: Sexual tetraploid and apomictic pentaploid populations of *Hieracium pilosella* (*Compositae*). – Pl. Syst. Evol. 157: 219−245.

Gottschlich, G. & Raabe, U. 1992 „1991“: Zur Verbreitung, Ökologie und Taxonomie der Gattung *Hieracium* L. (*Compositae*) in Westfalen und angrenzenden Gebieten. − Abh. Westfälischen Mus. Naturk. 53(4).

Krahulcová, A. & Krahulec, F. 1999: Chromosome numbers and reproductive systems in selected representatives of *Hieracium* subgen. *Pilosella* in the Krkonoše Mts (the Sudeten Mts.). − Preslia 71: 217−234.

—, — & Rosenbaumová, R. 2011: Expressivity of apomixis in 2n + n hybrids from an apomictic and a sexual parent: insights into variation detected in *Pilosella* (*Asteraceae*: *Lactuceae*). − Sex. Pl. Reprod. 24: 63–74.

—, Papoušková, S. & Krahulec, F. 2004: Reproduction mode in the allopolyploid facultatively apomictic hawkweed *Hieracium rubrum* (*Asteraceae*, *H.* subgen. *Pilosella*). − Hereditas 141: 19−30.

—, Rotreklová, O., Krahulec, F., Rosenbaumová, R. & Plačková, I. 2009: Enriching ploidy level diversity: the role of apomictic and sexual biotypes of *Hieracium* subgen. *Pilosella* (Asteraceae) that coexist in polyploid populations. − Folia Geobot. 44: 281−306.

— & Suda, J. 2006: A modified method of flow cytometric seed screen simplifies the quantification of progeny classes with different ploidy levels. − Biol. Pl. 50: 457−460.

Krahulec, F., Krahulcová, A., Fehrer, J., Bräutigam, S., Plačková, I. & Chrtek, J. jun. 2004: The Sudetic group of *Hieracium* subgen. *Pilosella* from the Krkonoše Mts: a synthetic view. − Preslia 76: 223−243.

—, —, Fehrer, J., Bräutigam, S. & Schuhwerk, F. 2008: The structure of the agamic complex of *Hieracium* subgen. *Pilosella* in the Šumava Mts and its comparison with other regions in Central Europe. − Preslia 80: 1−26.

—, — & Papoušková, S. 2006: Ploidy level selection during germination and early stage of seedling growth in the progeny of allohexaploid facultative apomict, *Hieracium rubrum* (*Asteraceae*). – Folia Geobot. 41: 407−416.

Lysák, M. A. & Doležel, J. 1998: Estimation of nuclear DNA content in *Sesleria* (*Poaceae*). − Caryologia 51: 123−132.

MATZK, F., MEISTER, A. & SCHUBERT, I. 2000: An efficient screen for reproductive pathways using mature seeds of monocots and dicots. – Pl. J. 21: 97−108.

OTTO, F. 1990: DAPI staining of fixed cells for high-resolution flow cytometry of nuclear DNA. − p. 105−110. In: CRISMAN, H. A. & DARZYNKIEWICZ, Z. (ed.), Methods in Cell Biology 33. − San Diego: Academic Press.

SUDA, J., KRAHULCOVÁ, A., TRÁVNÍČEK, P. & KRAHULEC, F. 2006: Ploidy level versus DNA ploidy level: an appeal for consistent terminology. − Taxon 55: 447−450.

—, —, —, ROSENBAUMOVÁ, R., PECKERT, T. & KRAHULEC, F. 2007: Genome size variation and species relationships in *Hieracium* subgenus *Pilosella* (*Asteraceae*) as inferred by flow cytometry. − Ann. Bot. (Oxford) 100: 1323−1335.

Tab. 2. Vorkommen von Chloroplasten-Haplotypen bei den Elternarten und ihren Hybriden in der Hagener Hybridpopulation. Bisher wurde in Mitteleuropa und Bulgarien bei *Pilosella officinarum* nur der Untertyp normal der Gruppe II festgestellt (FEHRER & al. 2005). – Presence of the chloroplast DNA haplotypes in the parental species and in the hybrids recorded in the hybridising population in Hagen. At other localities studied in the Central Europe and in Bulgaria, the species *P. officinarum* has only „normal“ sub-type of the haplotype group II (FEHRER & al. 2005).

	Pflanzen bestimmt als				
Chloroplasten Haplotyp	*P. officinarum*	*P. stoloniflora* ≤ *P. officinarum*	*P. stoloniflora*	*P. aurantiaca*	*P. rubra*
Gruppe I Untertyp aurantiaca	+	+	+	+	+
Gruppe II Untertyp normal	+	+			

Tab. 3: Zusammensetzung der Nachkommenschaft (nach offener Bestäubung) stabilisierter *Pilosella rubra* aus dem Riesengebirge und rezenter Hybriden aus dem Böhmerwald und aus Hagen (für die vollständigen Daten s. Krahulcová & al. 2011). – Composition of progeny (after open pollination) of stabilized *P. rubra* from the Krkonoše Mts. (Riesengebirge) and recent hybrids from the Bohemian Forest (Šumava/Böhmerwald) and Hagen (for complete data see Krahulcová & al. 2011)

	2n + 0 [%]	n + 0 [%]	Sexuelle Nachkommen [%]	Zahl der Samen [n]
***P. rubra,* stabilisierter hybridogener Typ**				
CZ, Krkonoše, Pomezní Boudy	96,2	3,6	0,2	552
***P. rubra*, rezente Hybriden**				
CZ, Šumava, Slučí Tah	28,3	70,0	1,7	60
CZ, Šumava, Zhůří	7,7	84,6	7,7	13
D, Hagen	46,2	43,8	10,0	130
D, Hagen	47,5	43,7	8,8	80

Abb. 2: *Pilosella rubra.*

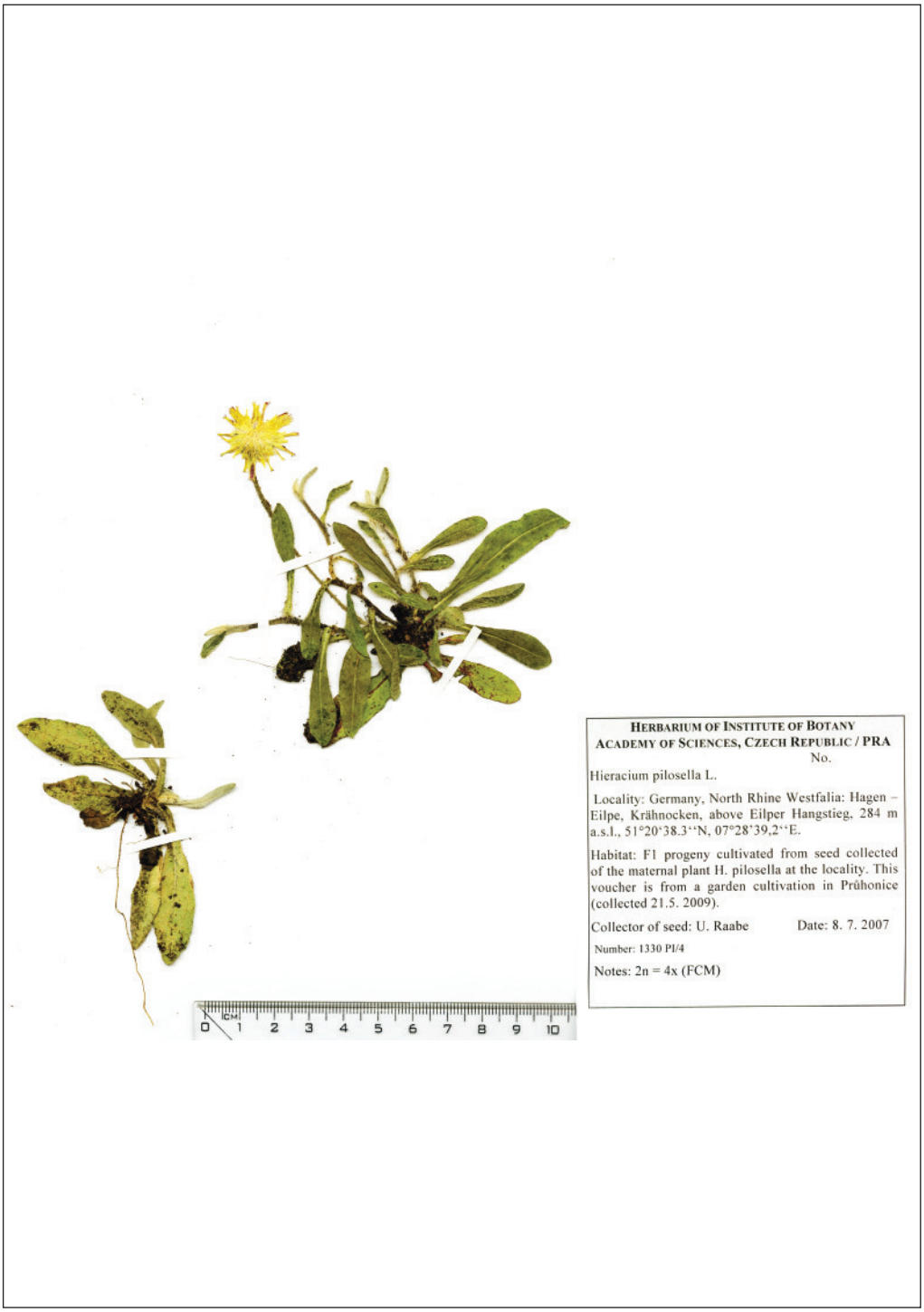

Abb. 3: *Pilosella officinarum*. Diese Pflanze hat eine mittlere Dichte von Sternhaaren auf der Blattunterseite und einen von *P. aurantiaca* bekannten Chloroplasten-Haplotyp. – This plant has medium density of stellate hairs on leaf underside and a chloroplast haplotype known from *P. aurantiaca*.

Abb. 4: *Pilosella stoloniflora* kultiviert aus Samen einer Pflanze mit einer entsprechenden Morphologie. – *P. stoloniflora* cultivated from seeds collected from a plant of corresponding morphology.

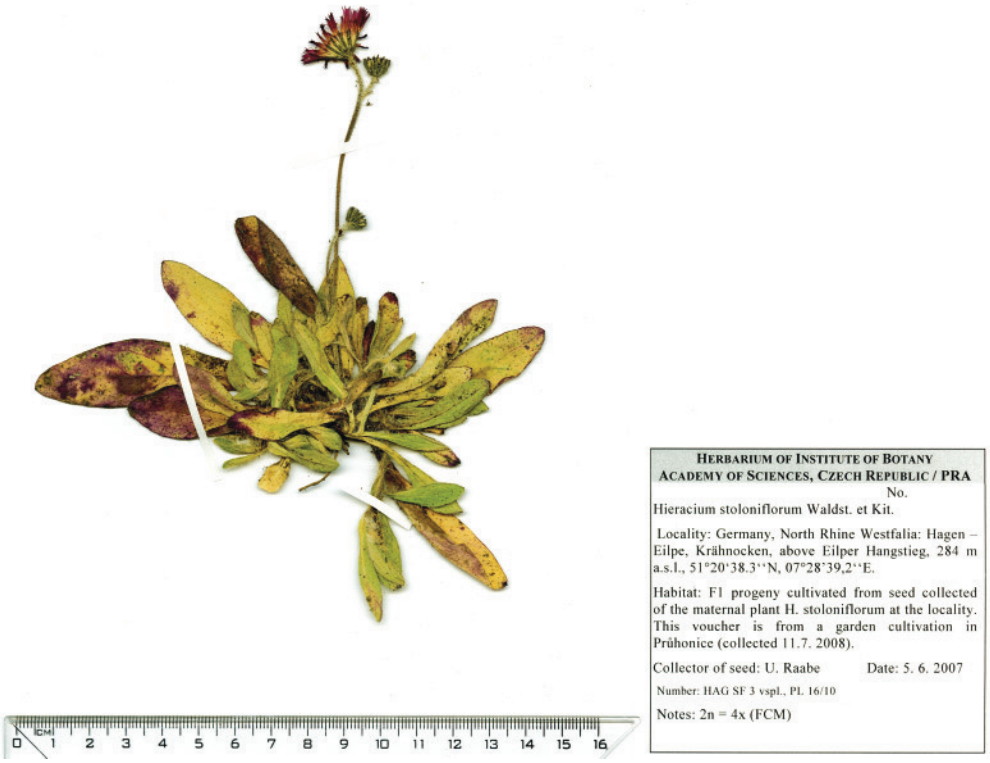

Abb. 5: Pflanze kultiviert aus einem von *Pilosella stoloniflora* (HAG SF3) gesammelten Samen; sie entspricht typischer *P. stoloniflora* und hat eine geringe bis mittlere Dichte von Sternhaaren auf der Blattunterseite. – A plant cultivated from a seed collected from *P. stoloniflora* (HAG SF3); it corresponds to typical *P. stoloniflora*; it has low to medium density of stellate hairs on the leaf underside.

Abb. 6: *Pilosella officinarum* sehr nahestehende Pflanze mit dichten weißen Sternhaaren auf der Blattunterseite, mit einigen verzweigten Infloreszenzen und roten, randlichen Zungenblüten. Sie ist entstanden aus einem Samen von derselben Pflanze wie das Exemplar der Abb. 5 (HAG SF3). – A plant very close to *P. officinarum*, with dense white cover of stellate hairs on the leaf underside, with some of the inflorescences branched and red marginal ligulae. It originated from a seed collected from the same plant as in Fig. 5 (HAG SF3).

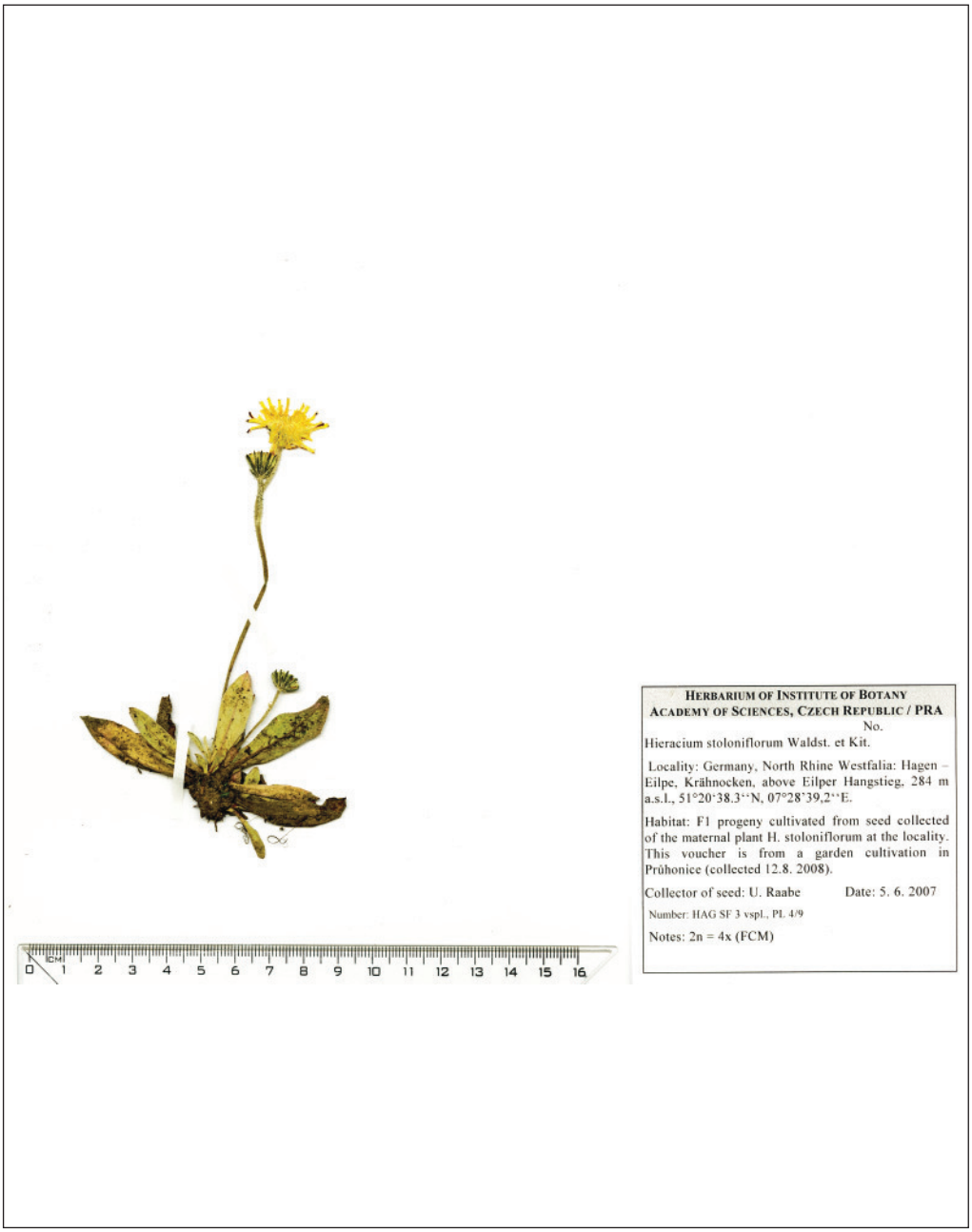

Abb. 7: Ein weitere Typ der Nachkommenschaft von HAG SF3, von der auch die Pflanzen der Abb. 5 und 6 abstammen; sie entspricht „gelber *Pilosella stoloniflora*". Sie hat eine hohe Dichte von Sternhaaren auf der Blattunterseite. – Another type of progeny of HAG SF3 as those on Figs. 5 and 6; it corresponds to „yellow *P. stoloniflora*". It has high density of stellate hairs on leaf underside.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Kochia

Jahr/Year: 2012

Band/Volume: 6

Autor(en)/Author(s): Krahulcová A., Raabe Uwe, Krahulec Frantisek

Artikel/Article: Prozesse innerhalb hybridisierender Pilosella-Populationen: P. aurantiaca und P. officinarum in Hagen (Nordrhein-Westfalen) 123-141