

Christiane König

**Biometrische und karyosystematische
Untersuchungen am Polyploidkomplex**

Biscutella laevigata

OÖLM LINZ



+XOM4136809

herausgegeben von
Wilfried Morawetz



Österreichische Akademie der Wissenschaften
Wien 1994

Umschlagphoto von Christiane KÖNIG. *Biscutella laevigata* subsp. *laevigata* am Jungfernsprung bei Gösting/ Graz. Auffallend ist der Standort in der Felsnische einer fast senkrechten Kalksteinwand.

Layout & technische Bearbeitung: Karin WINDSTEIG

Der vorliegende Band wurde durch den Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekte P4609 und P5363) unterstützt.

Christiane König: Biometrical and karyosystematic investigations in the polyploid complex of *Biscutella laevigata*

ISB N 3-7001-2118-0

Biosystematics and Ecology Series No.6

Austrian Academy of Sciences Press; edited by Wilfried MORAWETZ, Research Centre for Biosystematics and Ecology, A-1030 Wien, Kegelgasse 27/2, Austria.

Christiane König: Biometrische und karyosystematische Untersuchungen am Polyploidkomplex *Biscutella laevigata*

ISB N 3-7001-2118-0

Biosystematics and Ecology Series No.6

Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften; herausgegeben von Wilfried MORAWETZ, Forschungsstelle für Biosystematik und Ökologie, A-1030 Wien, Kegelgasse 27/2, Austria.

I 93125/6
österreichisches
Linz/D.

Inv. Nr. 952/1996

© 1994 Austrian Academy of Sciences

Printed in Austria by A. Riegelnik

Vorwort

Die vorliegende Arbeit hat einen besonderen Stellenwert. Sie greift ein klassisches Problem der Systematischen Botanik auf, und zeigt wie dies mit dem Einsatz modernster Methoden und Computerprogramme zu lösen ist. Das ist insofern von Bedeutung, als gerade der Systematischen Botanik allzusehr und allzuleicht das Etikett des Antiquierten und nicht mehr Zeitgemäßen umgehängt wird. Dabei ist es von allerhöchster Wichtigkeit, daß gerade in einer Zeit, in der das Schlagwort der Biodiversität in aller Munde ist, eben jene Vielfalt an Pflanzen und Lebewesen mit wissenschaftlich zeitgemäßen Methoden untersucht und verstanden wird. Der Systematik kommt dabei die Rolle zu, die Einheiten der Biodiversität fachgerecht zu definieren und damit erst eine Beurteilungsgrundlage zu schaffen, ob nun Diversität vorliegt oder nicht.

Der vorliegende Band gründet sich auf eine Dissertation (KÖNIG 1988), die am Institut für Botanik unter Prof. Dr. W. TITZ begonnen und nach seinem frühen Tod (1983) von Prof. Dr. F. EHRENDORFER approbiert wurde.

Wilfried Morawetz

1. Einleitung	1
2. Material und Methoden	4
2.1. Untersuchungsmaterial	4
2.2. Fertilitätsprüfung und Kreuzungen	5
2.3. Morphometrische Untersuchungen	6
2.3.1. Auswahl der Untersuchungsobjekte	6
2.3.2. Auswahl und Definition der Merkmale	6
2.4. Karyologische Methoden	14
2.4.1. Fixierungen und Färbemethoden	14
2.4.2. DNA-Messung	15
2.5. Biometrische Methoden	15
2.5.1. Univariate Verfahren	16
2.5.2. Multivariate Verfahren	16
2.6. Verzeichnis der Fundorte und der Chromosomenzählungen	17
3. Karyologische Ergebnisse	29
3.1. Chromosomenzählungen	29
3.1.1. Die geographische Verteilung der Ploidiestufen	29
3.1.2. Untersuchung von vegetativen Meristemen	33
3.1.3. Untersuchung von Meiosestadien	34

3.1.4. Abweichende Chromosomenzahlen	34
3.1.5. Künstlich hergestellte Hybriden	36
3.1.6. Untersuchungen an den Pflanzen mit $2n=24\pm 2$	37
3.2. Pollenkornmessungen	38
3.3. Cytophotometrische Untersuchungen	40
3.3.1. Vergleich der Fixative Methanol-Eisessig und Formaldehyd	40
3.3.2. DNA-Gehalt von Diploiden und Tetraploiden	41
4. Fertilitätsprüfung und Kreuzungen	45
5. Beschreibung der morphometrischen Datenmatrix	47
5.1. Verteilungsformen	47
5.2. Korrelationen	50
6. Ordination und Klassifikation durch Diskriminanzanalyse	52
6.1. Einfluß der Kulturbedingungen und des ontogeneti- schen Stadiums auf die Merkmalsausprägung	54
6.2. Vergleich der Diploiden mit den Tetraploiden	56
6.3. Vergleich dreier Populationen	61
6.4. Vergleiche innerhalb der Tetraploiden	63
6.5. Vergleich der drei Grundtypen " <i>austriaca</i> ", " <i>keneri</i> " und " <i>laevigata</i> "	64
6.6. Klassifikation von Objekten	66
7. Systematische Schlußfolgerungen	69

7.1. Gegenüberstellung der drei Grundtypen " <i>austriaca</i> ", " <i>kernerii</i> " und " <i>laevigata</i> " anhand der wichtigsten Unterscheidungsmerkmale	69
7.2. Die Diploiden aus den Karpaten, aus dem Böhmischem- Mittelgebirge und dem Weinviertel	74
7.3. Die <i>B. laevigata</i> -Populationen aus Südwestfrankreich, den Pyrenäen und dem Kantabrischen Gebirge	75
7.4. Taxonomische Schlußfolgerungen	76
7.5. Hinweise zur Phylogenie der <i>B. laevigata</i> s.l.	77
-8. Zusammenfassung	79
-9. Summary	80
10. Literatur	81

Der polyploide Sippen-Komplex der *Biscutella laevigata* s.l. ist auf Grund seiner sehr variablen morphologischen Merkmale und der zum Teil starken Aufsplitterung der Areale der einzelnen Sippen nur sehr schwer systematisch zu gliedern. Die Gattung *Biscutella*, die ihren Verbreitungsschwerpunkt im Mediterrangebiet hat, ist durch ihre auffällig flachen, brillenförmigen Schötchen innerhalb der *Brassicaceae* gut abgegrenzt. *B. laevigata* s.l., das Glatte Brillenschötchen, ist in Mittel- und Südeuropa anzutreffen. Die Abgrenzung dieser Art innerhalb der Gattung durch verlässliche gemeinsame Merkmale und noch mehr ihre infraspezifische Systematik sind problematisch. Die zahlreichen taxonomischen Bearbeitungen haben daher recht widersprüchliche Ergebnisse erbracht, nicht zuletzt wegen der Anwendung eines eher weiten oder engen Species-Begriffs. Letzteres hat zu einer wahren Inflation von neuen Namen und neuen Kombinationen geführt.

Die erste größere Monographie der Gattung *Biscutella* stammt von MALINOWSKI (1910), der sie in 24 Arten gliedert. Er faßt *B. laevigata* sehr weit und schließt die in den meisten anderen Arbeiten als eigene Arten geführten *B. megacarpaea* und *B. variegata* als Formen ein. Andererseits gliedert er *B. lucida* als eigene Art ab. Für *B. laevigata* s.str. gibt er außerdem eine sehr weite Verbreitung an, die im Südwesten bis nach Portugal reicht.

In ihrer sehr ausführlichen Monographie bemüht sich MACHATSCHKI-LAURICH (1926), für den "Formenkreis der *B. laevigata* nach geographisch-genetischen Gesichtspunkten unter gleichzeitiger Berücksichtigung der morphologischen Merkmale" eine "natürliche Gliederung" anzustreben. Sie berücksichtigt und dokumentiert in ihrer Arbeit umfangreiches Herbarmaterial und gliedert *B. laevigata* schließlich in 10 Unterarten und 7 Varietäten. Allerdings unterschätzt sie dabei die Variabilität der zur Unterscheidung herangezogenen Merkmale. Für Glanegg bei Salzburg gibt sie zum Beispiel drei verschiedene Sippen an, für die nähere Umgebung von Budapest sogar fünf. Außerdem finden sich im Text einige Fehler, die offensichtlich bei der Reinschrift des Manuskripts passiert sind, worauf erst HEYWOOD (1964) hingewiesen hat.

Die karyosystematischen Arbeiten von MANTON aus den Jahren 1934 und 1937 waren von eminenter Bedeutung für diese damals noch junge Fachrichtung. Bei ihren Chromosomenzählungen an 11 Unterarten bzw. Varietäten von *B. laevigata* s.l. findet sie drei Ploidiestufen: Diploide ($2n=2x=18$), Tetraploide ($2n=4x=36$) und außerdem eine hexaploide Pflanze ($2n=6x=54$) aus Nordspanien (MANTON 1934). In einer weiterführenden Arbeit aus 1937 beschreibt sie ihre umfangreichen Kreuzungsversuche innerhalb der verschiedenen Sippen von *B. laevigata* s.l. und mit Vertretern anderer diploider Arten. Das Studium des Paarungsverhaltens der Chromosomen in der Meiose führt MANTON zum Schluß, daß die Tetraploiden durch Autopolyploidie entstanden sind. Daraus und aus der geographischen Verteilung der von ihr untersuchten Populationen leitet sie eine Theorie zur Evolution von *B. laevigata* s.l. ab: Die Diploiden, die hauptsächlich in den während der Würm-Eiszeit unvergletscherten Gebieten außerhalb der Alpen vorkommen, seien interglaziale Relikte. Die Tetraploiden seien erst postglazial in ihr heutiges Verbreitungsgebiet in den Alpen eingewandert, seien also jüngeren Ursprungs. Außerdem schlägt MANTON eine Auftrennung der Diploiden und Tetraploiden in zwei Arten vor: *B. austriaca* und *B. laevigata*.

Erst ab den sechziger Jahren erscheinen dann hauptsächlich in Florenwerken die nächsten umfassenderen Arbeiten zur Systematik der *B. laevigata*: MARKGARF in HEGI (1961), GUINEA (1968), GUINEA und HEYWOOD in TUTIN et al. (1964) und HEYWOOD (1964) wählen das System von MACHATSCHKI-LAURICH als Basis für ihre Klassifikation und behalten es mit einigen Abweichungen bei. HEYWOOD (1964) beschreibt die systematischen Probleme, welche durch die Variabilität der Blatt-, Blüten- und Fruchtmerkmale bei einem Großteil der Gattung entstehen.

Neue Chromosomenzählungen für diploide und tetraploide Vertreter von *B. laevigata* liefern unter anderem SCHÖNFELDER (1968b) und BRESINSKY und GRAU (1970). SCHÖNFELDER (1968a, 1970) bekräftigt auch MANTONS (1937) Theorie zur abgeleiteten Stellung der Tetraploiden und zu deren später Einwanderung in die Alpen, wofür er den Terminus "adalpin" verwendete. BRESINSKY und GRAU (1970) zeigen mit ihren Untersuchungen an Populationen aus dem Bayerischen Alpenvorland, daß die beiden Ploidiestufen der *B. laevigata* relativ nahe nebeneinander vorkommen können. Auf dieser Grundlage basiert die morphometrische Arbeit von DÖRNER (1985), in der auch

Material aus der Gegend von Regensburg miteinbezogen wird. Ebenfalls mit morphometrischen Methoden und an Hand von zahlreichen Streudiagrammen versucht KREINECKER (1976) die Herkunft der tetraploiden subsp. *laevigata* zu klären.

Neuere Arbeiten zur Systematik der gesamten Gattung, allerdings mit Schwerpunkt auf den spanischen Arten, stammen von OLOWOKUDEJO (1980, 1985, 1986, 1987) und OLOWOKUDEJO und HEYWOOD (1984). Die darin unter anderem beschriebenen Befunde zur Oberfläche der Schötchen (REM-Aufnahmen) sowie zur Anatomie der Blattstiele können jedoch nur wenig zur Systematik der *B. laevigata* s.l. beitragen.

Schließlich untersucht PENIAŠTEKOVÁ (1987) die *B. laevigata*-Sippen im östlichen Verbreitungsgebiet, erstmals mit Hilfe multivariater statistischer Verfahren. Sie verwendet dazu umfangreiches ausschließlich diploides Material (21 Populationen aus der Slowakei und eine aus Mähren), und wertet die erhobenen Daten mittels Faktorenanalyse und Clusteranalyse aus. Sie beschreibt schließlich für das Gebiet der damaligen Tschechoslowakei zahlreiche neue Taxa und Kombinationen¹.

Aufbauend auf den besprochenen Angaben aus der Literatur sollen in der vorliegenden Arbeit nun folgende Probleme weiter untersucht werden:

- Ploidiestufen von *B. laevigata* s.l. und ihre geographische Verbreitung
- Konstanz der Chromosomenzahlen bei Diploiden und Polyploiden
- Genomgröße und Verhältnis des DNA-Gehaltes bei Diploiden und Tetraploiden
- Fertilität und Kreuzungsverhalten bei ausgewählten Sippen der *B. laevigata* s.l.
- Variabilität der Unterscheidungsmerkmale zwischen den Sippen und innerhalb der Sippen

1 Eine aktuelle morphometrische Untersuchung für die *Biscutella* ser. *laevigatae* der Toskana, samt neuen Chromosomenzählungen, bringen RAFFAELLI und FIESOLI (1993). GASSER (1988) vergleicht zwei Populationen von *B. laevigata* s. str. auf Dolomit und Serpentin in der Schweiz morphometrisch.

- Diskriminanzanalyse im Sinn von Ordination und Klassifikation der Daten
- systematisch-taxonomische Schlußfolgerungen aus den Ergebnissen und (soweit möglich) Auftrennung des Sippenkomplexes in gut erkennbare Einheiten

2. Material und Methoden

2.1. Untersuchungsmaterial

Bei der Auswahl des **Untersuchungsmaterials** wurde angestrebt, nur Populationen mit genau bekannter Herkunft und bevorzugt Pflanzen zu verwenden, von denen auch fixiertes Material für die karyologischen Untersuchungen vorhanden war. Das Material stammt zum Teil aus eigenen Aufsammlungen, wobei versucht wurde, die morphologische Variation innerhalb der Population möglichst gut zu erfassen. Es wurden Fixierungen von Blüten- und/oder Sproßknospen gemacht (siehe 2.4.1.). Die Pflanzen wurden fotografiert und möglichst vollständig herbarisiert. Nach Möglichkeit wurden mehrere Individuen in den Versuchsgarten verpflanzt. Ein Großteil der Pflanzen stammt jedoch aus Aufsammlungen von Kollegen. Für ihre Unterstützung, ohne die meine Untersuchungen kaum möglich gewesen wären, möchte ich mich sehr herzlich bei M. A. FISCHER, W. GUTERMANN, E. HUSS, H. LANG, J. LOIDL, G. KARRER, M. KIEHN, G. PILS, A. POLATSCHKEK, L. SCHRATT-EHRENDORFER und allen anderen Sammlern bedanken.

Darüber hinaus wurden Pflanzen im Versuchsgarten des Botanischen Instituts und Botanischen Gartens der Universität Wien aus Samen gezogen, die entweder über Samenkataloge bestellt, von Herbarbelegen abgenommen oder am natürlichen Standort gesammelt worden waren. Während der Kultur im Versuchsgarten wurden die wichtigsten ontogenetischen Stadien fotografisch dokumentiert und Herbarbelege angelegt sowie Fixierungen von Blüten- und/oder Sproßknospen bzw. Wurzelspitzen gemacht (siehe 2.4.1.).

Um in einigen Fällen die morphometrischen Untersuchungen zu ergänzen und für darüber hinausgehende Vergleichsstudien wurde auch Herbarmaterial aus öffentlichen Herbarien (GJO, GZU, KL, LJU, RNG, SAV, SZU, W, W-Ronninger, WU, WU-Halácsy, WU-Kerner, ZA, ZT) und Privatherbarien (M. A. FISCHER, W. GUTERMANN,

G.H. LEUTE, P. MONTSERRAT RECODER, L. SCHRATTEHRENDORFER, E. SINN, Maria und Michael STRUDL, E. VITEK) verwendet. Für die Überlassung des Materials möchte ich auch an dieser Stelle herzlich danken.

Das **Untersuchungsgebiet** umfaßt Mittel- und Südeuropa mit Schwerpunkt auf den Alpen und ihren östlich und südöstlich angrenzenden Gebieten. Es wurde jedoch versucht, annähernd das gesamte Areal der *B. laevigata* s.l. abzudecken. Außerdem sollten die Herkünfte der Pflanzen geographisch möglichst breit gestreut sein, um die Verbreitung und die Variabilität der Sippen im Untersuchungsgebiet optimal zu erfassen. Dieses Ziel konnte nur zum Teil erreicht werden: in manchen Gebieten liegen die untersuchten Populationen relativ dicht nebeneinander, in anderen Gebieten gibt es große Lücken. Diese Verteilung hängt einerseits von den geographischen Präferenzen der einzelnen Sammler ab und andererseits auch von der Verfügbarkeit von Samenmaterial, das über Samenkataloge bestellt wurde. Daher gibt es aus Österreich relativ viel Material, während das Gebiet nordwestlich der Alpen leider nur spärlich abgedeckt werden konnte.

Die genauen Herkünfte der untersuchten Pflanzen zusammen mit den festgestellten Chromosomenzahlen sind im Kapitel 2.6. aufgelistet.

2.2. Fertilitätsprüfung und Kreuzungen

Die Kreuzungsversuche wurden im Versuchsgarten des Instituts für Botanik der Universität Wien an kultivierten Pflanzen durchgeführt.

a) Überprüfung der Selbststerilität:

Pflanzen, die sich im frühen Knospenstadium befinden, wird ein Papiersäckchen übergestülpt, das am Sproß befestigt wird.

b) Künstliche Bestäubung:

Den Kreuzungspartnern wird ein Papiersäckchen übergestülpt (siehe a)). Während der Anthese werden vom Kreuzungspartner eine bzw. mehrere Antheren mit Hilfe einer Pinzette abgenommen und vorsichtig aufgequetscht. Anschließend wird der Pollen auf die Narbe des Partners aufgebracht, und das Säckchen wird wieder montiert. Dieser Vorgang wird im Abstand von einigen Tagen mehrmals wiederholt. Das Säckchen wird bis zur Fruchtreife und zum Zeitpunkt des Herbarisierens auf der Pflanze belassen.

2.3. Morphometrische Untersuchungen

2.3.1. Auswahl der Untersuchungsobjekte

Für die systematisch-morphometrischen Untersuchungen bildeten die einzelnen **herbarisierten Pflanzen** die **Untersuchungsobjekte**. Aus dem Gesamtmaterial wurden jene ausgewählt,

- deren genaue Herkunft bekannt ist,
- deren Chromosomenzahl festgestellt werden konnte (in einigen Fällen werden zur Ergänzung auch Belege verwendet, für die es keine Fixierungen gibt),
- die morphologisch möglichst vollständig sind, um im Idealfall alle Merkmale erheben zu können.

Für die Sippenauftrennung wurden von jeder Population 1-4 (meist 2) herbarisierte Pflanzen im Blüten- und/oder im Fruchstadium vermessen. Für die Untersuchung der Variabilität der Merkmale innerhalb einer Population wurden jeweils 10 Pflanzen herangezogen. Insgesamt wurden **424 Herbarbelege** aus **201 Populationen** vermessen.

Die Anzahl der untersuchten Pflanzen pro Population ist für die gewählte Untersuchungsmethode als relativ gering anzusehen. Meist war aber nur eine kleine Zahl von Belegen verfügbar und die von mir selbst aufgesuchten Populationen hatten fast alle nur relativ geringe Individuenzahlen, so daß Massenaufsammlungen nicht vertretbar waren.

2.3.2. Auswahl und Definition der Merkmale

Um die Gestalt der zu untersuchenden Pflanzen in Hinblick auf Sippenunterschiede möglichst genau erfassen zu können, kommt der sorgfältigen Auswahl der Merkmale eine sehr große Bedeutung zu (TITZ et al. 1983). Im vorliegenden Fall basiert die Auswahl auf den zahlreichen Literaturangaben. Zuerst mußten möglichst viele Merkmale auf ihre systematische Aussagekraft getestet werden. Dann erfolgte schrittweise die Ausscheidung von offensichtlich nicht relevanten und redundanten Merkmalen. Bei *B. laevigata* sind die meisten systematisch relevanten Merkmale quantitativer Natur, was die Anwendung multivariater statistischer Verfahren nahe legt. Die morphologischen Formmerkmale wurden nach Möglichkeit in (mehrere)

quantitative umgewandelt, wobei allerdings auch auf die Relation von Aufwand und Aussagekraft geachtet werden mußte. Es wurden schließlich **73 Merkmale** ausgewählt:

- 60 Originalmerkmale: M1 - M60
 - **54** davon sind **quantitative Merkmale**
(45 kontinuierliche, 9 diskontinuierliche)
 - **6** davon sind **qualitative Merkmale**
M1, M45, M53, M55 sind ordinal skaliert
M54, M56 sind binär codiert
- 13 abgeleitete Merkmale
(durch Berechnung des Koeffizienten aus jeweils zwei Merkmalen): K1 - K13

Die Ergebnisse der Messungen wurden für jeden Herbarbeleg getrennt in ein vorgedrucktes Protokollformular eingetragen. Die sogenannten **fehlenden Merkmalswerte** wurden nach der "Ursache ihres Fehlens" unterschieden und folgendermaßen codiert:

- 1 Merkmal auf Grund des Entwicklungszustandes nicht festzustellen, z.B. Schötchenmerkmale bei blühenden Pflanzen
- 2 Merkmal auf Grund unvollständiger Objekte nicht festzustellen, z.B. Chromosomenzahl, wenn keine Fixierung vorhanden ist
- 3 Merkmal aus "morphologischen" Gründen nicht festzustellen, z.B. Zahnhöhe bei Pflanzen ohne Zähne oder Haarlänge bei kahlen Pflanzen

Liste der Merkmale

Bei kontinuierlichen Merkmalen ist die Maßeinheit in eckigen Klammern angegeben, bei qualitativen ist die Codierung aufgelistet. Wo es fehlende Werte gibt, stehen die jeweiligen Codes dafür in geschwungenen Klammern. Einige der angeführten Merkmale sind in Abbildung 1 schematisch dargestellt.

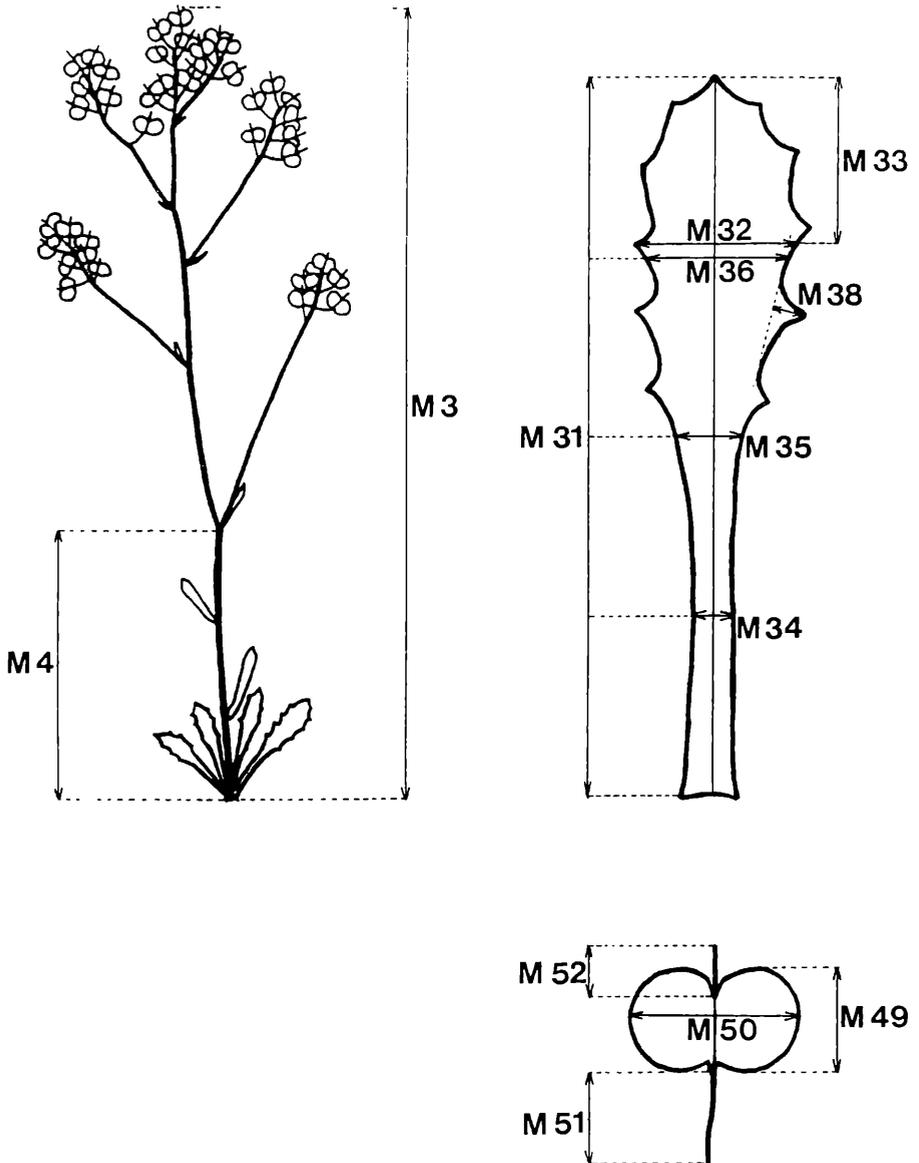


Abb. 1. Schematische Darstellung von Sproßmerkmalen (M3, M4), Grundblattmerkmalen (M31-M38) und Schötchenmerkmalen (M49-M52).

Originalmerkmale

A) Entwicklungszustand (für ontogenetische Vergleiche)

M1 - Entwicklungszustand,

- 0 - knospend
- 1 - blühend
- 2 - blühend & fruchtend
- 3 - fruchtend, grüne Schötchen
- 4 - fruchtend, reife, gelbe Schötchen

B) Sproßmerkmale

M2 - Anzahl der basalen Sproßverzweigungen

M3 - Sproßlänge [mm], gemessen von der Basis der Rosette bis zum höchsten Punkt des Sprosses bzw. der Infloreszenz

M4 - Höhe der ersten Seitenverzweigung des Hauptsprosses bzw. der Infloreszenz [mm]

M5 - Anzahl der Seitenverzweigungen des Hauptsprosses

M6 - Länge des behaarten Sproßabschnitts [mm] {-3}, gemessen von der Basis bis zu der Stelle am Hauptproß, bis zu der dieser behaart ist

C) Grundblattmerkmale

Die Grundblattmerkmale M31-M38 wurden jeweils durch Berechnung von Mittelwerten aus je drei Einzelwerten berechnet:

größtes	±mittelgroßes	±kleinstes	Gb.	"mittleres" Gb.
M7	M15	M23		$M31 = (M7 + M15 + M23)/3$
M8	M16	M24		$M32 = (M8 + M16 + M24)/3$
M9	M17	M25		$M33 = (M9 + M17 + M25)/3$
M10	M18	M26		$M34 = (M10 + M18 + M26)/3$
M11	M19	M27		$M35 = (M11 + M19 + M27)/3$
M12	M20	M28		$M36 = (M12 + M20 + M28)/3$
M13	M21	M29		$M37 = (M13 + M21 + M29)/3$
M14	M22	M30		$M38 = (M14 + M22 + M30)/3$

- M31 - Länge des Grundblattes [mm], gemessen von der Blattbasis bis zur Blattspitze
- M32 - Breite des Grundblattes [mm], größte Breite, gemessen inklusive eventuell vorhandener Zähne
- M33 - Position der größten Breite (M32) am Blatt [mm], Abstand von der Blattspitze bis zu jener Stelle an der Mittelrippe, an der die größte Breite (M32) gemessen wurde
- M34 - "Stielbreite" des Blattes [mm], Blattbreite in der Höhe von $M31/4$ (bei $1/4$ der Blattlänge von der Blattbasis aus gemessen)
- M35 - mittlere Breite des Blattes [mm], Blattbreite in der Höhe von $M31/2$ (bei $1/2$ der Blattlänge)
- M36 - obere Breite des Blattes [mm], Blattbreite in der Höhe von $3 \times M31/4$ (bei $3/4$ der Blattlänge)
- M37 - Anzahl der Zähne des Grundblattes, an einem Blattrand (jenem mit der höheren Anzahl) gezählt
- M38 - größte Zahnhöhe des Grundblattes [mm] {-3}

D) Stengelblattmerkmale

- M39 - Anzahl der Stengelblätter am Hauptsproß
- M40 - Länge des untersten Stengelblattes [mm], gemessen von der Blattbasis bis zur Blattspitze
- M41 - Breite des untersten Stengelblattes [mm], größte Breite
- M42 - Länge des mittleren Stengelblattes [mm], analog M40, "Nummer" des mittleren Blattes:
 - wenn M39 ungerade ist: $(M39 + 1)/2$
 - wenn M39 gerade ist: $(M39 + 2)/2$
- M43 - Breite des mittleren Stengelblattes [mm], analog M41
- M44 - Anzahl der Zähne am untersten Stengelblattes, an einem Blattrand (jenem mit der höheren Anzahl) gezählt
- M45 - Erweiterung an der Stengelblattbasis,
 - 0 - nicht erweitert
 - 1 - Basis leicht erweitert
 - 2 - deutlich geöhrlt

E) Blütenmerkmale

M46 - Sepalenlänge [mm] {-1}, Mittelwert, errechnet aus den Werten für 3 der größten Blüten

M47 - Petalenlänge [mm] {-1}, Mittelwert analog M46

M48 - Petalenbreite [mm] {-1}, größte Breite, Mittelwert analog M46

F) Schötchenmerkmale

M49 - Schötchenlänge [mm] {-1}, größte Länge, Mittelwert, errechnet aus den Werten für 3 der größten Schötchen

M50 - Schötchenbreite [mm] {-1}, größte Breite des ganzen Schötchens, Mittelwert analog M49

M51 - Schötchenstiellänge [mm] {-1}, Mittelwert analog M49

M52 - Griffellänge des Schötchens [mm] {-1}, Mittelwert analog M49

M53 - Schötchenbehaarung {-1},

0 - kahl

1 - nur Papillen

2 - Papillen & kurze Haare

3 - deutlich behaart

M54 - Schötchenform {-1},

0 - oval, symmetrisch

1 - herzförmig, unsymmetrisch

G) Behaarungsmerkmale

M55 - Behaarungsdichte der Grundblätter ,

0 - kahl

1 - kahl, nur am Rand bewimpert

2 - zerstreut behaart

3 - dicht behaart

M56 - Haarform der Grundblätter {-3},

0 - Haare gerade / starr

1 - Haare krumm / weich

M57 - Haarlänge der Grundblätter [mm] {-3}, ca. größte gemessene Haarlänge

M58 - Haarlänge der kleineren Längenklasse [mm] {-3}, gemessen, wenn 2 Längenklassen unterschieden werden können, sonst "-3"

H) mikroskopische Merkmale

M59 - Spaltöffnungslänge [μm], Mittelwert, errechnet aus der größten Länge von 20 Schließzellen der Blattoberseite

M60 - Chromosomenzahl {-2}, 2n

abgeleitete Merkmale

K1 - relative Verzweigungshöhe = $M4/M3$

K2 - relative Verzweigungsanzahl = $M5/M3$

K3 - relative Länge der Stengelbehaarung = $M6/M3$

K4 - relative Grundblattbreite = $M32/M31$

K5 - Grundblattform-Index, relative Position der größten Blattbreite = $M33/M31$

K6 - relative Stielbreite 1, bezogen auf die Blattlänge = $M34/M31$

K7 - relative Stielbreite 2, bezogen auf die größte Blattbreite = $M34/M32$

K8 - relative Stielbreite 3, bezogen auf die mittlere Blattbreite = $M34/M35$

K9 - relative Zahnhöhe = $M38/M32$

K10 - relative Stengelblattanzahl = $M39/M3$

K11 - Index für die relative Abnahme der Stengelblattlänge = $M42/M40$

K12 - relative Schötchenlänge = $M49/M50$

K13 - relative Griffellänge des Schötchens = $M52/M49$

Für das Vermessen der meisten Merkmale genügte ein Lineal als Maßstab. Es wurde dabei auf 1 mm genau vermessen bzw. auf 1/2 mm genau geschätzt.

Für das Erfassen der folgenden Merkmale wurde ein WILD Binokular mit Meßokular und den Vergrößerungen $\times 6.6$, $\times 16$, $\times 40$ verwendet, was eine Messung auf $1/50$ mm genau ermöglicht:

- M14, M22, M30 Zahnhöhe
- M46 - M48 Blütenmerkmale
- M49 - M54 Schötchenmerkmale
- M55 - M58 Behaarungsmerkmale

Für die mikroskopischen Untersuchungen stand ein REICHERT-BIOVAR Mikroskop mit Meßokular und einer Vergrößerung von $\times 1000$ zur Verfügung. Ein damit verbundener Zeichenapparat mit einer Vergrößerung von $\times 35$ ermöglichte das Anfertigen von genauen Zeichnungen.

Um die **Spaltöffnungslänge (M59)** festzustellen, wurden Flächen-schnitte von der Blattoberseite, ungefähr in der Mitte der Blattspreite, angefertigt. Diese wurden durch Aufbringen einiger Tropfen glyzerinhältigen Chloralhydrats (GERLACH 1977) geklärt und eingedeckt. Aus der Länge von 20 Schließzellen pro Pflanze wurde der Mittelwert berechnet.

In einigen Fällen wurden auch **Pollenkornmessungen** durchgeführt, aber nicht in die eigentliche morphometrische Auswertung aufgenommen. Dafür wurden reife Antheren vom Herbarbeleg abgenommen, aufgequetscht und in ein Präparierschälchen mit etwas Karmin-Essigsäure für eine bis mehrere Stunden eingelegt. An den Präparaten wurden dann die längsten Durchmesser von mindestens 20 fertilen Pollenkörnern vermessen, der Anteil der fertilen Pollenkörner ausgezählt und in Prozentwerte umgerechnet und schließlich Zeichnungen angefertigt.

Für das Feststellen der **Chromosomenzahl (M60)** (Fixierung und Färbung siehe 2.4.) wurden von möglichst vielen Metaphase- bzw. Anaphase-Platten Zeichnungen hergestellt. Für die Aufnahme der Dokumentationsfotos wurde ein REICHERT-POLYVAR-Mikroskop verwendet.

2.4. Karyologische Methoden

2.4.1. Fixierungen und Färbemethoden

Fixierungen wurden von Blütenknospen und Sproßknospen (aus den Achseln von Rosettenblättern) sowie von Wurzelspitzen angefertigt. Für letztere mußten zum Teil Keimlinge aus Samenmaterial herangezogen werden, und zwar in Petrischalen, die mit feuchtem Filterpapier ausgelegt waren. Nach ca. 3-7 Tagen wurden Fixierungen von den ganzen Keimlingen oder von Wurzelspitzen angefertigt. Wenn eine spätere DNA-Messung geplant war, mußten Wurzelspitzen von *Allium cepa* cv. Centennial als interner Standard in jedem Fläschchen mitfixiert werden. Es wurden die folgenden Fixative verwendet:

- a) **Methanol-Eisessig (= ME) oder Äthanol-Eisessig (= AE) 3:1:**
Fixierung ca. 1 Tag lang bei +4°C, anschließend Überführung des Materials in 96 % Äthanol und Lagerung bei -12°C.
- b) **Formaldehyd (= FA):**
Fixierung in Sörensen-Phosphat gepuffertem, neutralem 4 % Formaldehyd 90 min lang bei +4°C, anschließend Überführung in 96 % Äthanol und Lagerung bei -12°C.

Für die unterschiedlichen karyologischen Untersuchungsmethoden wurden zwei Färbetechniken angewendet:

- a) **Karmin-Essigsäure-Färbung:**
Nach Fixierung mit ME, AE oder FA wurde das Untersuchungsmaterial in Karmin-Essigsäure (= KE) gefärbt, in 45 % Essigsäure überführt und es wurden davon Quetschpräparate angefertigt.
- b) **Feulgen-Färbung: (nach KÖNIG et al. 1987)**
Nach Fixierung mit ME oder FA wurde das Untersuchungsmaterial (inkl. *A. cepa*-Standard) 30 min lang in deionisiertem Wasser gewaschen (bei Fixierung mit FA zuvor ca. 1 Tag lang bei +4°C in Leitungswasser waschen). Nach der Hydrolyse in 5 N HCl (Merck Titrisol), 50 min lang bei +20°C, wurde das Material nach neuerlichem Waschen in deionisiertem Wasser ca. 90 min lang in Feulgen-Reagens gefärbt, anschließend gründlich in SO₂-Wasser und zum

Abschluß in deionisiertem Wasser gewaschen und in 45% Essigsäure überführt. Bei den Quetschpräparate wurden die Meristeme von *B. laevigata* und von *A. cepa* getrennt nebeneinander auf einen Objektträger unter ein Deckglas gebracht.

Die Deckgläser wurden über einer Kälteplatte abgesprengt, dann wurden die Präparate mit AE (3:1) nachfixiert, in 96 % Äthanol entwässert und mit Euparal (CHROMA) eingeschlossen. Nach einer Färbung mit Feulgen kann man die nicht eingedeckten Präparate auch lufttrocknen lassen und lichtgeschützt lagern, am besten in Alufolie eingewickelt.

2.4.2. DNA-Messung

Der DNA-Gehalt wurde mit Hilfe eines LEITZ MPV2-Cytophotometers in Verbindung mit einem DEC PDP11/23-Rechner ermittelt. Das System wird durch das Computer-Programm CELANB der Firma LEITZ gesteuert. Zur Wahl der geeigneten Wellenlänge für die Messungen mußten zuvor Absorptionskurven bestimmt werden, um für *B. laevigata* das Absorptionsmaximum festzustellen.

Die Messung des DNA-Gehaltes mit CELANB basiert auf der sogenannten Scanning-Cytophotometrie, dem Abrastern und Messen von $0.25 \mu\text{m}^2$ großen Einzelfeldern. Dabei wird pro Präparat die Gesamtabsorption von mindestens 10 Pro- oder Telophasekernen jeweils für *B. laevigata* und *A. cepa* bestimmt. Daraus läßt sich dann, unter Annahme von 16.75 pg als 1C-DNA-Gehalt von *A. cepa* (BENNETT und SMITH 1976), der DNA-Gehalt für *B. laevigata* berechnen. Um mögliche methodische Fehler, bedingt durch die Wahl ungeeigneter Fixative (GREILHUBER 1986, 1987) auszuschalten, wurden zum Vergleich einige Pflanzen parallel mit **Methanol-Eisessig** und **Formaldehyd** fixiert, mit der Feulgen-Methode gefärbt und vermessen.

2.5. Biometrische Methoden

Alle statistischen Auswertungen wurden am IBM 3083 Großrechner des EDV-Zentrums der Universität Wien, unter Verwendung der statistischen Programmpakete **SPSS^x** ("Statistical Package for Social Sciences", NIE et al. 1975, HULL und NIE 1981, SCHUBÖ und UEHLINGER 1986) und **BMDP** ("Biomedical Computer Programs", DIXON et al. 1981), durchgeführt. Dazu wurden die auszuwertenden

Daten in Form von zum Teil sehr großen Matrizen auf sequentielle Dateien geschrieben.

2.5.1. Univariante Verfahren

In einer ersten Phase wurden sogenannte "beschreibende statistische Verfahren" angewendet (SACHS 1978):

- Erstellung von Häufigkeitsdiagrammen
- Prüfung auf Normalverteilung mit dem **Kolmogorov-Smirnov- Test**
- Berechnung statistischer Kennwerte (wie arithmetisches Mittel, Standardabweichung, Spannweite, Konfidenzintervall)
- Berechnung der linearen Korrelation zwischen je zwei Merkmalen mit dem **Pearson'schen Korrelationskoeffizienten**

Um die Gliederung des Untersuchungsmaterials in Gruppen hinsichtlich jeweils eines Merkmals zu überprüfen, wurden in einigen Fällen folgende Tests durchgeführt:

- **t-Test** (2-Stichprobenvergleich)
- **Varianzanalyse** (Mehrstichprobenvergleich)
- **Multiple Mittelwertsvergleiche** - Duncan-Test
 - Scheffé-Test

2.5.2. Multivariate Verfahren

Der große Vorteil der multivariaten Verfahren liegt in der simultanen Bearbeitung zahlreicher Merkmale. Die Faktorenanalyse, die Diskriminanzanalyse und die Clusteranalyse sind die in der biologischen Systematik am meisten angewendeten multivariaten Verfahren (SOKAL 1965, TITZ 1982).

Diskriminanzanalyse, Kanonische Analyse:

(FISHER 1936, BLACKITH und REYMENT 1971, SNEATH und SOKAL 1973, FLURY und RIEDWYL 1983, DEICHSEL und TRAMPISCH 1985)

Dieses Verfahren, das speziell für Fragestellungen der biologischen Systematik entwickelt wurde (FISHER 1936), bietet folgende Möglichkeiten (TITZ 1984):

- Überprüfung einer vorgegebenen Auftrennung des Untersuchungsmaterials (= Objekte) in Gruppen
- Herausarbeiten der Merkmale, die diese Gruppen am besten unterscheiden (= diskriminieren)
- Erkennen der wechselseitigen Beziehungen zwischen den Gruppen (= Ordination)
- Zuordnung von zusätzlichen Objekten zu diesen Gruppen (= Klassifikation)

Voraussetzung für die Diskriminanzanalyse ist eine annähernde Normalverteilung der einzelnen Merkmale, die Gleichheit der Innergruppen-Kovarianzmatrizen und eine apriori Auftrennung der Untersuchungsobjekte in Gruppen.

Bei der Berechnung der **Diskriminanzfunktionen** (canonical discriminant functions im SPSS) - es gibt immer um eine weniger als definierte Gruppen - wird so vorgegangen, daß **Gewichtungsfaktoren** (discriminant function coefficients im SPSS) für die einzelnen Merkmale berechnet werden. Durch Linearkombination der Merkmale mit den Gewichtungsfaktoren als Koeffizienten erhält man die Diskriminanzfunktionen. Dadurch wird der "vieldimensionale Merkmalsraum" auf wenige Dimensionen bzw. Diskriminanzfunktionen reduziert, wobei die ersten zwei bis vier Funktionen den größten Informationsgehalt haben und z.B. in einer graphischen Darstellung die Qualität der Gruppierung und die Ordination am besten widerspiegeln. Merkmale mit (absolut) großen Gewichtungsfaktoren sind insofern als "wesentlich" zu betrachten, als eine Änderung dieser Merkmale einen entscheidenden Einfluß auf die jeweilige Diskriminanzfunktion besitzt. Problematisch sind bei der Diskriminanzanalyse binär codierte Merkmale - sie werden daher aus den Berechnungen ausgeschlossen - und fehlende Merkmalswerte, die falls nötig durch den Median des Gesamtmaterials ersetzt werden (TITZ 1984).

Bei den Berechnungen mit SPSS wird die "direkte Methode" unter simultaner Einbeziehung aller Merkmale angewendet (NIE et al. 1975).

2.6. Verzeichnis der Fundorte und der Chromosomenzählungen

Das nachfolgende Verzeichnis enthält die Fundorte aller Pflanzen, die für die biometrischen Untersuchungen herangezogen wurden und

außerdem die ermittelten Chromosomenzahlen (siehe 3.1.). Falls keine Chromosomenzahl angeführt ist, war von dieser Herkunft keine Fixierung vorhanden.

Die Gliederung der Herkunftsliste nach taxonomischen Gruppen stellt einen Vorgriff auf die Untersuchungsergebnisse und die taxonomischen Schlußfolgerungen (siehe 7.4.) dar. Innerhalb dieser Gliederung richtet sich die Reihenfolge der Herkünfte nach geographischen Gesichtspunkten und nicht nach den politisch-administrativen Grenzen.

Fundortliste und Verzeichnis der Chromosomenzahlen

Als Bezeichnung für die Staaten werden die Kürzel laut "Flora Europaea" (TUTIN et al. 1964) verwendet. Falls es mehrere Fundorte aus einem engeren Gebiet gibt, so sind diese durchnummeriert, um einen Querverweis in den folgenden Kapiteln zu ermöglichen. Nach dem Fundort steht in den meisten Fällen (vor allem für Österreich und Slowenien) in Klammern die Quadrantennummer, entsprechend dem Grundfeldschlüssel der "Kartierung der Flora Mitteleuropas" (NIKLFELD 1978). Danach folgt das Sammeldatum und der Name des Sammlers oder stattdessen der Name des Botanischen Gartens (= HB), aus dem das Samenmaterial für die Anzucht der Pflanzen stammt, und das Erscheinungsjahr des jeweiligen Samenkatalogs. Als letztes ist die Chromosomenzahl angeführt.

B. laevigata subsp. *austriaca*:

- Au, Niederösterreich: ca. 1 km S Spratzern, an der Bundesstraße, am Rand einer Schottergrube, 290 m, (7859/2), 19.5.1986, leg. Ch. König; 2n = 18
- Au, Niederösterreich: 500-700 m WNW E-Werk Amstetten-Allersdorf, NE Klein-Greinsfurth, 275 m, Bromus-Sesleria-Rasen, (7855/3), 19.5.1985, leg. E. Sinn; 2n = 18
- Au, Oberösterreich: in den Auen des Ennsflusses bei Steyr, (7952/2), 1843, leg. C. Brittinger (W)
- Au, Oberösterreich: Welser Heide 6.5 km SW Traun, zwischen Rutzing und Holzleiten (beim Badensee) am Damm der Traun, (7751/3), 5.5.1982, leg. G. Pils; 2n = 18
- Au, Oberösterreich: Gunskirchen W Wels, an der Bundesstraße, bei der Baumschule Roither, Trockenrasen, (7849/4), 9.6.1985, leg. E. Huss; 2n = 18
- Au, Oberösterreich, Fischlham SW Wels, zwischen Alm(-fluß) und Baggersee, Rasen mit Feuchtwiesenelementen, (7949/2), 11.6.1985, leg. E. Huss; 2n = 18
- Au, Niederösterreich: Mödling (1), Goldene Stiege, ca. 300 m, (7963/2), 4.5.1978, leg. Ch. König; 2n = 18
- Au, Niederösterreich: Mödling (2), am Weg von Mödling zum Frauenstein, Abbruch zum Wr. Becken, ca. 290 m, unter Schwarzföhren, (7963/2), 5.5.1979, leg. Ch. König; 2n = 18

- Au, Niederösterreich: Mödling (3), Frauenstein, ca. 320 m, Schwarzföhrenwald, (7963/2), 4.5.1978, leg. Ch. König; 2n = 18
- Au, Niederösterreich: Baden, sandige Hügel, (7963/3), 18??. leg. Portenschlag (W)
- Au, Niederösterreich: Bad Vöslau, (8063/1), 10.5.1923, leg. ? (W)
- Au, Niederösterreich: Gutenstein, (8161/1), Mai 1887, leg. R. Wettstein (W)
- Au, Niederösterreich: Schneeberg, 300 m W Damböck-Haus, 1850 m, (8260/2), 30.7.1981, leg. Ch. König; 2n = 18
- Au, Niederösterreich: Schneeberg, 200 m W Bahnhof Hochschneeberg, 1800 m, (8260/2), 30.7.1981, leg. Ch. König; 2n = 18
- Au, Niederösterreich: Schneeberg, 500 m S Fischerhütte, 1950 m, (8260/2), 30.7.1981, leg. Ch. König; 2n = 18
- Au, Niederösterreich: Rax, (8260/3), 6.5.1916, leg. Müllner (W)
- Au, Steiermark: Schneeealpe, 50 m N Schneeealpenhaus, (8359/2), 28.6.1982, leg. Ch. König 2n = 18
- Au, Niederösterreich: Retzbachtal 5 km S Türnitz, 0.5 km NW vom Eisernen Tor, (8158/2), 17.5.1981, leg. G. Karrer
- Au, Niederösterreich: Großer Göller, Gipfelbereich, 1700-1750 m, (8258/2), August 1979, leg. W. Gutermann; 2n = 18
- Au, Niederösterreich: NW Lunz/See, im Kothbergtal, auf steilen Felswänden in Spalten und Nischen, (8156/2), 26.5.1979, leg. F. Tod; 2n = 18
- Au, Oberösterreich: auf rasigem Schutt längs des Baches am Grossen Weissenbach bei Reichraming, (8152/4), leg. H. Steininger (WU)
- Au, Steiermark: Spitzenbach bei St.Gallen, Dolomitgrus und -schutt an trockener Wegböschung, 650-700 m, (8353/2), 1969, leg. W. Titz; 2n = 18
- Au, Steiermark: Spitzenbach bei St. Gallen, zwischen Dolomitfelsen auf Schutt, 700-750 m, (8353/2), 1969, leg. W. Titz; 2n = 18
- Au, Steiermark: Leopoldsteiner See, (8455/1), 22.5.1898, leg. Klammerth ? (WU)
- Au, Steiermark: Hochschwabgebiet (1), zwischen der Bürgeralm und der Voisthalerhütte, 1720 m, (8457/1), 5.6.1983, leg. Ch. König; 2n = 18
- Au, Steiermark; Hochschwabgebiet (2), zwischen der Bürgeralm und der Voisthalerhütte, unterhalb der Schönleiten, ca. 1650 m, (8457/1), 5.6.1983, leg. Ch. König; 2n = 18
- Au, Steiermark: auf dem Röthelstein bei Mixnitz, (8658/3), September 1941, leg. Fischer (GZU)
- Au, Burgenland: NW Bernstein, SO Redlschlag, Forstweg vom Sägewerk zum Ochsenriegel, 700 m, auf Serpentin, Rotföhrenwald, (8563/4), 27.6.1982, leg. Ch. König; 2n = 18
- Au, Burgenland: unmittelbar W der Straße zwischen Bernstein und Redlschlag, 1.5 km N Bernstein, Rotföhrenwald über Serpentin, 680 m, (8563/4), 27.9.1982, leg. M.A. Fischer; 2n = 18

"B. laevigata subsp. austriaca" aus den Karpaten:

- Rm, Argeş., Munjii Leaota, HB Univ. Iaşi 1972; 2n = 18
- Rm, Cheile Bicazului, HB Univ. Iaşi 1971; 2n = 18
- Rm, M-tele Piatra Craiului, HB Univ. Iaşi 1969; 2n = 18
- Rm, Brasov: Muntele Piatra Craiulu, HB Cluj 1971; 2n = 18

- Hu, ohne Angaben, HB Univ. Gödöllő 1971; 2n = 18
- Po, Nowy Sącz: Tatry, Droga nad Reglami, HB Univ. Wratislavenensis 1979; 2n = 18
- Cz, Slowakei: Stredné Pohornádie, bei dem Dorf Malá Vieska, 3.8.1978, leg. M. Peniašteková (SAV)
- Cz, Slowakei: Slovenský kras: Zádielska dolina, Kalkfelsen, 4.8.1978, leg. M. Peniašteková (SAV)
- Cz, Slowakei: Pieniny, Cervený Kláštor, 626 m, HB Univ. Prag 1971; 2n = 18
- Cz, Slowakei: Belanské Tatry (1), Tatranská Kotlina, HB Univ. Bratislava 1971; 2n = 18
- Cz, Slowakei: Montes Belanské Tatry (2), HB Košice 1969; 2n = 18
- Cz, Slowakei: Belanské Tatry (3), Belanská Kopa, HB Univ. Bratislava 1977; 2n = 18
- Cz, Slowakei: Montes Belanské Tatry (4), HB Liberec 1979; 2n = 18
- Cz, Slowakei: Svit, Baba, 979 m, HB Univ. Prag 1971; 2n = 18
- Po, Kraków: Tatry, Wielka Świstówka, HB Univ. Wrocław 1967; 2n = 18
- Po, Kraków: Tatry, Dolina Białego, HB Univ. Wrocław 1969; 2n = 18
- Po, Tatry, Hala Białe [?], HB Univ. Lublin 1977; 2n = 18
- Cz, Slowakei: Západné Tatry, Tomanová dolina, HB Univ. Bratislava 1980; 2n = 18
- Cz, Slowakei: Západné Tatry, Tomanová dolina, exp. W, 1450 m, 2.8.1978, leg. M. Peniašteková (SAV)
- Cz, Slowakei: Slovakia septentrionalis: Prosečianska dolina, HB Univ. Carol. 1971; 2n = 18
- Cz, Slowakei: Západné Tatry, Sivý vrch, HB Univ. Bratislava 1971; 2n = 18
- Cz, Slowakei: Malá Fatra, Suchý vrch, HB Průhonice 1971; 2n = 18
- Cz, Slowakei: Montes Mala Tatra, HB Liberec 1978; 2n = 18
- Cz, Slowakei: Veľká Fatra, Gaderská dolina, Dolné Piesky, SW, 10.8.1978, leg. M. Peniašteková (SAV)
- Cz, Slowakei: Slovenské stredohorie, "Laskomer" bei Banská Bystrica, 14.5.1979, leg. M. Peniašteková (SAV)
- Cz, Slowakei: Montes Strážovská hornatina, HB Liberec 1978; 2n = 18
- Cz, Slowakei: Strážovská hornatina, bei dem Dorf Dolné Vestenice, 26.5.1976, leg. Fabianková und Peniašteková (SAV)
- Cz, Slowakei: Malé Karpaty, auf dem Burgberg Čachtice, NW, ca. 350 m, 10.8.1973, leg. Futák und Peniašteková (SAV)

***B. laevigata* subsp. *kernerii* (aus dem Bereich der Wachau)**

- Au, Niederösterreich: Donautal, Hollenburg, unmittelbare Umgebung des Wetterkreuzes, 360 m, Trockenrasen, unter Schwarzföhren, (7660/1), 20.5.1979, leg. Ch. König; 2n = 18
- Au, Niederösterreich: Wachau, Rothenhof [bei Loiben], Halbtrockenrasen links oberhalb des Ortes, (7659/1), 19.4.1980, leg. I. Schneeweiß
- Au, Niederösterreich: Wachau, Loibenberg, zwischen Franzosendenkmal und Oberloiben, Trockenrasen bei Föhren-Eichenwald, (7659/1), 19.4.1980, leg. I. Schneeweiß
- Au, Niederösterreich: Dürnstein, (7659/1), leg. Fenzl (W)
- Au, Niederösterreich: Wachau, Dürnstein, (7659/1), 4.5.19??, leg. Wastl (W)
- Au, Niederösterreich: Wachau, Dürnstein, ca. 100 m unterhalb der Ruine, 350 m, auf Felsen, (7659/1), 3.10.1985, leg. Ch. König; 2n = 18

Au, Niederösterreich: Wachau, Ruine Hinterhaus [bei Spitz], (7658/1), 15.5.1984, leg. W. Gutermann und L. Schratt

Au, Niederösterreich: Wachau, Gurhofgraben bei Aggsbach/Dorf (1), S-Hang, 420 m, auf Serpentin, unter Rotföhren und Fichten, (7758/2), 6.5.1979, leg. Ch. König; 2n = 18

Au, Niederösterreich: Wachau, Gurhofgraben bei Aggsbach/Dorf (2), steiler offener W-Hang, 380 m, auf Serpentin, unter Rotföhren, (7758/2), 20.5.1979, leg. Ch. König

"*B. laevigata* subsp. *kernerii*" (aus anderen Gebieten)

Cz, Mähren: auf den Pollauer Bergen bei Horní Věstonice, (7165/2), 18.5.1979, leg. Peniašteková und Kmet'ová (SAV)

Au, Niederösterreich: ca. 1 km N Kleinschweinbarth, am Schweinbarther Berg, 330 m, (7265/2), 4.7.1982, leg. Ch. König; 2n = 18

Au, Niederösterreich: Nähe "Heiliger Stein" bei Mitterretzbach (zum Höllnerberg), (7261/2), 3.6.1982, leg. M. Pokorny

Au, Niederösterreich: ca. 7 km N Retz, Felshang am W-Fuß des Kirchwaldes gegen die Thaya, (7161/4), 1.6.1986, leg. C. Cech

Au, Niederösterreich: NW Retz, 500 m NW Heufurth, beim Zusammenfluß von Fugnitz und Riegersburg-Bach, 400 m, am Rand eines Eichenwaldes, (7160/4), 24.5.1979, leg. Ch. König; 2n = 18

Au, Oberösterreich: Linzer-Bahndamm bei Ried, (7747/3), 16.5.1889, leg. F. Vierhapper sen. (WU)

Cz, Böhmen: bei Beraun, 1897, leg. R. Wettstein (WU)

Cz, Böhmen: am Felsen bei der Kaisermühle nächst Prag, 18??, leg. Polakm... ? (WU-Halácsy)

Cz, Böhmen: Deblík, [České Středohoří, S Ústí, rechtes Elbe-Ufer], HB Univ. Dresden 1980; 2n = 18

Cz, NW-Böhmen: Mtes. České Středohoří, HB Liberec 1979; 2n = 18

Po, Sandhügel im Kottwitzer Oderwalde bei Ohlau, 1868, leg. A. Engler (WU-Kerner)

***B. laevigata* subsp. *laevigata*:**

Nördliche Kalkalpen und angrenzende Gebiete

Au, Steiermark: Gesäuse, S Admont, bei der Oberst-Klinke-Hütte, 1500 m, (8453/3), 23.6.1979, leg. Ch. König; 2n = 36

Au, Oberösterreich: Hinterstoder, unterhalb Gasthof "Polsterlucke", fast am Steyrufer, Auwäldchen mit ca. 60 Stück Frauenschuh, (8350/2), 28.5.1984, leg. H. Lang; 2n = 36

Au, Oberösterreich: Höllengebirge, Westflanke des Feuerkogels, 1550 m, Felsfluren, (8148/3), 19.8.1984, leg. Ch. König 2n = 36

Au, Steiermark: Dachsteingruppe, bei der Türlwandhütte, in der Nähe des Parkplatzes der Seilbahn-Talstation, 1700 m, alpine Weide, (8547/2), 16.7.1983, leg. Ch. König; 2n = 36

Au, Salzburg: Tennengebirge, bei Werfenweng, zwischen Fromm und Dr.Heinrich-Hackel-Hütte, 1400-1500 m, alpine Weiden, (8545/2), 16.7.1983, leg. Ch. König; 2n = 36

Au, Salzburg: Tennengebirge, bei Werfenweng, zwischen Fromm und Dr.Heinrich-Hackel-Hütte, 1000-1100 m, alpine Weiden, (8545/2), 16.7.1983, leg. Ch. König; 2n = 36

- Ge, Oberbayerisches Alpenvorland, Münchner Ebene: NSG Garchinger Haide zw. Eching u. Dietersheim (Kr. Freising), 470 m, Trockenrasen, Mai 1963, (7735/2), leg. W. Gutermann
- Au, Salzburg: S Salzburg/Stadt, Fürstenbrunn, 300 m NNE Wirtsbaus "Esterer", 440 m, trockene Böschung eines Damweges, (8243/4), 25.5.1984, leg. A. Siebenbrunner; 2n = 36
- Au, Salzburg: bei Glanegg nächst Salzburg, (8244/3), leg. Hinterhuber (W)
- Au, Salzburg: Glanegg bei Salzburg/Stadt, auf einem Damm zwischen feuchten Wiesen, relativ trockener Standort, (8244/3), 1980, leg. P. Pils und H. Wittmann
- Au, Salzburg: am Aufstieg von Mitterberg zum Hochkönig, (8544/3), leg. K. Fritsch (GZU)
- Au, Salzburg: Loferer Steinberge, von der Schmidt-Zabierow-Hütte zum Ochsenhorn; 2000-2500 m, Felsen, Felentriften, Schutt, Schneeböden, (8441/4), 17.9.1980, leg. E. und F. Krendl (W)
- Au, Nordtirol: Loferer Steinberge, Katzelbach-Tal bei Fieberbrunn, Straßenrand, ca. 850 m, (8441/4), 14.7.1979, leg. R. Seipka; 2n = 36
- Au, Nordtirol: Unterinntal, Kufstein, Duxerköpl - Kaisertal, Kalk, Dolomit, (8439/1), 11.5.1969, leg. A. Polatschek (W)
- Au, Nordtirol: Rofan-Gebirge, Ursprungtal W Landl, ca. 830 m, nahe Ursprung, Magerrasen über Kalk, (8338/3), 24.5.1979, leg. A. Polatschek; 2n = 36
- Au, Nordtirol: Innsbruck-Arzt, Hang des Scheibenbichls gegen Kalkofenweg, ca. 620 m, Trockenrasen, (8734/2), 30.5.1978, leg. W. Titz; 2n = 36
- Au, Nordtirol: Hoher Sattel bei Scharnitz, ca. 1100 m, über Schutt, (8633/1), September 1971, leg. D. Fürnkranz; 2n = 36
- Au, Nordtirol, Wettersteingebirge, Gaisbergtal, (8632/1), HB Univ. Innsbruck 1969; 2n = 36
- Au, Nordtirol: Lermoos bei Reutte, Kalkschutthang am Grubigstein, 2000 m, (8631/1), 3.9.1965, leg. A. Neumann (W)
- Au, Vorarlberg: Arlberg-Gebiet, zwischen Zürs und Flexen-Paß, ca. 1750 m, Kalk, artenreiche Matten, (8826/2), 19.8.1980, leg. A. Polatschek (W)
- Au, Vorarlberg: Kleines Walsertal, (8626/4), HB Univ. Liège 1968; 2n = 36
- Au, Vorarlberg: Großes Walsertal, Hutlatal bei Buchboden, W-exponierter Hang, ca. 1100 m, (8725/4), 6.7.1971, leg. W. Titz; 2n = 36
- Au, Vorarlberg: Großes Walsertal, 1.5 km E Buchboden, 920 m, Kalkschutthalde am Südhang, (8725/4), 19.8.1978, leg. W. Titz; 2n = 36
- Au, Vorarlberg: Rätikon, Nenzinger Himmel, Weg zum Stüberfall und Roten Brünnele, 1370 m, (8923/2), 12.6.1979, leg. W. Titz; 2n = 36
- Au, Vorarlberg: Rätikon, Nenzinger Himmel, Weg zum Stüberfall, 1420 m, (8923/2), 12.6.1979, leg. W. Titz; 2n = 36
- Au, Vorarlberg: Rätikon, Nenzinger Himmel, Weg zum Schopf, an der Meng, 1360 m, (8923/2), 12.6.1979, leg. W. Titz; 2n = 36

Zentralalpen und angrenzende Gebiete

- Au, Steiermark: Kulm bei Weiz, Wiese, (8760/4), 6.6.1968, leg. Kappel (GZU)
- Au, Steiermark: Grazer Schloßberg, (8958/2), 1842, leg. D. Maly (GJO)
- Au, Steiermark: Weinzödl NW Graz, Klettersteig (Zufahrt über die Straße "An der Kanzel"), 500 m, steile Felswand, (8858/3), 2.6.1983, leg. Ch. König; 2n = 36
- Au, Steiermark: Gösting NW Graz, am Gipfel des Jungfernsprungs, 545 m, Felsnischen, (8858/3), 4.6.1983, leg. Ch. König; 2n = 36

- Au, Kärnten: 1.3 km NE St. Georgen/Längsee, über dem Steinbruch bei Rottenstein, ca. 700 m, Pinetum über Kalk, 580 m (9252/2), 15.7.1978, leg. L. Schratt; **2n = 36**
- Au, Kärnten: 4 km NE St. Georgen/Längsee, 0,7 km SSE Passering, NW-Fuß des Windischbergs, Pinetum über Kalk, 580 m (9152/4), 6.5.1979, leg. L. Schratt; **2n = 36**
- Au, Kärnten: am Südfuß des Minachberges bei Friesach-Olsa, Kalk, (9052/2), 9.4.1974, leg. G.H. Leute (KL)
- Au, Steiermark: steirisch-kärntnerische Grenze, auf Weideplätzen der Gipfelregion der Grebenzen, (8952/3), 15.7.1910, leg. Korb (W)
- Au, Steiermark: Wiesen bei Frojach, 720 m, Urgebirge, (8851/4), 31.5.1929, leg. A. Grabner (GJO)
- Au, Steiermark: Kaindorf ob Murau, 850 m, auf trockenen Wiesen, Urgebirge, (8850/4), 10.6.1930, leg. B. Fest (GJO)
- Au, Steiermark: Bergwiesen auf den Abhängen des Gregerlenocks bei Turrach, (9049/3), 25.7.1932, leg. J. Vetter (W)
- Au, Kärnten: Nockgebiet, Innerkrems, nahe der Brücke über den Heiligen Bach, feucht (Bachböschung), 1500 m, (9048/1), 2.8.1981, leg. Ch. König; **2n = 36**
- Au, Salzburg: Radstädter Tauern, Tauernpaßstraße, bei der Abzweigung Richtung Gnadenalm, 1270 m, Felsnischen, (8746/2), 16.7.1983, leg. Ch. König; **2n = 36**
- Au, Salzburg: Radstädter Tauern, Tauernpaß, Aufstieg zur Gamsleiten Spitze, 1800 m, alpine Weiden (Schiabfahrt!), (8747/3), 16.7.1983, leg. Ch. König; **2n = 36**
- Au, Salzburg: Lungau, Aufstieg von Mauterndorf zum Großeck, 1300 m, alpine Weiden, Fichtenwaldrand, (8847/4), 17.7.1983, leg. Ch. König; **2n = 36**
- Au, Salzburg: Lungau, N Schellgaden, 1100 m, (8947/1), 4.6.1984, leg. Siebenbrunner und Wittmann; **2n = 36**
- Au, Salzburg: Lungau, Schmalzgraben, WNW Muhr, WNW Zalussenalm, 1700 m, Seslerio-Semperviretum, Kalk - Silikat, (8846/3), HB Univ. Salzburg 1984; **2n = 36**
- Au, Kärnten: Maltatal, "In der Faschaun": alpiner Rasen, 1800 m, (9047/1), 27.7.1973, leg. S. Wagner (KL)
- Au, Salzburg: Gamskarkogel bei Bad-Hofgastein, (8844/2), Juli 1860, leg. E. Breuer (W)
- Au, Salzburg: Bad Hofgastein, Lafenntal, (8844/3), 17.6.1969, leg. J. Mück (WU)
- Au, Salzburg: Kapruner Tal, unweit des Wasserfallbodens, (8742/3), 20.8.1895, leg. K. Fritsch (GZU)
- Au, Kärnten: Nord-Kärnten, Hohe Tauern, 1800 m, HB Klagenfurt 1978; **2n = 36**
- Au, Kärnten: Mölltal, hinter der Burg Groppenstein bei Obervellach, (9045/3), 1973, leg. M.A. Fischer; **2n = 36**
- Au, Kärnten: [Großfragant,] Bretterich, SE-Abhang, (9044/1), 3.7.1978, leg. J. Loidl; **2n = 36**
- Au, Kärnten: Kreuzeckgruppe, Roter Beil, Südhang, 2400 m, (9144/3), 16.7.1976, leg. H. Zwander (KL)
- Au, Kärnten: Kreuzeckgruppe-West, NW Hugo-Gerbers-Hütte, Steinflur am Südhang des Roten Beils, 2360 m, (9144/3), 11.7.1976, leg. S. Wagner (KL)
- Au, Osttirol: Venediger-Gruppe, oberes Timmeltal bei St. Andrä/Prägraten, ca. 2000 m, metamorph. Kalk und Silikat, nahe einer aufgelassenen Alm, (8940/3), 17.8.1976, leg. A. Polatschek
- Au, Osttirol: Deferegger Alpen, oberes Drautal, Burgertal (Kristeintal), ca. 1500 m, Silikat, Alpenmatte, (9141/3), 18.7.1981, leg. A. Polatschek; **2n = 36**

- Au, Nordtirol: Zillertaler Alpen, Gerlossteinwand, ca. 1800 m, Silikat und metamorph. Kalk abwechselnd, (8837/2), 25.6.1968, leg. A. Polatschek (W)
- Au, Nordtirol, Vennatal nächst Brenner, offene Stelle am Weg, 1450 m, (8935/3), 1966, leg. W. Titz; 2n = 36
- It, Südtirol: Sterzing, linkes Eisackufer, unmittelbar S des Bahnhofs, am Rand der Uferpromenade, 950 m, (9134/2), 30.5.1982, leg. W. Titz; 2n = 36
(2n = 72 ± 6)
- It, Südtirol: Sterzing, linkes Eisackufer, 20-100m SE des Bahnhofs, zwischen den Steinen einer neuen Uferaufschüttung, 950 m, (9134/2), 7.8.1982, leg. Ch. König; 2n = 36
- It, Südtirol: Klausen, Felsen beim Tor des Klosters Säben, ca. 700 m, (9335/3), 1975, leg. M.A. Fischer; 2n = 36
- It, Südtirol: Stein oberhalb Passeiertal, Waldrand, ca. 1050 m, (9132/4), 1975, leg. M.A. Fischer; 2n = 36
- Au, Nordtirol: bei Gschnitz, Weg zur Magdalenenkapelle, (8934/3), 25.8.1974, leg. I. Titz; 2n = 36
- Au, Nordtirol: Ötztaler Alpen, Venter Tal, zwischen Vent und Winterstall, ca. 1800 m, Schuttboden zwischen der Straße und der Venter Ache, (9131/2), 14.9.1982, leg. M.A. Fischer; 2n = 36
- Au, Nordtirol: Oberinntal, Landeck, Fiß, (8929/2), HB Univ. Marburg/Lahn 1971; 2n = 36
- Au, Nordtirol: Ötztaler Alpen, mittleres Radurschltal bei Pfunds, ca. 1500 m, Bündnerschiefer, Wiese, (9029/2), 22.7.1979, leg. A. Polatschek; 2n = 36
- Au, Nordtirol: Samnaun-Gruppe, oberes Ochsenbergtal bei Pfunds, zwischen Pletscher und Prais, Kalkschiefer, ca. 1900 m, (9028/2 oder 9029/1), 19.7.1979, leg. A. Polatschek (W)
- It, Südtirol: Reschensee, Graun, nahe der Brücke über den Karlin-Bach, 1480 m, Rand eines lichten Fichtenwaldes, (9129/3), 3.7.1983, leg. Ch. König; 2n = 36
- He, Graubünden: Unterengadin, Motta Naluns, bei Scuol, 1900-2200 m, (9127/4), 3.8.1981, leg. W. Titz; 2n = 36
- He, Graubünden: Unterengadin, Scuol-Gurlaina, gegen Vulpera, oberhalb des En [Inn], 1180 m, Kalktrockenrasen mit *Sesleria varia*, *Pinus sylvestris*, (9227/2), 1.7.1978, leg. W. Titz; 2n = 36
- It, Lombardei: Stilfserjoch, Westseite, an der Paßstraße, 2500 m, alpine Rasen, (9428/4), 3.7.1983, leg. Ch. König; 2n = 36
- It, Südtirol: Stilfserjoch, Ostseite, an der Paßstraße, 2200-2400 m, alpine Rasen, (9428/4), 3.7.1983, leg. Ch. König; 2n = 36
- It, Lombardei: Ortler-Gruppe, Valle del Forno bei S. Catarina Valfurva, ca. 1800 m, im Rasen zwischen Silikatblöcken, (9529/3), 17.07.1980, leg. A. Polatschek; 2n = 36
- It, Lombardei: Valtellina, HB Udine 1968; 2n = 36
- Südalpen und angrenzende Gebiete:**
- It, Triest, Val Rosandra, (0349/3), HB Univ. Trieste 1977; 2n = 36
- Ju, Slowenien: Primorsko, Trnovskigozd: Čaven NW Ajdovščina, Ostflanke, flachere Hangterrasse, 615-630 m, trockene Kalk-Magerwiese, (0049/3), 7.6.1981, leg. L. Schratt und W. Gutermann; 2n = 36
- Ju, "nat. lect.", HB Ljubljana 1983; 2n = 36

- Ju, Slowenien: Dolenjsko, Posavsko hribovje, Zasavje, oberes Sapota-Tal unter Zg. Jelenje (4 km SE Polšnik), 650 m, Kalkmagerwiese, (9956/1), 1.6.1981, leg. L. Schratt und W. Gutermann; **2n = 36**
- Ju, Slowenien: Gorenjsko, Kamniške Alpe: Krvavec, von der Bergstation über die SW- und S-Hänge zum Gipfel, 1460-1800 m, Kalkrasen, (9753/1), 8.6.1981, leg. L. Schratt und W. Gutermann; **2n = 36**
- Ju, Slowenien: Tal zwischen Radeče und Scharfenberg [Svibno], Kalkschutt am Bachufer, (9956/2), April 1978, leg. A. Polatschek; **2n = 36**
- Au, Kärnten: SE-Kärnten, Burgstallkogel bei Lavamünd, Pinetum sylvestris am Wege zur Kalvarienbergkirche, Kalk, (9355/4), 10.5.1974, leg. G.H. Leute (KL)
- Au, Kärnten: Klagenfurter Becken, St.Pauler Berge, S-Hang des Martinikogels (3 km SSW St.Paul im Lavanttal), 630-720 m, Magerwiesen über Kalk, (9355/2), 7.6.1980, leg. W. Gutermann
- Au, Kärnten: Petzen, W-Hang der Krischa, zwischen Kalkfelsen, 1600 m, (9454/4), 1968, leg. W. Titz; **2n = 36**
- Au, Kärnten: Hochobir, 2000 m, (9452/4), HB Klagenfurt 1972; **2n = 36**
- Au, Kärnten: Karawanken, Bodental, 1500 m, (9551/1), 1967, leg. M.A. Fischer; **2n = 36**
- Au, Kärnten: Karawanken, 1700 m, HB Klagenfurt 1968; **2n = 36**
- Ju, Slowenien: Mojstrana, Triglav, (9649/1), HB Hamburg 1972; **2n = 36**
- Ju, Slowenien: Julische Alpen, HB Liberec 1969; **2n = 36**
- Ju, Slowenien: Julische Alpen, HB Ljubljana 1971; **2n = 36**
- It, Friaul-Julisch Venetien: Predil, Hb Univ. Trieste 1977; **2n = 36**
(2n = 18)
- It, Friaul-Julisch Venetien: Passo del Predil, Cave del Predil, 1 km N Zinkbergwerk, 880 m, alpiner Rasen, (9547/1), 13.7.1985, leg. Ch. König; **2n = 36**
- It, Friaul-Julisch Venetien: Passo del Predil, 200 m unterhalb der Paßhöhe, 1150 m, Almwiese, (9547/3), 13.7.1985, leg. Ch. König; **2n = 36**
- It, Friaul-Julisch Venetien: SW Chiusaforte, 1 km SE Pezzet, am Torrente Raccolana, 460 m, Seitenbachmündung (Schlucht und Wasserfall), (9646/1), 13.7.1985, leg. Ch. König; **2n = 36**
- Au, Kärnten: Alluvionen der Gailitz (Schlitz) unmittelbar W der Werksanlagen von Arnoldstein, ca. 550 m, mit *Thlaspi rotundifolium* subsp. *cepaefolium*, (9448/1), 11.6.1984, leg. L. Schratt; **2n = 36**
- Au, Kärnten: Dobratsch, am unteren Einstieg zur Brunnleiten südlich des Höhenrain, Kalkschutthalden, ca. 1720 m, (9448/1), 11.7.1971, leg. W. Gutermann
- Au, Kärnten: Oberkärnten, Weißensee, flache Almwiese an der Ostseite des Sees, 930 m, (9246/4), 20.6.1981, leg. G. Pils; **2n = 36**
- Au, Osttirol: Nikolsdorf, Bahnkörper, (9243/2), 18.5.1981, leg. L. Schratt; **2n = 36**
- Au, Osttirol: Karnische Alpen, Erschbaumersattel bei Kartitsch, ca. 1800 m, humoser Kalkrohschutt am Bachufer, (9241/2), 11.9.1979, leg. A. Polatschek; **2n = 36**
- Au, Kärnten: Karnische Alpen, 1600 m, (9344/3?), HB Klagenfurt 1972; **2n = 36**
- It, Friaul-Julisch Venetien, Prov. Udine: Ampezzo, Passo Pura, HB Univ. Trieste 1977; **2n = 36**
(2n = 18)
- It, Friaul-Julisch Venetien, Prov. Udine: E Passo Pura (bei Ampezzo), an der Paßstraße, 1150 m, Schutthang, (9542/4), 13.7.1985, leg. Ch. König; **2n = 36**

- It, Friaul-Julisch Venetien, Prov. Udine: Passo Pura (bei Ampezzo), Paßhöhe, 1430 m, Alm-
wiese, (9542/3), 13.7.1985, leg. Ch. König; 2n = 36
- It, Friaul-Julisch Venetien, Prov. Pordenone: oberstes Val Cellina: Hochtal bei "Le Grave
di Gere" ca. 6.5 km NO Clàut, 960-1000 m, Roh-Schutt, (9741/2), 1.7.1981, leg.
W. Gutermann; 2n = 36
- It, Friaul-Julisch Venetien, Prov. Pordenone: Flußbett des Torrente Cellina, zwischen Vivaro
und San Foca (8 km N Cordenòns), 145 m, Halbtrockenrasen, (9942/1), 29.6.1981, leg.
W. Gutermann; 2n = 36
- It, Veneto, Prov. Belluno: Dolomiten, S Tre Cime ("Drei Zinnen"), 200-1500 m S des Rifugio
Auronzo, 2400 m, (9339/4), 22.8.1982, leg. Ch. König; 2n = 36
- It, Dolomiten, 2100 m, HB Klagenfurt 1968; 2n = 36
- It, Südtirol: Dolomiten, Sexten, HB Univ. Düsseldorf 1971; 2n = 36
- It, Trentino: Passo Rolle, (9736/2), HB Univ. Trieste 1977; 2n = 36
- It, Veneto, Prov. Belluno: Vette di Feltre, (9837/3?), HB Univ. Trieste 1977; 2n = 36
- It, Veneto: Verona, Vestenanuova, Magerrasen, (0433/1), HB Jamiloux (Belgien)
1972; 2n = 36
- It, Veneto: Verona, Vestenavecchia, ca. 600 m, feuchtes Waldstück, (0433/1), HB Jamiloux
(Belgien) 1976; 2n = 36
- It, Südtirol: SW Kaltern, Monte Roën, 500 m S "Roënhütte", ca. 1850 m, (9633/1), 24.8.1982,
leg. Ch. König; 2n = 36
- It, Südtirol: SW Kaltern, im Gipfelbereich des Monte Roën, 2100 m, (9633/1), 24.8.1982, leg.
Ch. König; 2n = 36
- It, Südtirol: zwischen Kaltern und Montiggl, 450 m, trockene Wegböschung, Bozener Quarz-
porphyr, (9533/4), 4.5.1978, leg. A. Polatschek; 2n = 36
- It, Lombardei, Prov. Bergamo: zwischen Giogo della Presolana und Pizzo della Presolana,
1500-1700 m, lichter Fichten-Lärchen-Buchenwald, (0026/4), 2.7.1983, leg. Ch. König; 2n = 36
- It, Lombardei, Prov. Bergamo: zwischen Giogo della Presolana und Pizzo della Presolana,
1700-1900 m, alpine Rasen, 2.7.1983, (0026/3), leg. Ch. König; 2n = 36
- It, Lombardei, Prov. Bergamo: Bergamasker Alpen, ostexponierte Steilabbrüche am NW-
Ufer des Iseosees bei Castro, ca. 2 km SW Lóvere, ca. 190 m, (0126/3), 30.5.1975, leg.
J. Hafellner; 2n = 36
- It, Lombardei, Prov. Como: von Moggio (NE Lecco) ca. 2 km Richtung Taleggio, 950 m, auf
Felsbruch (nach Abbruch für Bauarbeiten), (0022/4), 30.6.1983, leg. Ch. König; 2n = 36
- He, Unterwalden: Trübsee, HB Univ. Basel 1979; 2n = 36
- He, Unterwalden: Gerschnialp, HB Univ. Basel 1979; 2n = 36
- He, Tessin: Airolo, HB Univ. Zürich 1967; 2n = 36
- He, Valais: Alpes lémaniennes, Sion, au Sanetsch, étage alpin, 2300 m, rochers calcaires, HB
La Jaysinia, Samoëns 1971; 2n = 36
- He, Valais: Saas-Fee, HB Univ. Basel 1979; 2n = 36
- He, Valais: Arolla, La Forclaz, HB Univ. Neuchâtel 1976; 2n = 36
- He, Valais: Dixence, 2200 m, HB Genève 1971; 2n = 36
- He, Valais: sur Gd. Dixence, châlet de barrage, 2400 m, HB Genève 1980; 2n = 36
- He, Valais: Salanfe, 1950 m, HB Genève 1971; 2n = 36
- He, Valais: Region Dents-du-Midi, Salanfe, 1870 m, HB Genève 1979; 2n = 36

He, Valais: Salanfe, 1880 m, HB Genève 1980;	2n = 36
He, Valais: Vernayaz, 470 m, HB Univ. Lausanne 1971;	2n = 36
Ga, Haute-Savoie: 1550 m, HB La Jaysinia, Samoëns 1967;	2n = 36
Ga, Haute-Savoie: 2000 m, HB La Jaysinia, Samoëns 1969;	2n = 36
Ga, Haute-Savoie: N-Alpes, Bornes [= Fluß], Aravis, 1450 m, HB La Jaysinia, Samoëns 1980;	2n = 36
He, Valais: sur Orsières, 1400 m, HB Champex 1979;	2n = 36
He, Valais: sur Bourg St. Pierre, 1900 m, HB Genève 1969;	2n = 36
He, Valais: Grand St. Bernhard, Bourg St. Pierre, 1590 m, HB Genève 1976;	2n = 36
He, Valais: sous Bourg St. Pierre, 1550 m, HB Genève 1980;	2n = 36
It, Valle d'Aosta: Entrèves, HB Dijon 1977;	2n = 36
It, Valle d'Aosta: Entrèves, HB Dijon 1979;	2n = 36
It, Valle d'Aosta: Région de Cogne (1), HB Neuchâtel 1979;	2n = 36
It, Valle d'Aosta: Val de Cogne (2), HB Giardino Alpino Paradisia Cogne 1973;	2n = 36
It, Valle d'Aosta: Val de Cogne, Chavanis, 2150 m, HB Univ. Lausanne 1979;	2n = 36
It, Valle d'Aosta: Valnontey, 2000 m, HB Giardino Alpino Paradisia Cogne 1976;	2n = 36
It, Valle d'Aosta: Champlong, 1600 m, HB Giardino Alpino Paradisia Cogne 1979;	2n = 36
It, Valle d'Aosta: Pont, Valsavaranche, 1990 m, HB Giardino Alpino Paradisia Cogne 1977;	2n = 36
Ga, Savoie: Bonneval-sur-Arc, HB Dijon 1968;	2n = 36
Ga, Savoie: Regions préalpines calcaires, 2100 m, HB La Jaysinia Samoëns 1976;	2n = 36
Ga, Savoie: Pralognan, HB Univ. Liverpool 1973;	2n = 36
Ga, Hautes-Alpes: Lautaret, HB Jardin Alpin Lautaret 1979;	2n = 36
Ga, Hautes-Alpes: Region de Lautaret, HB Univ. Grenoble;	2n = 36
Ga, Hautes-Alpes: Col de Galibier, 2300 m, HB Guyancourt 1983;	2n = 36
Ga, Hautes-Alpes: Clavières, HB Dijon 1973;	2n = 36
Ga, Hautes-Alpes: Le Roux, 1600 m, basische Trockenwiese, HB Paris 1976;	2n = 36
Ga, Hautes-Alpes: Fontgillarde, HB Univ. Liège 1976;	2n = 36
It, Piemont: Alpi Cozie, Avigliana Moncuni, 470 m, zona submontana e montana, HB San Bernardino di Trana 1977;	2n = 36
Ga, Basses-Alpes: Col de la Cayolle (1), 1900 m, HB Guyancourt 1983;	2n = 36
Ga, Basses-Alpes: Col de la Cayolle (2), HB Univ. Basel 1973;	2n = 36
It, Piemont: Alpi Marittime, Punta Buffa, S Limone, ca. 1550 m, Silikat, offene Schiefer, subalpine Rasen, 1972, leg. W. Titz;	2n = 36
It, Piemont: Alpi Marittime, Monte Alpetta N-Hang S Limone, bei Maire Buffe, 1600 m, offener, flachgründiger Rasen, über Silikat-Schiefer, 1972, leg. W. Titz;	2n = 36
It, Piemont: Alpi Marittime, Limone, SW-Hang oberhalb Limonetto, ca. 1500 m, kalkarmer Schutt-Felshang, 5.6.1980, leg. A. Polatschek;	2n = 36
It, Ligurien: Carnino di Briga Alta, 1397 m, HB Univ. Genova 1972;	2n = 36
It, Ligurien: Monte Ceppo, 1450 m, HB Genova 1980;	2n = 36

Apenninen- und Balkanhalbinsel

- It, Ligurien: Savona, Faie di Varazze, 400 m, HB Genova 1971; 2n = 36
- It, Abruzzo: Maiella, Feingerölle im Stau von Felsen, ca. 1500 m, 1969, leg. Fürnkranz; 2n = 36
- Ju, Kroatien (Hrvatska): Velebit, Mala Paklenica NE Seline, Schluchttal, N- bis W-exponierte Kalkfelswände, 300-500 m, 21.4.1979, leg. P. Englnaier; 2n = 36
- Ju, Hercegovina: Rakitnica, HB Sarajevo 1967; 2n = 36
- Ju, Montenegro (Crna Gora): Durmitor-Gebirge, nahe S Zabljak, beweidete Alpenmatte zwischen Kalkfelsen, 1450 m, Kalk, 1.7.1981, leg. A. Polatschek; 2n = 36
- Rm, Distr. Neamț, Masivul Ceahlău, HB Univ. Bucuresti 1980; 2n = 36

***B. laevigata* aus Südwestfrankreich und Spanien**

- Ga, Cantal: bei Aurillac, Puy Mary, Brèche de Roland, 1500 m, Silikatfelsen, 28.7.1954, leg. Merxmüller
- Ga, Aveyron: Plateau Central, Causse, Föhrenwald oberhalb Peyreleau, Nordhang, ca. 450 m, 2.6.1973, leg. E. Landolt
- Ga, Aude: Corbières, Quillan, Gorges de Pierre-Lys, calizas bloques y rellanos con anuales, 27.5.1980, leg. P. Montserrat; 2n = 24 ± 2
- Ga, Aude: Gorges de St. Georges S Axat, ca. 450 m, im offenen Kalkschutt, 18.5.1976, leg. A. Polatschek; 2n = 24 ± 2
- Ga, Pyrénées-Orientales: [S Mont-Louis,] Cambre d'Aze: SW-Flanken über "Ref. de Orry de Baix" im Val d'Eyne, 2200-2400 m, 4.8.1970, leg. D. Ernet und W. Gutermann
- Hs, Prov. Huesca: Pyrenäen, nahe E Pont de Suert, mergelige Straßenböschung, 9.6.1977, leg. A. Polatschek; 2n = 18
- Hs, Prov. Huesca: gleritas subida por parte W Guara (1), 1570 m, 6.8.1968, leg. P. Montserrat
- Hs, Prov. Huesca: Guara oriental (2), hasta neverito umbria Cdo. gleras ± tijadas pasto muy pedregoso, 1500-1760 m, 11.7.1974, leg. P. Montserrat
- Hs, Prov. Huesca: Oroel (1), al E. de Faixa Paco, 1630 m, 1.9.1970, leg. P. Montserrat; 2n = 18
- Hs, Prov. Huesca: Oroel (2), Juno camino, Umbria, 1510 m, 7.7.1970, leg. P. Montserrat
- Hs, Prov. Huesca: Aguas Limpias, Monte Sobas, matorral sub alpino típico, 21.7.1972, leg. P. Montserrat
- Hs, Prov. Huesca: Hecho, Clio de Acher (1), glera soleada, piedra caliza dura, al SW Portillo, ca. 2150-2200 m, 23.7.1974, leg. P. Montserrat
- Hs, Prov. Huesca: Hecho, Clio de Acher (2), emubes pedregosas - N y pequeños neveros, 2230-2300 m, 23.7.1974, leg. P. Montserrat
- Ga, Hautes-Pyrénées, Vallée d'Ossau, 1800 m, HB Mus. Hist. Nat. Paris 1973; 2n = 18
- Hs, Prov. Navarra: Rio Urrobi, cantil margen izda rio junto carretera, cerca de Orbaiz, 8.6.1971, leg. P. Montserrat
- Hs, Prov. Navarra: Lapoblación, Pto. de Altea, 1010-1020 m, 9.6.1975, leg. P. Montserrat
- Hs, Prov. Alava: N Vitoria, Sierra de Gorbea, Aldamin, ca. 1350 m, auf Kalkfelsbändern, 20.6.1977, leg. A. Polatschek; 2n = 36
- Hs, Prov. Santander: Picos de Europa, zwischen Mirador [Balcon] del Cable und Horcadina de Covarrobres, ca. 1950 m, flachgründiger Kalk, 16.6.1977, leg. A. Polatschek; 2n = 54

- Hs, Prov. Santander: Puerto de San Glorio, im obersten Deva Tal SW Potes, 1600 m, an Felsen (Kalk?), 13.6.1977, leg. A. Polatschek; **2n = 54**
- Hs, Prov. Salamanca: junto carret a Valladolid carea de los campos carrascal de La Orbada, 850 m, 20.6.1974, leg. P. Montserrat

"*B. coronopifolia*"

- It, Toscana: Maremma, Monte Argentario: am Weg il Telegrafo - Conv. Frat. Pass., ca. 500 m, Kalkschutt und Rotlehm am Waldrand, 1.6.1980, leg. A. Polatschek; **2n = 36**
- It, Toscana: Isola d'Elba, Gipfel des Mte Cappare, zwischen Granitblöcken, 1010 m, 19.7.1977, leg. G. Leute; **2n = 18**
- It, Toscana: Pisa, S. Piero a Grado, HB Univ. Pisa 1980; **2n = 18**
- It, Toscana: Alpi Apuane, Pian della Fioba, 950 m, HB Pisa 1983; **2n = 18**
- Ga, Vaucluse: Mont Ventoux, HB Univ. Paris-Grignan 1979; **2n = 18**
- Ga, Haute-Loire: Puy-de-Dôme, Lempedes, HB Univ. Liège 1982; **2n = 18**
- Ga, Hérault, nahe St. Martin-de-Londres, ca. 200 m, zwischen Kalkfelsen an etwas tiefgründigeren Stellen, 2.6.1976, leg. A. Polatschek; **2n = 18**
- Ga, Hérault, Clapier, Garrigues, HB Univ. Montpellier 1969; **2n = 18**
- Ga, Pyrenénées-Orientales, Mont Louis, 1400 m, 24.7.1948, leg. C. Didier

3. Karyologische Ergebnisse

3.1. Chromosomenzählungen

Die Ergebnisse meiner Chromosomenzählungen sind zusammen mit einer Auflistung der Herkünfte aller untersuchten Populationen im Kapitel 2.6. zusammengestellt, Abbildung 2 zeigt die geographische Verteilung der festgestellten Ploidiestufen. Für **205 Populationen** wurde an jeweils 1-10 Pflanzen (je nach Verfügbarkeit des Materials und je nach Fragestellung) die Chromosomenzahl festgestellt.

3.1.1. Die geographische Verteilung der Ploidiestufen

Die **diploiden (2n = 18)** Vertreter der *B. laevigata* s.l. stammen aus dem Böhmischem Mittelgebirge, aus den Karpaten, auf österreichischem Gebiet aus dem nördlichen Weinviertel, der Wachau, dem Nieder- und Oberösterreichischen Alpenvorland, den Steirisch-Niederösterreichischen Kalkalpen und aus der Umgebung von Bernstein im südlichen Burgenland. Einige diploide *B. laevigata*-Populationen wurden für die Pyrenäen nachgewiesen. Andere Diploide aus der Toskana, von der Insel Elba, sowie aus dem französischen Zentralmassiv und aus Südfrankreich mit mehr oder weniger großer Ähnlichkeit zu *B. laevigata* werden vorläufig als *B. coronopifolia* bezeichnet.

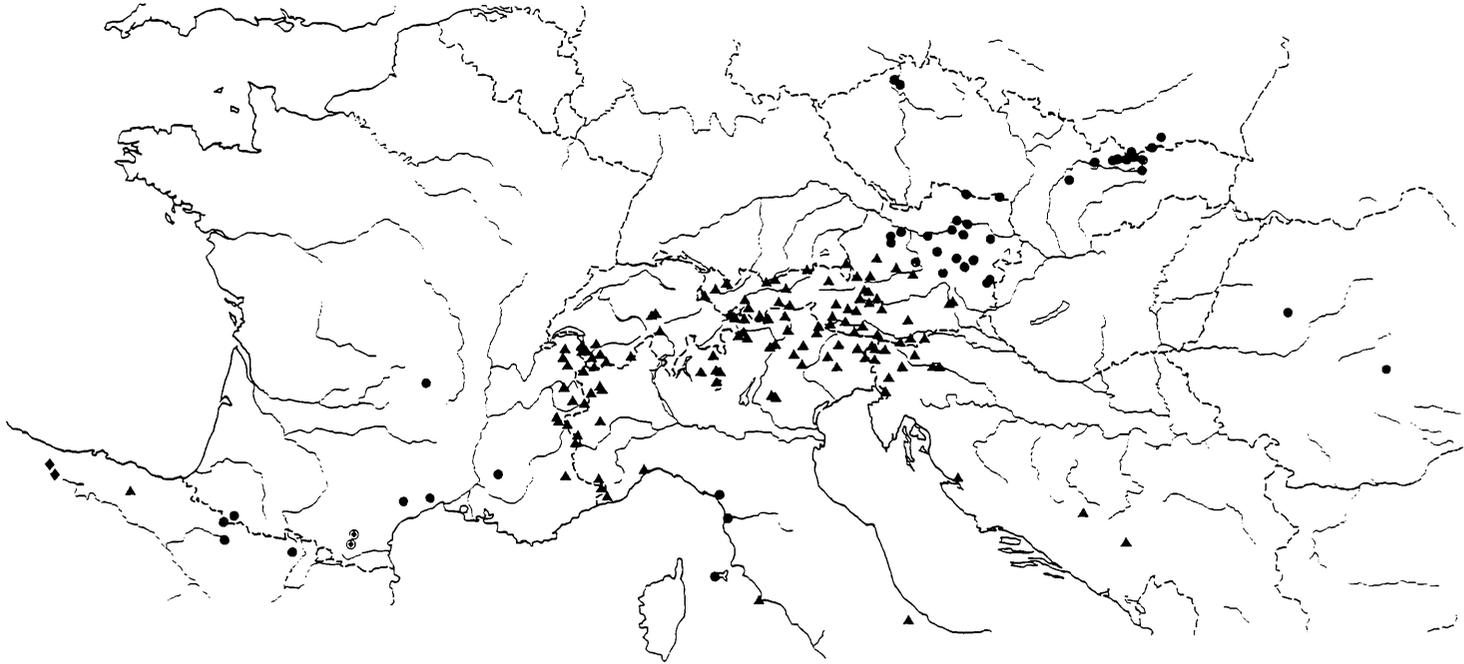


Abb. 2. Geographische Verteilung der Ploidiestufen von *B. laevigata* s.l. und "*B. coronopifolia*" in Mittel- und Südeuropa nach den im Rahmen der vorliegenden Untersuchung ermittelten Chromosomenzahlen.

● Diploide ($2n = 18$). ▲ Tetraploide ($2n = 36$). ◆ Hexaploide ($2n = 54$). ⊙ abweichende Chromosomenzahl ($2n = 24 \pm 2$).

Der Großteil der untersuchten Diploiden wächst in der kollinen und montanen Stufe. Zahlreiche Fundorte liegen jedoch in der subalpinen und alpinen Stufe. Dafür seien einige Beispiele genannt: aus den Steirisch-Niederösterreichischen Kalkalpen vom Schneeberg (1950 m) und vom Hochschwab (1720 m), aus der Hohen Tatra von der Wielka Swistówka (ca. 1700 m) und Tomanová dolina (1450 m) sowie vom Cambre d'Aze (2400 m) in den Ostpyrenäen und von Castillo de Acher (2300 m) in den Zentralpyrenäen.

Die **tetraploiden** ($2n=36$) Vertreter der *B. laevigata* s.l. stammen mit wenigen Ausnahmen aus den Alpen, Einzelpopulationen mit $2n=36$ wurden auch in den Ostkarpaten, in den Dinarischen Gebirgen, in den Abruzzen und im Kantabrischen Gebirge nachgewiesen. Auch für einen Vertreter der vorläufig als *B. coronopifolia* bezeichneten Sippe vom Monte Argentario in der Toskana konnte die Chromosomenzahl $2n=36\pm 2$ ermittelt werden. Der überwiegende Teil der untersuchten Tetraploiden besiedelt die subalpine und alpine Stufe, so z. B. in den Loferer Steinbergen in Salzburg (bis 2500 m), auf den Drei Zinnen in den Dolomiten (2400 m), am Col de Galibier in Savoie (2300 m) und außerhalb der Alpen im Durmitor-Gebirge in Montenegro (1450 m), in den Abruzzen (1500 m) und in der Sierra de Gorbea im Kantabrischen Gebirge (1350 m). Andererseits findet man die Tetraploiden aber auch in der montanen und submontanen Stufe. Dafür seien wieder nur einige Beispiele genannt: Glanegg bei Salzburg (440 m), an der Steyr bei Hinterstoder in Oberösterreich (ca. 580 m), Jungfernsprung bei Graz (545 m), bei Pezzeit in Friaul (460 m), Vestenavecchia bei Verona (600 m) und bei Savona an der Ligurischen Küste (400 m).

Außer den zahlreichen Befunden mit diploider und tetraploider Chromosomenzahl konnten zwei **hexaploide** ($2n=54$) *B. laevigata*-Pflanzen aus dem Kantabrischen Gebirge, von den Picos de Europa (1950 m) und Puerto de San Glorio (1600 m) gezählt werden. Dies bestätigt die Zählungen von MANTON (1934) aus demselben Gebiet. Von beiden Fundorten gibt es leider nur Feldfixierungen (ohne Meiosestadien) und Herbarbelege im blühenden Zustand, daher war keine Kultur im Versuchsgarten möglich.

Bei zwei ca. 50 km voneinander entfernten Populationen aus dem Aude-Tal in Südfrankreich wurde die Chromosomenzahl $2n=24\pm 2$ (siehe 3.1.6.) festgestellt. Ein Beleg samt Feldfixierung stammt aus der Schlucht südlich von Axat. Im anderen Fall wurden Samen von einem

Herbarbeleg aus der Schlucht südlich von Quillan abgenommen und zur Keimung gebracht. Allerdings resultierte daraus nur eine Pflanze, die im Versuchsgarten kultiviert wurde und im zweiten Jahr abstarb.

Es ist bemerkenswert, daß keine Überschneidungsbereiche zwischen den Verbreitungsgebieten der Diploiden und jenen der Tetraploiden gefunden wurden (mit ganz wenige Ausnahmen, die sich jedoch nur auf Einzelpflanzen bezogen, siehe 3.1.4.). Das könnte allerdings auch auf die nicht allzugroße Dichte der Aufsammlungen zurückzuführen sein. Daß sich die tetraploiden und diploiden Sippen räumlich sehr nahe kommen können, zeigen BRESINSKY und GRAU (1970) mit ihren Untersuchungen im Bayerischen Alpenvorland, vor allem entlang des Lechs. Sie finden Tetraploide im (jüngeren) Überflutungsbereich des Flusses und Diploide auf den vom Fluß weiter entfernten (älteren) Schotterterrassen. Daraus schließt BRESINSKY (1983), daß die Tetraploiden eine flußabwärts gerichtete Ausbreitungstendenz zeigen, während die Diploiden in der Lechebene flußaufwärts eingewandert sind.

In Österreich verläuft die Grenze zwischen den beiden Ploidiestufen nach den vorliegenden Ergebnissen jedenfalls quer durch die Oberösterreichischen und die Steirischen Kalkalpen. Die beiden einander am nächsten liegenden diploiden und tetraploiden Populationen stammen aus der Steiermark: aus St.Gallen im Ennstal ($2n=18$) und vom Kalbinggatterl bei Admont ($2n=36$).

Im großen und ganzen passen die ermittelten Chromosomenzahlen recht gut zu den nicht allzu zahlreichen Zählungen für *B. laevigata* aus der Literatur. Es gibt jedoch einige Widersprüche. MANTON präsentierte in ihrer Arbeit aus 1934 eine Karte von Europa, in die sie mit Nummern die von ihr gezählten 12 Populationen einzeichnete. Darüberhinaus trug sie etwa 120 Punkte ein, die als "all forms known to be tetraploid" bezeichnet sind. Offensichtlich diente ihr dazu die Verbreitungskarte von MACHATSCHKI-LAURICH (1926) als Vorlage. Für die dort als *B. laevigata* subsp. *laevigata* eingezeichneten Herkünfte nahm MANTON anscheinend automatisch die Chromosomenzahl $2n=36$ an. In MANTONs Verbreitungskarte findet man außerdem einige Kreuze, die als nicht untersucht, aber wahrscheinlich tetraploid ("forms not investigated but probably tetraploid") bezeichnet wurden. Analog ging sie auch bei den Diploiden vor. Diese mißverständliche Ausdrucksweise führte dazu, daß diese nur "vermutlich tetraploiden bzw. diploiden" von einigen Autoren als nachgewiesene Chromosomenzahlen geführt werden (DOBRZAŃSKA 1955, PENIAŠTEKOVÁ 1987).

MANTON (1934) kam mit ihrer Einschätzung den wahren Verhältnissen recht nahe, mit Ausnahme der Grenzbereiche zwischen den Ploidiestufen: zum Beispiel reichen in ihrer Karte die Diploiden bis ins obere Ennstal, und Tetraploide sind auch nordöstlich vom Schneeberg eingezeichnet. Dies wird durch die hier vorgelegten Ergebnisse widerlegt.

Weiters ist interessant, daß die vorliegenden Zählungen die Annahme von MANTON (1937) bestätigen, daß keine diploiden *B. laevigata*-Sippen in Italien vorkommen. Das gleiche gilt für Jugoslawien. Somit gibt es keine Befunde für diploide *B. laevigata* südlich der Alpen². Es muß jedoch nochmals betont werden, daß die Fundorte in den betreffenden Gebieten nicht allzu dicht liegen. Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen steht die diploide Chromosomenzahl $2n=18$, die LANDOLT in HESS et al. (1970) für eine "*B. tirolensis*" vom Resegone in den Bergamasker Alpen angibt. Bei meinen eigenen Zählungen für einige Populationen aus den Bergamasker Alpen waren jedoch alle Pflanzen tetraploid. DELAY (1971) gibt $2n=18$ für eine *B. laevigata* subsp. *longifolia* vom Lac du Mt. Cenis, nahe der französisch-italienischen Grenze an und legt dazu gute Fotos der Meiose mit 9 Bivalenten vor. Möglicherweise handelt es sich bei diesen Befunden um Chromosomenzahlen von abweichenden Einzelpflanzen, wie sie auch in meinem Untersuchungsmaterial zu finden waren (siehe 3.1.4.).

3.1.2. Untersuchung von vegetativen Meristemen

Die Chromosomen der *B. laevigata* sind in der mitotischen Metaphase ungefähr $1.3 - 2.4 \mu\text{m}$ groß. Auch die Kerne sind sehr klein: Metaphasekerne der Diploiden decken ungefähr $6 \mu\text{m}^2$, die der Tetraploiden ca. $10 \mu\text{m}^2$. In der Interphase sind zahlreiche sehr große Chromozentren zu erkennen, was für einen relativ hohen Heterochromatinanteil spricht. Dies wird auch durch einige Versuche zur GIEMSA-C-Bänderung bestätigt. Die Ergebnisse sind aber nicht klar genug, um hier präsentiert zu werden; weitere Untersuchungen zu dieser Fragestellung sind geplant.

2 Dieser Befund deckt sich auch mit den Chromosomenzählungen von RAFFAELLI und FIESOLI (1993) für die Toskana.

Auf Grund der geringen Größe der Chromosomen ist die exakte Feststellung ihrer Zahl in der Mitose zum Teil recht schwierig. Dies gilt insbesondere für Zählungen an Feldfixierungen. Daher können gelegentlich auftretende leichte Abweichungen von der Grundzahl um 1-2 Chromosomen nicht ausgeschlossen werden. Regelmäßig auftretenden Abweichungen wurden jedoch nicht festgestellt. Damit können die Beobachtungen von MANTON (1934, 1937) und von OLOWOKUDEJO und HEYWOOD (1984), die bei der tetraploiden *B. laevigata* unter den untersuchten Pflanzen jeweils einer Population immer wieder Individuen mit abweichenden Chromosomenzahlen ($2n=34, 35$ oder 37) fanden, nicht bestätigt werden. Jedoch betonte auch TITZ (1965), der für vier Populationen aus den Ostalpen die tetraploide Chromosomenzahl feststellte, daß er keine aneuploiden Zahlen beobachtet hat. SCHÖNFELDER (1968b) und BRESINSKY und GRAU (1970) geben für die von ihnen untersuchten tetraploiden Populationen ebenfalls nur die Zahl $2n=36$ an.

3.1.3. Untersuchung von Meiosestadien

Nach Möglichkeit wurde versucht, auch Meiosestadien zu präparieren, da bei ihnen die Chromosomenzahl, besonders bei Polyploiden, leichter festzustellen ist. Obwohl dabei keine ausführlichen Analysen des Paarungsverhaltens der Chromosomen gemacht wurden, konnten bis auf wenige Ausnahmefälle (siehe 3.1.4.) keine Meiosestörungen beobachtet werden. Insbesondere wurden bei den Tetraploiden nur Bivalente und keine Multivalente beobachtet (Abb. 3a). Dies steht im Gegensatz zu den Untersuchungen von MANTON (1937), die bei den 12 von ihr untersuchten tetraploiden *B. laevigata*-Populationen in der Meiose zwischen 2 und 9 Multivalente (meist Quadrivalente) fand. Ja sie schreibt sogar, daß sie "keine Zelle ohne Multivalent gesehen hat". Allerdings verwendete MANTON bei ihren Untersuchungen andere, für diese Fragestellung möglicherweise geeignetere Präparationsmethoden.

3.1.4. Abweichende Chromosomenzahlen

Unter den bei der Goldenen Stiege nächst Mödling gesammelten diploiden Individuen hatte eines die abweichende Chromosomenzahl $2n=18-36$. Von insgesamt 31 mitotische Metaphaseplatten wiesen mehr als die Hälfte 20-29 Chromosomen auf. Leider standen von dieser Pflanze keine Meiosestadien zur Verfügung.

Bei der Untersuchung von Meiosestadien wurden in zwei Fällen auffallende Abweichungen gefunden. Eine Pflanze aus den Munții Leaota in Rumänien weist in der Mitose regelmäßig $2n=18$ Chromosomen auf, hat aber eine gestörte Meiose. Anscheinend findet vor der Metaphase I überhaupt keine Chromosomenpaarung statt; jedenfalls sind keine Bivalente zu finden. Dann werden die 18 Chromosomen in der Anaphase I wohl mehr oder weniger zufällig auf die beiden bzw. vielleicht gleich auf mehrere Tochterkerne aufgeteilt. Es ergeben sich dabei Figuren mit $10+8$, $11+7$ sowie $9+5+2+2$ Chromosomen. Die Pollen-"Tetraden" sehen zum Teil normal aus, es gibt aber auch welche mit 5, 6 und 7 Zellen innerhalb einer Kallosewand. Dementsprechend findet man im späteren Stadium Pollenkörner in allen Größen, wobei sich aber die meisten - auch die sehr kleinen - gut mit KE anfärben. Daneben treten aber auch ganz kleine, ungefärbte Pollenkörner auf.

Bei einer aus Samenmaterial aus Bourg St. Pierre (in der Schweiz) gezogenen Pflanze wurden bei einigen Kernen in der Metaphase I außer der überwiegenden Anzahl von 18 Bivalenten auch 9, 10 und andererseits auch 20 Bivalente ermittelt. Eine Anaphase II wies eine Tetrade mit je 18 und 3 zusätzlichen dazwischenliegenden Chromosomen auf.

Unter den tetraploiden Pflanzen aus Predil und vom Passo Pura (beides in Friaul) erwies sich jeweils eine als **diploid**. Die betreffenden Pflanzen wurden im Versuchsgarten aus Samen kultiviert. Das Samenmaterial stammte vom Botanischen Garten der Universität Triest und wurde im Samenkatalog als "Wildherkünfte" bezeichnet. In beiden Fällen konnten außer Mitosen auch Meiosestadien mit 8 Bivalenten gefunden werden (Abb. 3b). Bei einer daraufhin durchgeführten Sammelfahrt in die beiden Gebiete wurde sehr viel Material fixiert und ausgewertet - alle gesammelten Pflanzen waren jedoch tetraploid (Abb. 3a). Ähnlich verhielt es sich auch bei von W. TITZ fixierten Pflanzen aus Sterzing (Südtirol). Unter den vier gesammelten Individuen befand sich ein **oktoploides** ($2n=72\pm 6$) (Abb. 3c), bei dem leider keine Meiosen zu finden waren. Bei einer neuerlichen umfangreichen Aufsammlung konnten wiederum nur tetraploide Pflanzen gefunden werden.

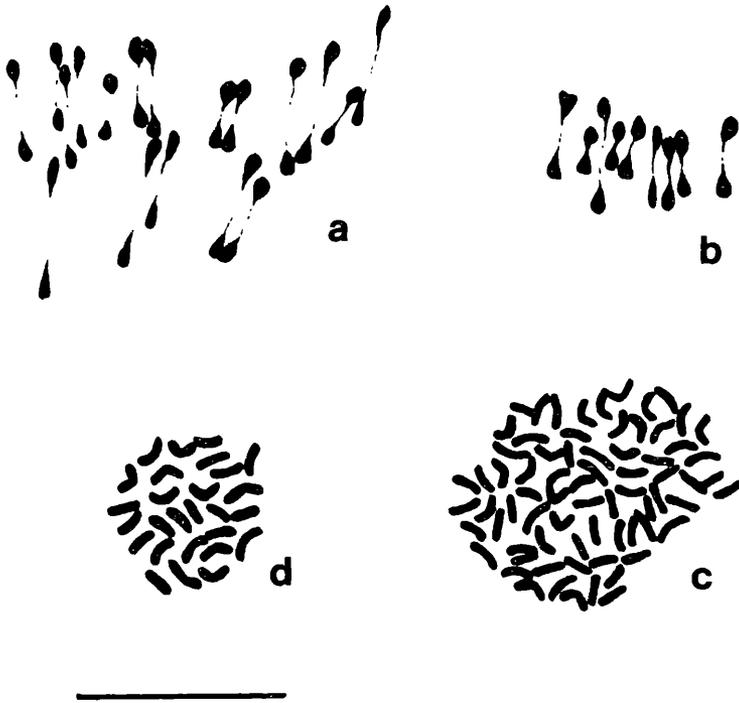


Abb. 3. Chromosomen von *B. laevigata* s.l. - **a, b:** Anaphase I (Pollenmeiose) zweier Pflanzen aus Predil in Friaul. **a:** Tetraploide, $n = 18$. **b:** Diploide, $n = 9$. - **c, d:** Metaphase (Mitose in Blütenknospen). **c:** Oktoploide Pflanze aus Sterzing in Südtirol, $2n = 72$. **d:** Triploider, künstlich erzeugter Hybride, $2n = 27$. Balken = $10 \mu\text{m}$.

3.1.5. Künstlich hergestellte Hybriden

Künstliche Triploide, insgesamt fünf Individuen, wurden durch die Kreuzung einer diploiden und einer tetraploiden Pflanze hergestellt (die Beschreibung der Versuchsanordnung folgt in Kapitel 4.). Die meisten gezählten mitotischen Metaphaseplatten weisen $2n=27$ Chromosomen auf (Abb. 3d), es gibt nur wenige mit 26 oder 28 Chromosomen. Die Meiose ist erwartungsgemäß gestört, es konnten aber keine Trivalente beobachtet werden (allerdings kann ihre Existenz auch nicht ausgeschlossen werden). Meist findet man 6 bis 10 Bivalente und entsprechend viele Univalente. Die Aufteilung in der Anaphase I erfolgt in den meisten Fällen in der Form $14+13$, was bedeutet, daß die Univalente nicht schon in der Anaphase I, sondern erst in der

Anaphase II aufgeteilt werden. Es kommen aber auch starke Abweichungen wie 12+10 oder 16+12 vor. Bei den **diploiden Hybriden** verläuft die Meiose normal, es werden regelmäßig 9 Bivalente gebildet.

3.1.6. Untersuchungen an den Pflanzen mit $2n = 24 \pm 2$

Bei den unter 3.1.1. beschriebenen Pflanzen aus der Nähe von Quillan bzw. Axat im Aude-Tal (Südfrankreich) wurden bei etwa 80 % der mitotischen Metaphaseplatten 24 Chromosomen gezählt, bei den restlichen 20 % kamen die Zahlen 22, 23 oder 25 vor. Die Meiose ist stark gestört: In der Metaphase I findet man eine unregelmäßige Zahl von Bivalenten und Univalenten. Gut zu beobachten ist die Metaphase II, in der die Chromosomen auffallend weit auseinander liegen (Abb. 4a). Meist sind Figuren mit 12+12 Chromosomen zu sehen, aber auch mit 13+12, 13+11, 15+10, 11+10 usw. Auch die Aufteilung bei der Entwicklung der Pollenkörner ist dementsprechend gestört. Um das Ausmaß dieser Störung beurteilen zu können, wurden von diesen Pflanzen und zum Vergleich auch von Individuen von anderen Herkünften Pollenkornmessungen (siehe 3.2.) durchgeführt.

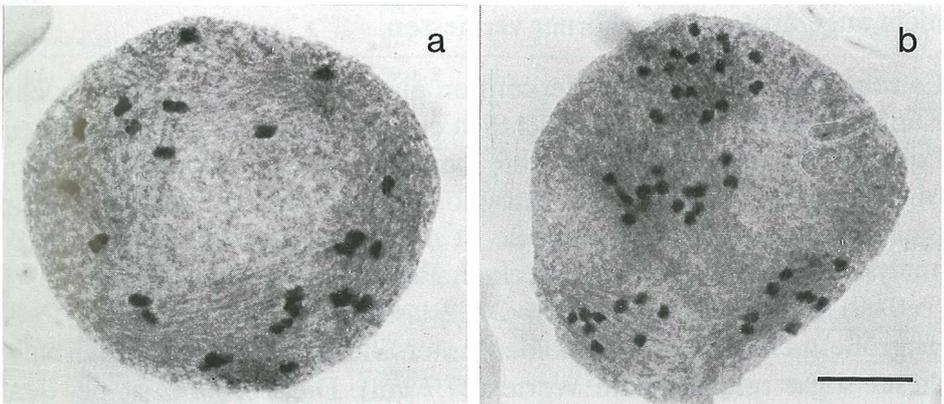


Abb. 4. Chromosomen von *B. laevigata* s.l. aus Axat in Südfrankreich, Pollenmeiose.
 - a: Pro-Metaphase II, $n = 12$. b: Telophase II, Aufteilung auf die Tetrade: 14 + 14 + 9 + 9 (?). Balken = 10 μm .

Die von der Grundzahl der *B. laevigata* s.l. abweichende Chromosomenzahl $2n=24\pm 2$ könnte innerhalb einer diploiden Population aus einer Befruchtung zwischen normalen und unreduzierten Gameten (also $2x+x=3x$) und anschließender Reduktion der Chromosomenzahl hervorgegangen sein. Die andere Möglichkeit einer Hybridisierung zwischen diploiden und tetraploiden Partnern ist unwahrscheinlicher. Nach den vorliegenden, für das betreffende Gebiet allerdings besonders spärlichen Zählungen kommen nämlich die nächsten Tetraploiden in östlicher Richtung erst in den französischen Alpen und in westlicher Richtung erst im Kantabrischen Gebirge vor!

3.2. Pollenkornmessungen

Außer den Pflanzen aus Axat und Quillan (Südfrankreich), die die Chromosomenzahl $2n=24\pm 2$ aufweisen, wurden zum Vergleich auch alle verfügbaren Individuen von *B. laevigata* aus den Pyrenäen und dem Kantabrischen Gebirge für Pollenmessungen herangezogen. Zum weiteren Vergleich wurden einige Pflanzen sowohl Diploide als auch Tetraploide - aus dem Alpenraum und den östlich angrenzenden Gebieten vermessen; außerdem noch die durch Kreuzung erzeugten triploiden Hybriden (siehe Kapitel 4. und 3.1.5.).

In Tabelle 1 sind die Ergebnisse der Pollenkornmessungen sowie der jeweils festgestellte Prozent-Anteil der fertilen Pollenkörner zusammengestellt. Es wurden die mit KE dunkelrot angefärbten sowie die nicht angefärbten Pollenkörner vermessen.

Es zeigt sich, daß bei den Herkünften aus den Pyrenäen und aus dem Kantabrischen Gebirge offensichtlich ein Zusammenhang zwischen der Pollengröße und der Ploidiestufe besteht: für die Diploiden ist der Mittelwert $30.2 \mu\text{m}$, für die Tetraploiden $36.4 \mu\text{m}$ und für die Hexaploiden $39.5 \mu\text{m}$. Die Pollengröße ist nach dem Ergebnis der Varianzanalyse jedenfalls bei den einzelnen Ploidiestufen sicher verschieden ($p < 0.001$). Die Pflanzen mit $2n=24\pm 2$ lassen sich hinsichtlich der Pollengröße nicht von den Diploiden unterscheiden, sie haben innerhalb dieser sogar relativ kleine Werte ($27.7 \mu\text{m}$). Die Fertilität ist bei den Pflanzen aus Axat und Quillan erwartungsgemäß niedrig, es ist allerdings auch eine Pflanze mit fast ungestörter Pollenfertilität darunter. Aber auch etliche andere diploide und vermeintlich diploide Pflanzen aus den südwesteuropäischen Populationen weisen einen relativ hohen Anteil von ungefärbtem, sterilen Pollen auf - bis zu 80 % bei einer

Tab. 1. Pollenkornmessungen. Größe der Pollenkörner (= Pk.) in μm , getrennt aufgelistet für "normal"-dunkelrot bzw. für nicht gefärbte Pk. (n = Anzahl der vermessenen Pk.). Verhältnis von fertilen zu sterilen Pk., ausgedrückt in % (du = dunkelrote Pk., he = hellrote Pk., ng = nicht gefärbte Pk.).

Herkunft	Ploidie- stufe	dunkelrote Pollenkörner				nicht gefärbte Pollenkörner				Verhältnis		
		\bar{x}	\pm	s	n	\bar{x}	\pm	s	n	du :	he :	ng
Ga, Axat 2n = 24 ± 2	3x ?	24.5 ± 2.5	20	23.4 ± 2.6	20	50 :	0 :	50				
		32.0 ± 2.4	30	20.9 ± 3.1	10	70 :	2 :	28				
		28.6 ± 1.9	20			>97 :		<3				
		26.5 ± 2.4	30	19.3 ± 3.7	10	52 :	31 :	17				
Ga, Quillan 2n = 24 ± 2	3x ?	28.6 ± 3.3	30	19.8 ± 5.2	10	58 :	24 :	18				
		24.5 ± 3.1	30	12.3 ± 6.5	10	28 :	70 :	2				
		Hs, Pont de Suert	2x	24.6 ± 1.8	30	22.0 ± 1.9	10	67 :	21 :	12		
				26.9 ± 1.5	20	22.9 ± 2.0	10	54 :	21 :	25		
Hs, Vallée d'Ossau	2x	27.7 ± 2.4	30	27.6 ± 4.2	10	50 :	10 :	40				
		31.8 ± 1.8	30			>97 :		<3				
Hs, Oroel (1), Faixa Paco	2x	30.9 ± 0.4	30	19.7 ± 2.5	20	22 :	8 :	70				
Hs, Oroel (3)	2x ?	30.3 ± 2.6	30	22.4 ± 6.4	3	>97 :		<3				
Hs, Castillo de Acher (2)	2x ?	34.2 ± 2.5	30	24.9 ± 2.8	10	52 :	3 :	45				
Hs, Guara (2)	2x ?	32.1 ± 2.0	30	22.9 ± 1.8	6	>97 :		<3				
Hs, Cambre d'Aze	2x ?	32.5 ± 1.8	30			>99 :		<1				
Hs, Sierra de Gorbea	4x	35.2 ± 2.6	30	36.1 ± 3.2	10	87 :	9 :	4				
		36.5 ± 2.7	30	32.0 ± 4.0	5	>95 :		<5				
Hs, Lapoblación	4x ?	37.4 ± 3.1	30	28.5 ± 3.3	10	72 :	16 :	12				
Hs, Picos de Europa	6x	39.0 ± 5.0	30	30.5 ± 0.9	5	75 :	18 :	7				
		39.2 ± 2.8	30	35.6 ± 2.5	3	>97 :		<3				
Hs, Puerto San Glorio	6x	41.0 ± 3.3	30	26.5 ± 6.7	7	85 :	3 :	12				
		38.9 ± 3.4	30	28.7 ± 3.7	5	79 :	9 :	12				
Au, Hochschwab (1)	2x	33.1 ± 2.2	30	23.7 ± 2.4	8	>97 :		<3				
Au, St.Gallen / Stmk.	2x	34.1 ± 2.6	30	22.2 ± 2.6	10	82 :	8 :	10				
Au, Schweinbarther B.	2x	32.9 ± 2.3	30	20.8 ± 2.9	5	>97 :		<3				
Au, Aggsbach (1)	2x	33.8 ± 2.1	20	23.9 ± 2.1	5	70 :	23 :	7				
Rm, Masivul Ceahlau	4x	34.0 ± 2.0	20	21.6 ± 0.0	2	>97 :		<3				
It, Reschensee	4x	33.6 ± 2.4	20	23.1 ± 1.1	5	>97 :		<3				
Ge, Münchner Ebene	4x	32.3 ± 3.4	20	24.8 ± 2.1	6	>97 :		<3				
Ga, Le Roux / H.-A.	4x	35.5 ± 2.4	20	29.2 ± 6.5	5	>97 :	- :	<3				
künstl. Hybride: 4x x 2x	3x	33.7 ± 1.9	20	20.4 ± 9.5	20	32 :	11 :	57				
	3x	33.3 ± 1.6	20	20.0 ± 2.3	20	30 :	13 :	57				
	3x	34.8 ± 2.9	20	19.6 ± 6.6	20	45 :	3 :	52				

Pflanze aus Faixa Paco aus den Zentralpyrenäen. Bei den Tetra- und Hexaploiden aus diesem Gebiet sind die Fertilitätsstörungen gering, nur 3-28 % des Pollens ist ungefärbt.

Ganz anders ist das Ergebnis bei den Herkünften aus den Alpen und den angrenzenden Gebieten. Für die Diploiden ist der Mittelwert der Pollenkorngröße $33.48 \mu\text{m}$, für die Tetraploiden $33.85 \mu\text{m}$. Die beiden Ploidiestufen unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Pollengröße nach dem t-Test nur schwach signifikant ($p = 0.0352$). Das ist aufgrund der festgestellten Unterschiede im DNA-Gehalt (siehe 3.3.2.) und in der Spaltöffnungslänge (siehe 7.1.) sehr verwunderlich. Die Fertilität ist nur in zwei Fällen etwas gestört, bei der Mehrzahl der Herkünfte ist sie fast ungestört. Es muß jedoch betont werden, daß die Untersuchung auf Grund ihres geringen Umfanges für die gesamte *B. laevigata* im Alpenraum nicht wirklich repräsentativ sein kann. Weitere Messungen zu dieser Fragestellung sind geplant.

Die künstlich hergestellten triploiden Hybriden haben eine mittlere Pollenkorngröße von $33.93 \mu\text{m}$. Ihre Fertilität ist erwartungsgemäß stark gestört. Über die Hälfte der Pollenkörner sind völlig ungefärbt und steril. Wenn man diese Werte mit den für die Pflanzen aus dem Aude-Tal mit $2n=24\pm 2$ vergleicht, so ist dort ein ähnliches Ausmaß der Sterilität zu beobachten. Trotzdem kann man daraus nicht unbedingt schließen, daß es sich hierbei um natürlich entstandene Triploide handelt, da auch bei anderen diploiden Herkünften in Südwesteuropa sehr starke Pollen-Fertilitätsstörungen zu beobachten sind.

3.3. Cytophotometrische Untersuchungen

Da sich die Chromosomenzahl in den drei Ploidiestufen insgesamt als sehr konstant erwies, stellte sich die Frage, ob auch der DNA-Gehalt so stabil ist, und in welchem Verhältnis er sich mit der Ploidiestufe ändert. Leider stand dafür kein Material von hexaploiden Pflanzen zur Verfügung.

3.3.1. Vergleich der Fixative Methanol-Eisessig und Formaldehyd:

Nach Befunden von GREILHUBER (1986, 1987) kann bei einer Fixierung mit Methanol-Eisessig die Feulgenfärbung des Chromatins und damit auch der ermittelte DNA-Gehalt dramatisch reduziert sein. Die Ursache dafür ist eine Reaktion von Zellinhaltsstoffen (Gerbstoffe, vor

allem Tannine) mit dem Cytoplasma und besonders mit dem Chromatin ("self-tanning"). Dies wurde vor allem an holzigen Pflanzen und einigen Gräsern nachgewiesen. Bei Verwendung von Formaldehyd als Fixativ tritt dieser Fehler nicht auf. Da diese Methode jedoch zeitaufwendiger ist, wurde für *B. laevigata* ein Vorversuch durchgeführt, um die Wahl des geeigneten Fixativs zu treffen.

Von zwei Herkünften (Spratzern bei St.Pölten und Aggsbach südlich der Wachau, beides in Niederösterreich) wurden Blütenknospen und dazu als Standard Wurzelspitzen von *Allium cepa* cv. Centennial sowohl mit ME als auch mit FA fixiert und nach der Feulgenmethode gefärbt. Die ermittelten Absorptionskurven (Abb. 5) stimmten sowohl für beide Fixierungs-Varianten als auch für *Allium* und *Biscutella* überein. Dabei wurde auch das Absorptionsmaximum bei 575 nm ermittelt. Diese Wellenlänge wurde in der Folge für die Transmissions-Messungen verwendet. Die errechneten DNA-Werte für beide Fixierungsvarianten (Tab. 2) zeigten mit dem t-Test keinen signifikanten Unterschied. Daher konnte für alle DNA-Messungen die (einfachere) Fixierungs-Methode mit **Methanol-Eisessig** angewendet werden.

Tab. 2. Vergleich der Fixative ME und FA in Bezug auf den DNA-Gehalt in pg (1C). n = Anzahl der vermessenen Kerne.

	Methanol-Eisessig				Formaldehyd				p
	\bar{x}	\pm	s	n	\bar{x}	\pm	s	n	
Spratzern	0.93	\pm	0.11	20	0.89	\pm	0.09	20	0.174
Aggsbach (1)	0.84	\pm	0.07	20	0.82	\pm	0.13	20	0.496

3.3.2. DNA-Gehalt von Diploiden und Tetraploiden

Es wurden 26 Pflanzen aus ebensovielen Populationen vermessen, wobei aus Zeitgründen eine Beschränkung auf 10-30 (meist 20 Kerne) pro Pflanze notwendig war. Diese Stichprobengröße ist für eine vergleichende cytophotometrische Untersuchung an der unteren Grenze

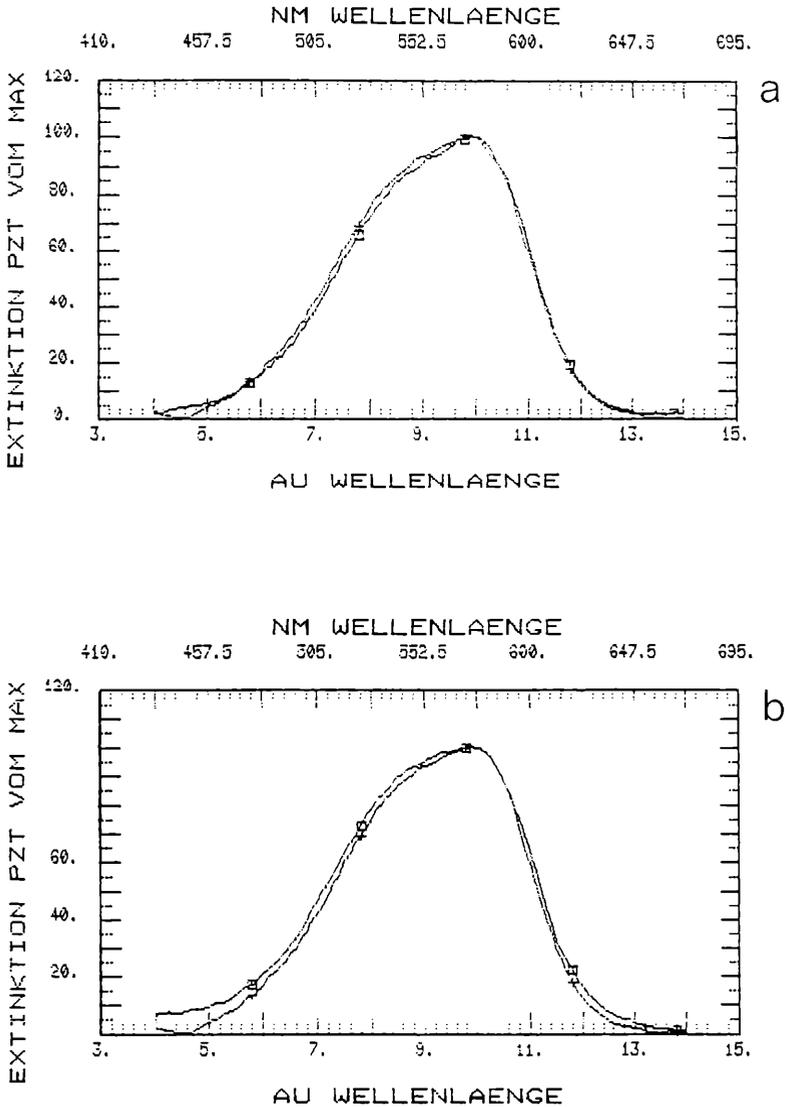


Abb. 5. Vergleich der Absorptionskurven nach unterschiedlicher Fixierung. *B. laevigata* (□) und *Allium cepa* (+). - a: Fixierung mit Formaldehyd (FA). - b: Fixierung mit Methanol-Eisessig (3:1) (ME). AU = arbitrary units.

der Zuverlässigkeit. Es sollte hauptsächlich die geographische Variation erfaßt werden; weitere, ausführlichere Untersuchungen sind geplant. Die ermittelten DNA-Gehalte sind in Tabelle 3 zusammengestellt.

Bei den **Diploiden** wurden 1C-Werte von 0.84 bis 1.12 pg DNA gemessen: das ergibt für die sechs Populationen einen Mittelwert von 0.99 ± 0.14 pg ($n=120$). Bei den **Tetraploiden** liegen die 1C-Werte zwischen 1.63 und 2.20 pg DNA, was für die insgesamt 20 Populationen einen Mittelwert von 1.87 ± 0.31 pg ($n=413$) ergibt. Der Variationskoeffizient, ein Maß für die relative Streuung, beträgt bei den Diploiden 14.1 %, bei den Tetraploiden 16.6 %. Für beide Ploidiestufen wurde jeweils getrennt eine Varianzanalyse durchgeführt. Das Ergebnis ($p < 0.001$ in beiden Fällen) zeigt innerhalb der diploiden sowie innerhalb der Tetraploiden jeweils einen hochsignifikanten Unterschied zwischen den einzelnen Populationen an.

Interessant ist die Tatsache, daß der Gesamtmittelwert der Tetraploiden mit 1.87 pg fast doppelt so groß ist (Faktor 1.89) wie der Mittelwert der Diploiden mit 0.99 pg.

Bei der Beurteilung der gefundenen Unterschiede im DNA-Gehalt innerhalb der Ploidiestufen können methodische Fehler als Ursache nicht ausgeschlossen werden. Wie schon erwähnt, ist die Anzahl der gemessenen Kerne pro Pflanze eher gering. Zudem sind die Kerne von *B. laevigata* außerordentlich klein, was die Genauigkeit der Messung herabsetzen kann.

In der Literatur gibt es zahlreiche Berichte über eine interspezifische und auch infraspezifische Variation im DNA-Gehalt. Als Beispiel seien hier nur die Arbeiten von PRICE et al. über *Microseris* aus den Jahren 1980 und 1981 genannt. Dagegen finden GREILHUBER und SPETA (1985) bei ihren umfangreichen Messungen in der *Scilla bifolia*-Gruppe sehr konstante DNA-Gehalte bei unterschiedlichen Populationen. Um diese Frage für *B. laevigata* zu klären, werden noch ausführlichere Untersuchungen notwendig sein.

Tab. 3. DNA-Gehalt in pg (1C-Wert), gemessen an mitotischen Pro-, Meta- und Telophase-Kernen. Vor den Fundorten steht das Kürzel für das Herkunftsland und (bei Österreich) für das Bundesland. n = Anzahl der vermessenen Kerne.

Herkunft	Ploidie- stufe	\bar{x}	\pm	s	n
Au, N, Mödling (2)	2x	1.12	\pm	0.10	20
Au, N, Spratzern bei St. Pölten	2x	0.93	\pm	0.11	20
Au, B, Bernstein	2x	1.02	\pm	0.16	20
Au, N, Dürnstein in der Wachau	2x	0.93	\pm	0.09	20
Au, N, Aggsbach (1) S der Wachau	2x	0.84	\pm	0.07	20
Au, N, Schweinbarther Berg	2x	1.08	\pm	0.10	20
Au, St, Admont	4x	1.68	\pm	0.24	26
Au, O, Höllengebirge	4x	2.15	\pm	0.29	20
Au, O, Hinterstoder	4x	1.82	\pm	0.26	20
Au, St, Dachstein	4x	1.63	\pm	0.34	17
Au, S, Fürstenbrunn bei Salzburg	4x	1.70	\pm	0.21	20
Au, S, Gnadental am Tauernpaß	4x	1.73	\pm	0.22	20
Au, S, Muhr im Lungau	4x	1.88	\pm	0.39	10
Au, K, Innerkrams	4x	2.05	\pm	0.22	20
Au, K, Arnoldstein	4x	2.17	\pm	0.23	20
Au, K, Weißensee	4x	2.20	\pm	0.17	10
Ju, HB-Ljubljana "in nat. lect."	4x	1.62	\pm	0.22	20
It, Friaul, Cläut	4x	2.16	\pm	0.25	20
It, Südtirol, Sterzing	4x	1.62	\pm	0.21	30
It, Lombardei, Moggio	4x	2.06	\pm	0.21	20
It, Ligurien, Monte Ceppo	4x	1.76	\pm	0.14	20
It, Valle d'Aosta, Pont, Valsavaranche	4x	2.04	\pm	0.42	20
It, Valle d'Aosta, Cogne (1)	4x	1.78	\pm	0.22	30
He, Valais, Orsières	4x	1.70	\pm	0.15	30
Ga, Haute-Savoie, Aravis	4x	2.14	\pm	0.20	20
Ga, B.-Alpes, Col de la Cayolle (1)	4x	1.85	\pm	0.16	20

4. Fertilitätsprüfung und Kreuzungen

Um die systematischen Zusammenhänge innerhalb der *B. laevigata*-Gruppe aufzuklären, führte MANTON (1937) zahlreiche Selbstfertilitätstests und Kreuzungsexperimente durch. Sie beschränkte sich dabei nicht auf die verschiedenen Ploidiestufen der *B. laevigata*, sondern bezog auch andere verwandte ausdauernde Arten aus Südfrankreich in die Untersuchungen ein: *B. divionensis*, *B. mediterranea*, *B. controversa*, *B. coronopifolia*, *B. lamottii* und *B. arvernensis*. Sie findet bei allen Sippen eine stark ausgeprägte Selbststerilität und eine hohe Fertilität zwischen den Kreuzungspartnern. Sie berichtet sogar vom spontanen Entstehen von triploiden Hybriden aus im Garten frei abblühenden Diploiden und Tetraploiden. Bei den diploiden Hybriden, sogar bei den interspezifischen, findet sie keinerlei Meiosestörungen; es werden nur Bivalente gebildet. Bei den triploiden Kreuzungsprodukten beobachtet MANTON das Auftreten von Trivalenten in der Meiose. Bei den pentaploiden findet sie Pentavalente und andere Multivalente.

Auch OLOWOKUDEJO und HEYWOOD (1984) haben die Fertilität verschiedener *Biscutella*-Arten untersucht. Dabei erwiesen sich alle untersuchten ausdauernden Arten, unter ihnen auch *B. laevigata*, als selbststeril. Dagegen befanden sich unter den einjährigen Arten zahlreiche selbstfertile, z. B. *B. didyma* und *B. lyrata*.

Um die Kreuzungsfertilität zwischen den einzelnen Sippen von *B. laevigata* auch selbst zu überprüfen, wurden einige exemplarische Versuche durchgeführt. Zuvor wurden Selbstbestäubungs-Tests an zahlreichen diploiden und tetraploiden *B. laevigata*-Individuen angestellt (siehe 2.2.). Dabei erwiesen sich die untersuchten Pflanzen als selbststeril. Anschließend wurden vier Kreuzungsversuche durchgeführt.

Die Kreuzungspartner stammten von folgenden Herkünften, die im folgenden mit der vorgestellten Nummer bezeichnet werden:

1 - Cs, Belanské Tatry (2), Belanská kopa	2n=18
2 - Po, Tatry, Hala Biale	2n=18
3 - Au, Niederösterreich, Mödling (2)	2n=18
4 - It, Valle d'Aosta, Pont / Valsavaranche	2n=36

Bildete sich ein Samenanatz, so wurden die Samen im nächsten Jahr im Garten angebaut. Erfolgte dabei keine Keimung, so wurde in einem zweiten Versuch eine Keimung unter kontrollierten Bedingungen im Klimaschrank versucht. Die daraus entstandenen **F1-Pflanzen** blühten frei ab. Es wurden Fixierungen von Blütenknospen und zum Teil von Wurzelspitzen angefertigt.

Die Samen, die sich auf den F1-Pflanzen entwickelten, wurden wieder angebaut, und von den **F2-Pflanzen** wurden wieder Blütenknospen und Wurzelspitzen fixiert.

Generation P	Generation F1		Generation F2	
	1.Samen- ansatz	1.Keimung & Blüte	2.Samen- ansatz	2.Keimung & Blüte
1-W × 2-M	5 Sa.	0 (2 Versuche)		
2-W × 1-M	12 Sa.	6 Pfl. (2n = 18)	17 Sa.	3 Pfl. (2n = 18)
3-W × 4-M	17 Sa.	5 Pfl. (2n = 18)	20 Sa.	5 Pfl. (2n = 18)
4-W × 3-M	22 Sa.	5 Pfl. (2n = 27)	6 Sa.	1 Pfl. (2n = 27 ± 3)

Wie aus der Zusammenstellung (W = weiblich, M = männlich) ersichtlich ist, kam es in allen Fällen zu einem Samenanatz. Die Samen der Kreuzung 1-W × 2-M keimten nicht mehr aus. Bei den anderen Versuchen konnte eine F2 herangezogen werden. Warum die Pflanzen aus der Kreuzung 3-W × 4-M diploid sind, konnte nicht geklärt werden. Ein Irrtum bei der Durchführung des Versuchs kann nicht ausgeschlossen werden.

Von den fünf **triploiden F1-Pflanzen** aus der Kreuzung 4-W × 3-M wiesen 3 eine Fasziation auf. Die triploiden Meiosen liefen offensichtlich relativ ungestört ab (siehe 3.1.5.). Im Gegensatz zu MANTON (1937) konnten keine Trivalente, sondern nur jeweils 1 bis 3 Univalente beobachtet werden. Der Samenanatz war sehr gering, die einzige **triploide F2-Pflanze** wuchs äußerst kümmerlich. Es konnte kein fertiler Samenanatz (nur leere Schötchen) festgestellt werden.

Die Hybriden standen morphologisch annähernd zwischen ihren Eltern. Da das Material einerseits nicht sehr umfangreich war und andererseits teilweise Wachstumsstörungen aufwies, wurde keine morphometrische Analyse durchgeführt.

Die eigenen Ergebnisse und vor allem die viel ausführlicheren Untersuchungen von MANTON (1937) zeigen, daß es kaum primäre genetische Kreuzungsbarrieren zwischen den untersuchten Sippen gibt, weder zwischen den einzelnen Unterarten von *B. laevigata* (auch mit unterschiedlicher Ploidiestufe) noch in Kombinationen mit nahe verwandten Arten (MANTON 1937).

5. Beschreibung der morphometrischen Datenmatrix

Die Aufnahme von 60 Merkmalen für 424 herbarisierte Pflanzen aus 201 Populationen, deren geographische Verbreitung in Abbildung 6 dargestellt ist, hat eine riesige Datenmatrix von 25440 Einzelwerten (BISCU1) ergeben. Über eine solche Menge von Einzelinformationen die Übersicht zu bewahren ist schwierig; ohne die modernen Möglichkeiten der EDV wäre es wohl kaum zu bewerkstelligen.

In einem ersten Schritt wurde mit Hilfe eines Programms aus der Original-Datenmatrix eine zweite (BISCU2) mit Mittelwerten für jede Population berechnet. Das ergab einerseits die Werte für eine "Durchschnittspflanze" aus jeder Population, andererseits waren nun in den meisten dieser so ermittelten Datensätze **gleichzeitig Blüten- und Fruchtmerkmale** enthalten. Bei der Erstellung der Originaldatei konnten naturgemäß von einem Großteil der Herbarbelege nur Blüten- **oder** Fruchtmerkmale erfaßt werden. Die daraus resultierenden "fehlenden Merkmalswerte" können bei der Auswertung mittels Diskriminanzanalyse ein Problem darstellen. Daher wird in einigen Fällen statt der Originaldatei BISCU1 die abgeleitete BISCU2 verwendet.

5.1. Verteilungsformen

Als nächster Schritt wurde die Verteilungsform aller Merkmale festgestellt. Die annähernde Normalverteilung aller verwendeten Merkmale ist eine Voraussetzung für die sinnvolle Anwendung der Diskriminanzanalyse, sodaß wenigstens eine univariate Prüfung vorgenommen wurde. Für alle quantitativen Merkmale wurde der Kolmogorov-Smirnov-Test auf Normalverteilung durchgeführt.

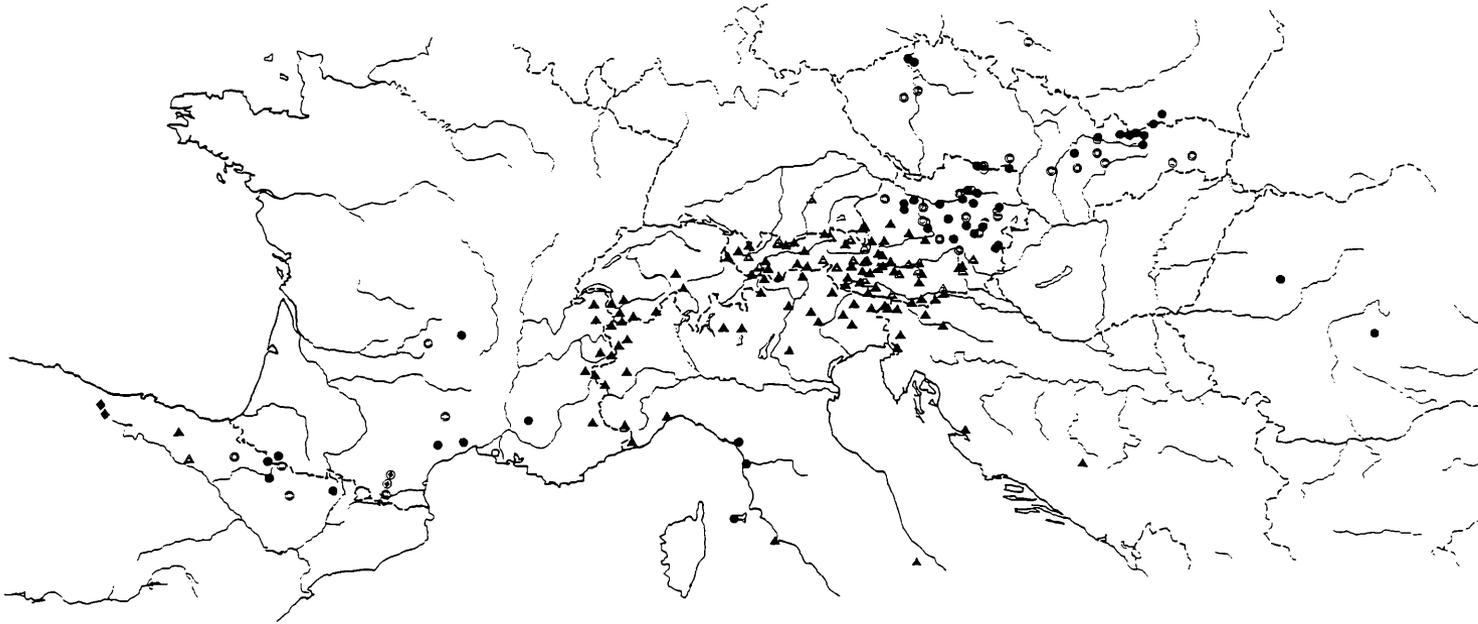


Abb. 6. Geographische Verbreitung der Populationen von *B. laevigata* s.l. und "*B. coronopifolia*" in Mittel- und Südeuropa, die für die morphometrischen Untersuchungen herangezogen wurden.

● Diploide ($2n = 18$). ○ vermutlich Diploide. ▲ vermutlich Tetraploide. ◆ Hexaploide ($2n = 54$).
◇ vermutlich Hexaploide. ⊕ abweichende Chromosomenzahl ($2n = 24 \pm 2$).

Die Testergebnisse zeigen, daß praktisch alle kontinuierlichen Merkmale normalverteilt sind, so zum Beispiel alle Längenmerkmale des Sprosses, der Blätter, der Blüten und Früchte sowie die Spaltöffnungs-länge. Zwei typische Verteilungsformen, von der oberen Breite des Grundblattes (M36) und der Sepalenlänge (M46) sollen dieses Ergebnis in Abbildung 7 illustrieren.

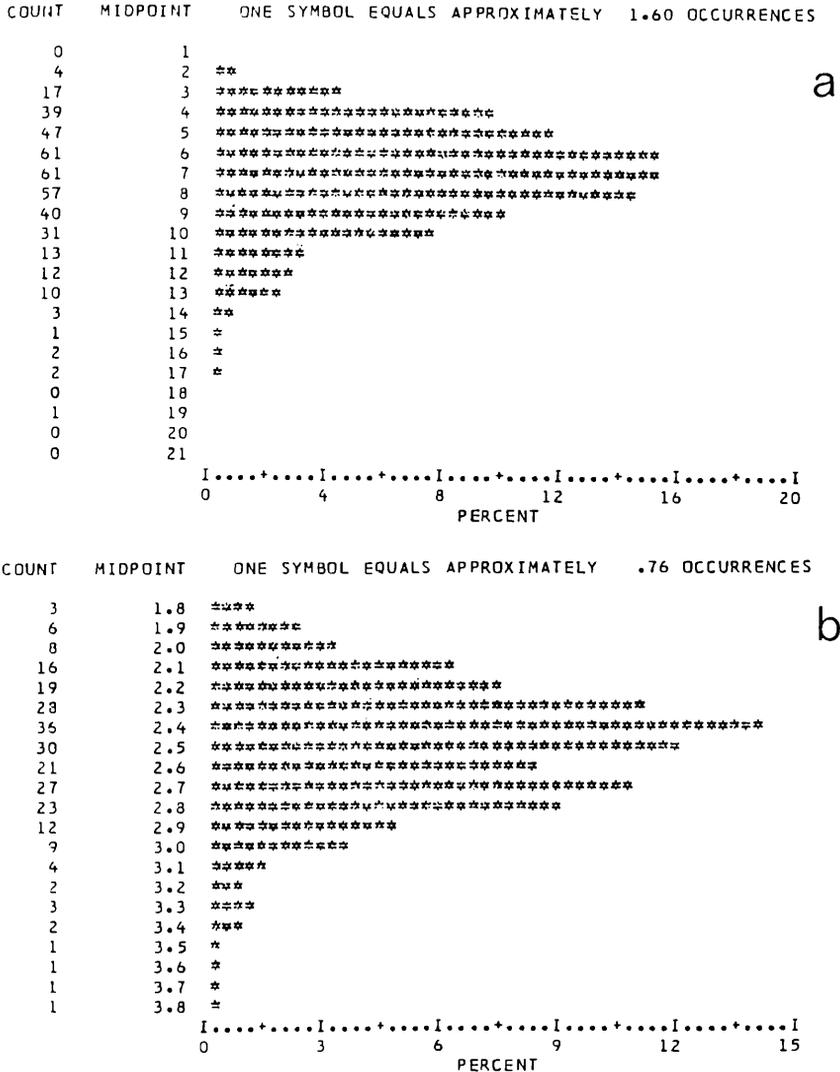


Abb. 7. Histogramme der relativen Häufigkeiten für das gesamte Untersuchungsmaterial. -a: Obere Breite des Grundblattes (M36), n = 424. - b: Sepalenlänge (M46), n = 263.

Die diskreten Merkmale sowie die restlichen kontinuierlichen, wie Zahnhöhe und Haarlänge, können als annähernd normalverteilt angenommen werden.

5.2. Korrelationen

Die Analyse der Beziehungen der Merkmale untereinander war ein weiterer sehr wichtiger Punkt der vorliegenden Untersuchungen. Hochkorrelierte Merkmale können die Ergebnisse von multivariaten Verfahren verzerren, ganz abgesehen vom höheren Rechenaufwand (TITZ et al. 1983). Daher sollten hochkorrelierte Merkmale, wenn ihr Informationsgehalt redundant ist, aus diesen Verfahren ausgeschlossen werden.

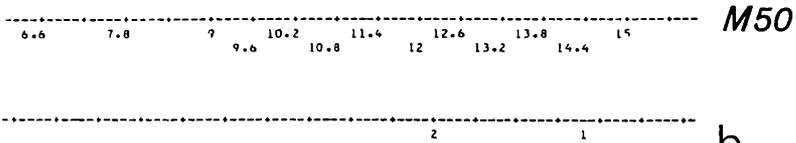
Mit dem **Pearson'schen Korrelationskoeffizienten (r)** wurde die Korrelation aller Merkmale für das Gesamtmaterial, also für alle Untersuchungsobjekte berechnet. Erwartungsgemäß stark korreliert sind die 3 mal 8 Grundblatt-Merkmale, die jeweils am ungefähr größten (M7-M14), mittelgroßen (M15-M22) und kleinsten (M23-M30) Blatt der Rosette erhoben werden. Entsprechend sind diese auch mit den 8 berechneten Mittelwerten (M31-M38) stark korreliert. Die Merkmale M7-M30 wurden in die Originalmatrix mit aufgenommen, um eventuell unterschiedliche Relationen zwischen den größten und kleinsten Grundblättern bei den verschiedenen Sippen herauszufinden. Da sich das jedoch als nicht zielführend erwies, wurden diese Merkmale bei den meisten Berechnungen nicht verwendet. Zwischen den Originalmerkmalen und den aus ihnen abgeleiteten Merkmalen besteht naturgemäß eine sehr starke Korrelation. Daher wurden bei der Diskriminanzanalyse in den meisten Fällen jeweils entweder die Originalmerkmale oder das aus ihnen abgeleitete Merkmal berücksichtigt.

Um das Ausmaß der Korrelation für einige Kombinationen zu illustrieren, werden die Merkmale M49/M45 und M31/M33 in Abbildung 8 in Form von Streudiagrammen (für das Gesamtmaterial) dargestellt.

Darüber hinaus sind folgende Merkmale, die nach der Größe ihres Korrelationskoeffizienten (r) geordnet sind, stark korreliert (Stichprobengröße: bei den Blütenmerkmalen $n=263$, bei den Fruchtmerkmalen $n=226$, bei allen anderen $n=424$):

M49

a



M31

b

M33

Abb. 8. Streudiagramme für das gesamte Untersuchungsmaterial. - **a:** Schötchenlänge (M49) und Schötchenbreite (M50), $n = 226$. - **b:** Länge des Grundblattes (M31) und Position der größten Breite am Grundblatt (M33), $n = 424$. (1 = Diploide, 2 = Tetraploide, \$ = Mehrfachbesetzung).

r	Merkmale
0.950	M32 / M36 größte und oberere Grundblattbreite
0.921	M49 / M50 Schötchenlänge und -breite (Abb. 8)
0.856	M31 / M33 Länge und Position der größten Breite des Grundblattes (Abb. 8)
0.837	M5 / M39 Anzahl der Seitenverzweigungen des Sprosses und Anzahl der Stengelblätter
0.778	M42 / M43 Länge und Breite des mittleren Stengelblattes
0.732	M34 / M35 Stielbreite und mittlere Breite des Grundblattes
0.731	M47 / M48 Petalenlänge und -breite
0.664	M40 / M41 Länge und Breite des untersten Stengelblattes
0.649	M 3 / M6 Sproßlänge und Länge des behaarten Sproßabschnitts
0.645	M31 / M32 Länge und größte Breite des Grundblattes
0.643	M31 / M40 Länge des Grundblattes und des untersten Stengelblattes
0.640	M35 / M36 mittlere und obere Breite des Grundblattes
0.633	M50 / M52 Schötchenbreite und -stiellänge

6. Ordination und Klassifikation durch Diskriminanzanalyse

Um eine sinnvolle Untergliederung des Untersuchungsmaterials zu erreichen, wurden zahlreiche Berechnungen mittels der Diskriminanzanalyse durchgeführt. Zum Teil wurde dabei in der Art einer explorativen Datenanalyse vorgegangen, mit deren Hilfe die morphologischen Grundtypen der *B. laevigata* herausgearbeitet werden sollten. Dabei wurden großteils immer wieder verschiedene Merkmalskombinationen ausprobiert. In der vorliegenden Arbeit soll nur ein Teil dieser Versuche, in erster Linie die erfolgreichen, präsentiert werden.

Das jeweilige Ergebnis der Ordination läßt sich aus den unstandardisierten bzw. standardisierten Gewichtungsfaktoren (discriminant function coefficients) für die beteiligten Merkmale ablesen. Die standardisierten Gewichtungsfaktoren zeigen den relativen Anteil der einzelnen Merkmale an der Diskriminanzfunktion an. Das Vorzeichen gibt an, ob dieser Beitrag positiv oder negativ ist. Bei der Interpretation muß jedoch darauf geachtet werden, daß hoch korrelierte Merkmale jeweils einen hohen Gewichtungsfaktor haben können, mit positiver Ladung für das eine Merkmal und negativer Ladung für das zweite.

Dadurch werden die beiden Gewichtungsfaktoren wieder "kompensiert". Diese Wechselwirkungen sind zum Teil nicht einfach zu erkennen und können die Analyse erschweren.

Wenn es nur eine Diskriminanzfunktion gibt, so wird die Verteilung der Funktionswerte als Häufigkeitsdiagramm dargestellt. Bei zwei Diskriminanzfunktionen erfolgt die Darstellung in der Form eines Streudiagramms. Dabei werden alle der Analyse zu Grunde liegenden Objekte mit ihrer Gruppennummer entsprechend ihren Diskriminanzfunktions-Werten in das Diagramm eingetragen. Außerdem wird für jedes Objekt die Klassifikation rechnerisch überprüft, das heißt ob das Objekt nach der Analyse tatsächlich in die vorgegebene Gruppe fällt oder ob es einer anderen Gruppe zuzuordnen ist. Im letzteren Fall läßt sich diese Tatsache im Diagramm durch eventuell vorhandene Überschneidungen der Gruppen ablesen.

In einigen Fällen wird an diese Analyse eine weitere Klassifikationsphase angeschlossen, in der zusätzliche Objekte, die aus der Ordinationsphase ausgeschlossen waren, nachträglich klassifiziert werden. Das geschieht dadurch, daß die Merkmalswerte mit den zuvor errechneten Gewichtungsfaktoren multipliziert werden und die Objekte nach ihren Diskriminanzfunktions-Werten in das Diagramm mit dem Nummernzeichen (#) eingetragen werden. Durch die graphische Darstellung läßt sich die mehr oder weniger gute Zuordnung zu den einzelnen Gruppen sehr gut abschätzen.

Das Hauptziele der vorliegenden Untersuchung ist die Erfassung der morphologischen Variation zwischen den verschiedenen Populationen jeweils einer Sippe und im Anschluß daran der Vergleich der Sippen untereinander. Die morphologischen Grundtypen, von denen in dieser Untersuchung ausgegangen wird, werden im folgenden kurz bezeichnet als:

- *B. laevigata* subsp. *laevigata* "laevigata"
- *B. laevigata* subsp. *austriaca* "austriaca"
- *B. laevigata* subsp. *kernerii* "kernerii"

6.1. Einfluß der Kulturbedingungen und des ontogenetischen Stadiums auf die Merkmalsausprägung

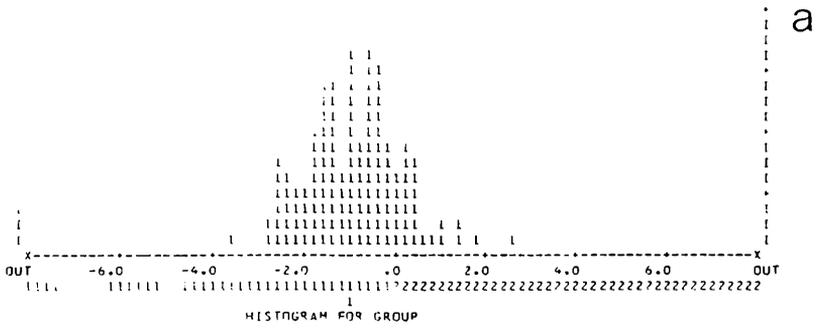
Das verwendete Material stammt zu 40 % aus Aufsammlungen vom natürlichen Standort. Die restlichen 60 % wurden im Versuchsgarten kultiviert, entweder nach einer Verpflanzung vom natürlichen Standort oder nach einer Aufzucht aus Samenmaterial. Es war daher naheliegend, den Einfluß dieser unterschiedlichen Herkunft auf die morphologischen Merkmale zu überprüfen.

Es wurden zwei Gruppen gebildet: Pflanzen, die im Versuchsgarten kultiviert wurden (1) und Pflanzen, die am natürlichen Standort gesammelt wurden (2). Dann wurde eine Diskriminanzanalyse durchgeführt, die jedoch keine deutliche Auftrennung ergab. Das Histogramm der Funktionswerte (Abb. 9) zeigt einen breiten Überschneidungsbereich zwischen den beiden Gruppen. Den höchsten Gewichtungsfaktor hat die Sproßlänge (M3), die offensichtlich bei den am natürlichen Standort gesammelten Pflanzen etwas größer ist. Insgesamt wird die Ausprägung der untersuchten Merkmale jedoch kaum von den Kulturbedingungen beeinflusst.

In einem anderen Versuch sollte der Einfluß des ontogenetischen Stadiums auf die morphologischen Merkmale im vegetativen Bereich der Pflanzen beurteilt werden. Dazu wurde das Gesamtmaterial in drei Gruppen eingeteilt: in Individuen, die nur Blüten tragen (1), Individuen, die Blüten und Früchte tragen (2) und schließlich in jene, die nur Früchte tragen (3). Diese drei Gruppen wurden mittels Diskriminanzanalyse verglichen.

Auch hier ergibt sich keine deutliche Auftrennung der Gruppen. Die Verteilung der Diskriminanzfunktionswerte (Abb. 10) zeigt eine noch stärkere Überschneidung der Gruppen als im vorigen Fall. Die Sproßlänge (M3) hat wieder einen relativ hohen Gewichtungsfaktor, sie ist bei den Pflanzen, die Blüten und Früchte tragen, etwas höher. Sonst gibt es keine signifikanten Unterschiede.

Daß mit Hilfe der multivariaten Berechnungen kein Einfluß der Kulturmethode und des ontogenetischen Stadiums auf die untersuchten Merkmale festgestellt werden konnte, ist eher überraschend. Das ist möglicherweise auch auf die insgesamt sehr große morphologische Variationsbreite des Materials zurückzuführen.



a

b

c

Abb. 9. Histogramme für die Diskriminanzfunktion, Gruppeneinteilung nach der Kulturbedingung: im Versuchsgarten kultivierte Pflanzen (1), am natürlichen Standort gesammelte Pflanzen (2).- a, b: Getrennte Darstellung für beide Gruppen. - c: gemeinsame Darstellung.

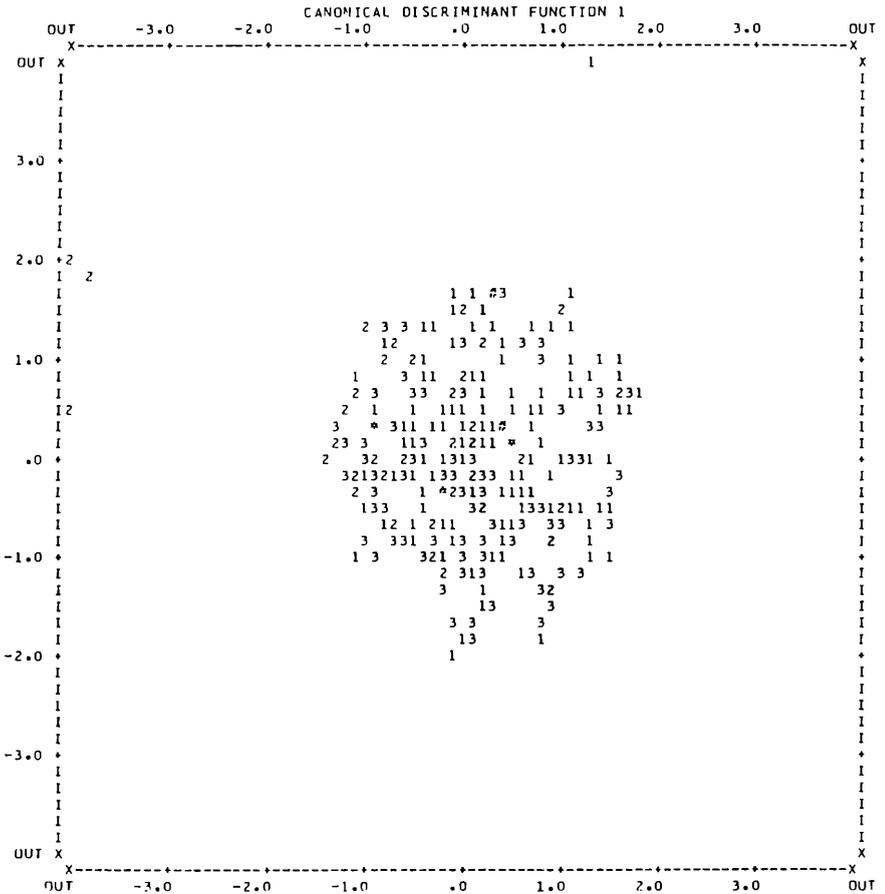


Abb. 10. Streudiagramm für die beiden Diskriminanzfunktionen, Gruppeneinteilung nach dem ontogenetischen Stadium: Pflanzen tragen nur Blüten (1), Pflanzen tragen Blüten und Früchte (2), Pflanzen tragen nur Früchte (3). = Gruppencentroid.

6.2. Vergleich der Diploiden mit den Tetraploiden

Es war naheliegend, die morphologischen Unterschiede zwischen den beiden Gruppen, die man durch ein eindeutiges Merkmal - nämlich die Chromosomenzahl - bestimmen kann, in einem ersten Schritt zu überprüfen. Daher wurde unter Einbeziehung aller Untersuchungsobjekte der *B. laevigata* eine Gruppeneinteilung in Diploide (1) und Tetraploide (2) vorgenommen.

In einer ersten Analyse mit der Datenmatrix, in der die Mittelwerte pro Population enthalten sind (BISCU2), werden die Blüten- und Fruchtmerkmale relativ niedrig gewichtet. Daher wurden diese Merkmale in der nächsten Analyse ausgeschlossen, um unter Verwendung der kompletten Datenmatrix (mit den Werten der Einzelpflanzen BISCU1) alle Objekte miteinbeziehen zu können. Es wurden 33 Merkmale zur Ordination verwendet, darunter die Spaltöffnungslänge M59. Die Auftrennung der beiden Gruppen ist sehr gut, was auch aus dem Histogramm für die Funktionswerte abzulesen ist (Abb. 11). 93 % der Objekte konnten richtig klassifiziert werden. M59 erhält erwartungsgemäß den mit Abstand höchsten relativen (standardisierten) Gewichtungsfaktor (Tab. 4). Das bedeutet, daß die Spaltöffnungslänge zur Unterscheidung der beiden Ploidiestufen sehr gut geeignet ist.

Andererseits ist die Spaltöffnungslänge ein Merkmal, das bei *B. laevigata* offensichtlich direkt mit der Ploidiestufe gekoppelt ist. Daher wurden in einer weiteren Analyse dieselben Merkmale unter Ausschluß von M59 verwendet. Das wirkte sich auf die Schärfe der Auftrennung entscheidend aus und nur mehr 85 % der Objekte konnten richtig klassifiziert werden. Das ist auch am viel größeren Überschneidungsbereich der Diploiden und Tetraploiden im Histogramm zu erkennen (Abb. 12). Daß die Diploiden in der ersten Darstellung die negativen und in der zweiten Darstellung die positiven Werte der Diskriminanzfunktion haben, ist ohne besondere Bedeutung. Diese Ladung ergibt sich aus den positiven und negativen Ladungen der Gewichtungsfaktoren, die sich bei jeder Veränderung der Merkmalsliste ebenfalls relativ zueinander ändern.

Die geringen Unterschiede in der Größe der standardisierten Gewichtungsfaktoren (Tab. 4) zeigen, daß die meisten Merkmale mehr oder weniger gleichmäßig zur Auftrennung beitragen. Die höchsten Werte haben folgende Merkmale:

M5 - Anzahl der Seitenverzweigungen des Hauptsprosses

M6 - Länge des behaarten Sproßabschnitts

M32 - Breite des Grundblattes

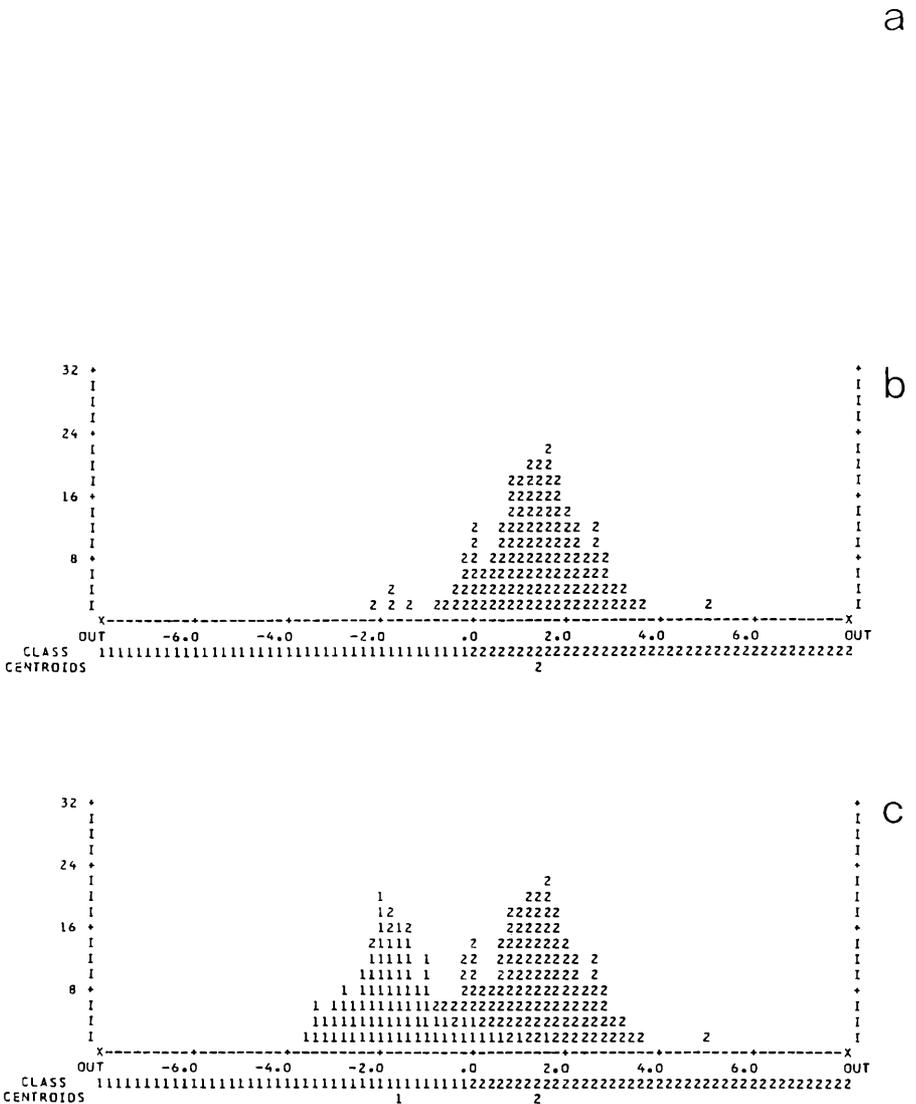


Abb. 11. Histogramme für die Diskriminanzfunktion unter Einbeziehung der Spaltöffnungsgröße (M59), Gruppeneinteilung nach der Ploidiestufe: Diploide (1) und Tetraploide (2).- a, b: Getrennte Darstellung für beide Gruppen. - c: gemeinsame Darstellung.

Tab. 4. Standardisierte Gewichtungsfaktoren der einbezogenen Merkmale nach der Diskriminanzanalyse zur Auftrennung der Ploidiestufen.

Merkmal	Analyse inkl. M59	Analyse exkl. M59
M2	-0.093	0.078
M3	-0.064	-0.113
M4	0.460	-0.451
M5	0.300	-0.596
M6	-0.125	0.578
M31	-0.217	0.380
M32	0.509	-0.513
M33	-0.129	-0.128
M34	0.047	-0.270
M35	0.151	0.018
M36	-0.457	0.476
M37	0.064	-0.035
M38	-0.007	-0.115
M40	0.381	-0.480
M41	-0.213	0.267
M42	0.077	-0.218
M43	-0.164	0.269
M44	-0.087	0.233
M45	-0.090	0.088
M55	0.160	-0.086
M57	-0.176	0.303
M59	0.762	
K1	0.052	-0.386
K2	0.196	-0.405
K3	0.051	-0.336
K4	-0.222	0.202
K5	0.055	0.065
K6	-0.078	0.213
K7	-0.099	-0.059
K8	-0.047	0.270
K9	-0.247	0.352
K10	-0.053	0.404
K11	-0.068	0.150

Das Ergebnis zeigt, daß die zusammengefaßten Diploiden von den Tetraploiden abgesehen von dem sehr guten Unterscheidungsmerkmal der Spaltöffnungslänge morphologisch nur mäßig gut zu unterscheiden sind, und daß eine eindeutige Zuordnung in den meisten Fällen nicht möglich sein wird. Bei den weiteren Analysen wird die Spaltöffnungslänge meist miteinbezogen, wenn Tetraploide unterschieden werden sollen.

6.3. Vergleich dreier Populationen

Um die morphologische Variabilität innerhalb einzelner Populationen zu zeigen, wurde für eine exemplarische Analyse von jeder der drei systematischen Grundtypen eine "repräsentative" Population ausgewählt:

"austriaca" - Goldene Stiege bei Mödling, Niederösterreich (2x)

"kernerii" - Gurhofgraben bei Aggsbach, Niederösterreich (2x)

"laevigata" - von der Paßhöhe des Passo Pura, Friaul (4x)

Von jeder Population wurden jeweils 10 herbarisierte Pflanzen vermessen, also insgesamt 30. In mehreren Testläufen wurden 13 Merkmale nach ihrem Beitrag zur Auftrennung ausgewählt. Aufgrund der zu hohen Anzahl von fehlenden Werten konnten die Blüten- und Fruchtmerkmale nicht einbezogen werden.

Die Auftrennung der drei Gruppen ist gut (Abb. 13), nur ein *"austriaca"*-Exemplar (1) kommt der Gruppe-*"kernerii"* (3) sehr nahe, 100 % der Objekte werden richtig klassifiziert. Für die Diskriminanzfunktion 1, die hauptsächlich die Diploiden von den Tetraploiden trennt, wurden unter anderem folgende Merkmale relativ hoch gewichtet:

M43 - Breite des mittleren Stengelblattes

M59 - Spaltöffnungslänge

M34 - Stielbreite des Grundblattes

M31 - Länge des Grundblattes

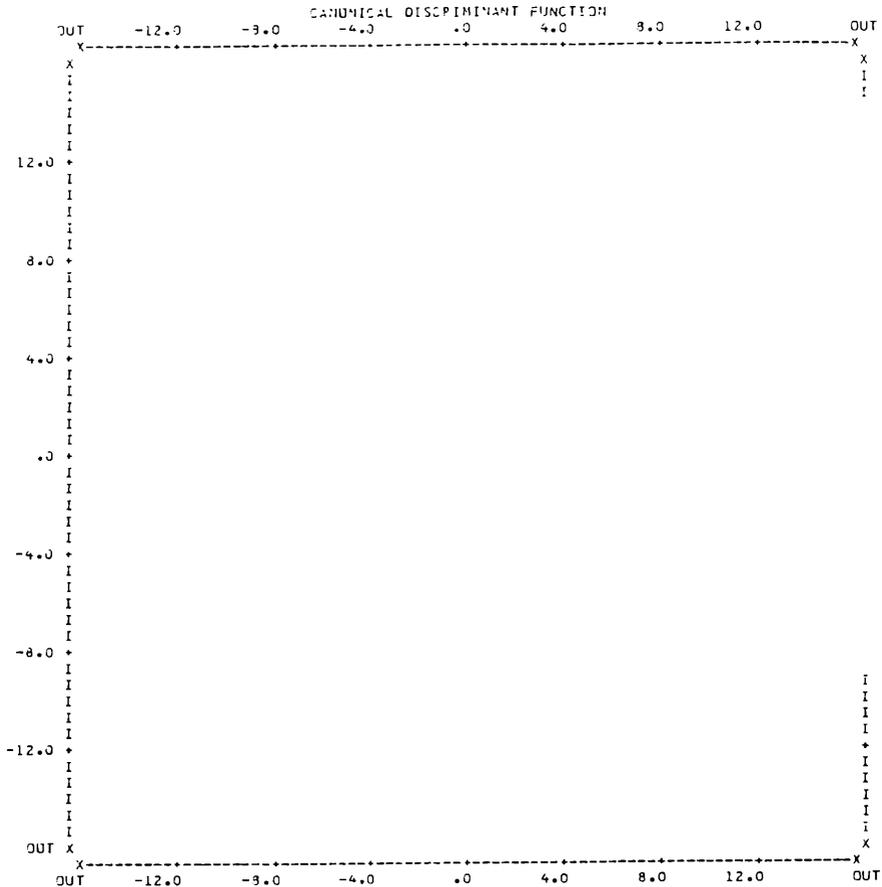


Abb. 13. Streudiagramm für die beiden Diskriminanzfunktionen, Gruppeneinteilung nach den drei ausgewählten Populationen: "*austriaca*" (1), "*kernerii*" (3) und "*laevigata*" (5). * = Gruppenzentrum.

Für die Diskriminanzfunktion 2, die hauptsächlich "*austriaca*" von "*kernerii*" trennt, sind von Bedeutung:

M57 - größte Haarlänge der Grundblätter

M37 - Anzahl der Zähne des Grundblattes

M42 - Länge des mittleren Stengelblattes

Ein überraschendes Ergebnis dieses Populationsvergleichs ist die Tatsache, daß die Merkmale, die in der Literatur zur Unterscheidung dieser drei Sippen üblicherweise herangezogen werden, hier bei der

Auftrennung nur eine untergeordnete Rolle spielen, da sie schon innerhalb der Population sehr stark variieren: zum Beispiel die Höhe der ersten Seitenverzweigung des Sprosses (M4) und die Zahnhöhe des Grundblattes (M38). Trotzdem zeigt dieser Versuch, daß bei einer genügend großen Anzahl von untersuchten Individuen pro Population deren Auftrennung möglich ist.

6.4. Vergleiche innerhalb der Tetraploiden

Schon nach den Beobachtungen bei den Aufsammlungen sind die tetraploiden Vertreter der *B. laevigata* s.l. sehr variabel, insbesondere auch innerhalb der Population. Zum Beispiel werden bei zahlreichen Populationen **alle Übergänge** von völlig kahlen bis zu dicht borstig behaarten Pflanzen gefunden. Das spricht eindeutig gegen das Weiterführen der kahlen Formen von *B. laevigata* als eigene Unterart subsp. *lucida*. Diese Beobachtungen stimmen sehr gut mit den von BRESINSKY und GRAU (1970) und DÖRNER (1985) gemachten überein.

Die Angaben von MACHATSCHKI-LAURICH (1926), GUINEA und HEYWOOD (1964) und anderen Autoren bezüglich weiterer von subsp. *laevigata* abzutrennender Sippen aus Südosteuropa wurden als Grundlage für Analysen zur Aufgliederung der Tetraploiden nach geographischen Gesichtspunkten gemacht. Für eine andere Analyse wurden die Tetraploiden nach ihrem Vorkommen in verschiedenen Höhenstufen in vier Gruppen eingeteilt. In beiden Fällen konnte auch nach Anwendung der Diskriminanzanalyse mit mehreren verschiedenen Merkmalskombinationen keine solche Merkmalskombination für eine Auftrennung gefunden werden.

Demnach und vor allem auch nach den Beobachtungen von größeren Populationen werden die Tetraploiden als **eine** sehr variable Sippe definiert, bei der die Variation innerhalb der Populationen meist größer ist als zwischen ihnen. Sie wird im folgenden als "*laevigata*" bezeichnet.

Für die folgenden Analysen wurden die vorhandenen Tetraploiden durch Zufallsauswahl reduziert, damit diese eine Gruppe nicht unverhältnismäßig größer ist als die anderen. Es wurden jedoch Vertreter aus dem gesamten Verbreitungsgebiet der "*laevigata*" miteinbezogen.

6.5. Vergleich der drei Grundtypen "*austriaca*", "*keneri*" und "*laevigata*"

Aufbauend auf den Ergebnissen des Populationsvergleichs sollte als nächstes eine Ordination der drei Grundtypen "*austriaca*", "*keneri*" und "*laevigata*" erfolgen. Dazu mußten die Diploiden aus Österreich den ersten beiden Sippen zugeordnet werden. Das erfolgte durch eine Klassifikation mittels Diskriminanzanalyse, bei der eine Zuordnung zu den vorher untersuchten Populationen aus Mödling - "*austriaca*" - und Aggsbach - "*keneri*" - getestet wurde. Dadurch wurden schrittweise die österreichischen Diploiden den beiden Grundtypen zugeordnet, was schließlich eine Gruppe von 52 Vertretern von "*austriaca*" und 18 Vertretern von "*keneri*" ergab. Die schwierig zuzuordnenden aus Ried in Oberösterreich und aus dem nördlichen Weinviertel, sowie alle anderen diploiden *B. laevigata* werden aus der folgenden Ordination vorerst ausgeschlossen.

Die Ordination der so erhaltenen drei Gruppen mittels Diskriminanzanalyse erfolgte durch das Ausprobieren zahlreicher Merkmalskombinationen. Schließlich wurde die Variante (mit 27 Merkmalen) für eine optimale Auftrennung ermittelt. Die graphische Darstellung der Diskriminanzfunktionen (Abb. 14) zeigt eine recht gute Aufgliederung der drei Gruppen, obwohl die Gruppen sehr stark angenähert sind; es gibt sogar eine Überschneidung von 1 und 3.

Die in Tabelle 5 aufgelisteten Gewichtungsfaktoren zeigen, daß für die erste Diskriminanzfunktion, die hauptsächlich die Diploiden von den Tetraploiden trennt, unter anderem folgende Merkmale besonders hoch gewichtet werden:

- M6 - Länge des behaarten Sproßabschnittes
- M59 - Spaltöffnungslänge
- K4 - relative Breite des Grundblattes
- M35 - mittlere Grundblattbreite
- K3 - relative Länge der Sproßbehaarung

Für die zweite Diskriminanzfunktion, die hauptsächlich "*keneri*" von "*austriaca*" trennt, haben folgende Merkmale eine besondere Bedeutung:

- M6 - Länge des behaarten Sproßabschnittes
- M5 - Anzahl der Verzweigungen des Hauptprosses
- M39 - Anzahl der Stengelblätter
- M3 - Sproßlänge

Die relativ geringen Unterschiede bei den standardisierten Gewichtungsfaktoren zeigen auch, daß alle Merkmale mehr oder weniger gleichmäßig einen Beitrag zur Auftrennung leisten.

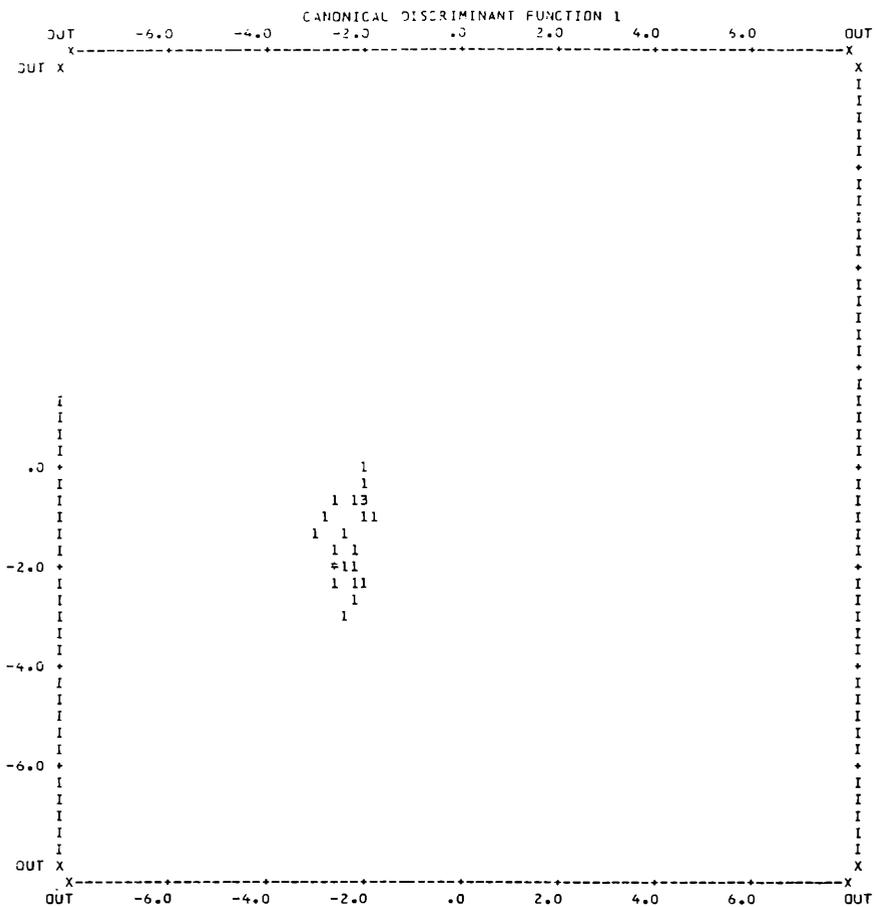


Abb. 14. Streudiagramm für die beiden Diskriminanzfunktionen, Gruppeneinteilung nach den drei Grundtypen: "*austriaca*" (1), "*kernerii*" (3) und "*laevigata*" (5). * = Gruppenzentrum.

Tab. 5. Standardisierte Gewichtungsfaktoren der einbezogenen Merkmale für die beiden Diskriminanzfunktionen nach der Diskriminanzanalyse zur Auftrennung der drei Grundtypen "*austriaca*", "*kerner*" und "*laevigata*".

Merkmale	Funktion 1	Funktion 2
M2	-0.044	0.118
M3	0.156	-1.470
M4	0.523	0.241
M5	0.181	1.594
M6	-1.087	2.164
M31	-0.450	-0.046
M32	0.312	-0.029
M33	0.122	-0.369
M35	0.850	-0.026
M36	-0.511	0.342
M37	0.283	0.128
M39	0.496	-1.543
M40	0.388	-0.090
M43	0.014	0.229
M44	-0.159	0.301
M45	-0.029	-0.283
M50	0.153	0.552
M52	0.383	-0.329
M55	0.410	0.262
M57	-0.199	-0.294
M59	0.989	-0.021
K3	0.823	-1.214
K4	-0.881	-0.226
K7	-0.259	-0.425
K8	0.080	0.562
K9	-0.134	0.103
K11	-0.141	0.064

6.6. Klassifikation von Objekten

Die aus der vorangegangenen Ordinationsphase ausgeschlossenen *B. laevigata*-Individuen sollten nun schrittweise durch Klassifikation mittels der Diskriminanzanalyse den durch die errechneten Diskriminanzfunktionen definierten Gruppen zugeordnet werden. Ihre Merkmalswerte wurden dabei mit den zuvor berechneten Gewichtungsfaktoren multipliziert und mit dem Nummernzeichen (#) in die

Graphik eingetragen. Außerdem wurde die Wahrscheinlichkeit für die Zugehörigkeit zu einer der Gruppen berechnet.

In einem ersten Durchgang wurden die vorhin ausgeschlossenen Diploiden aus den Gebieten östlich der Alpen klassifiziert (Abb. 15). Die Objekte wurden überwiegend "*austriaca*" (1) zugeordnet, aber es liegen auch etliche im Übergangsbereich zu "*kerner*" und sogar zu "*laevigata*". Die Pflanzen aus dem Weinviertel und den Pollauer Bergen, aus Ried in Oberösterreich und aus dem Böhmischem Mittelgebirge

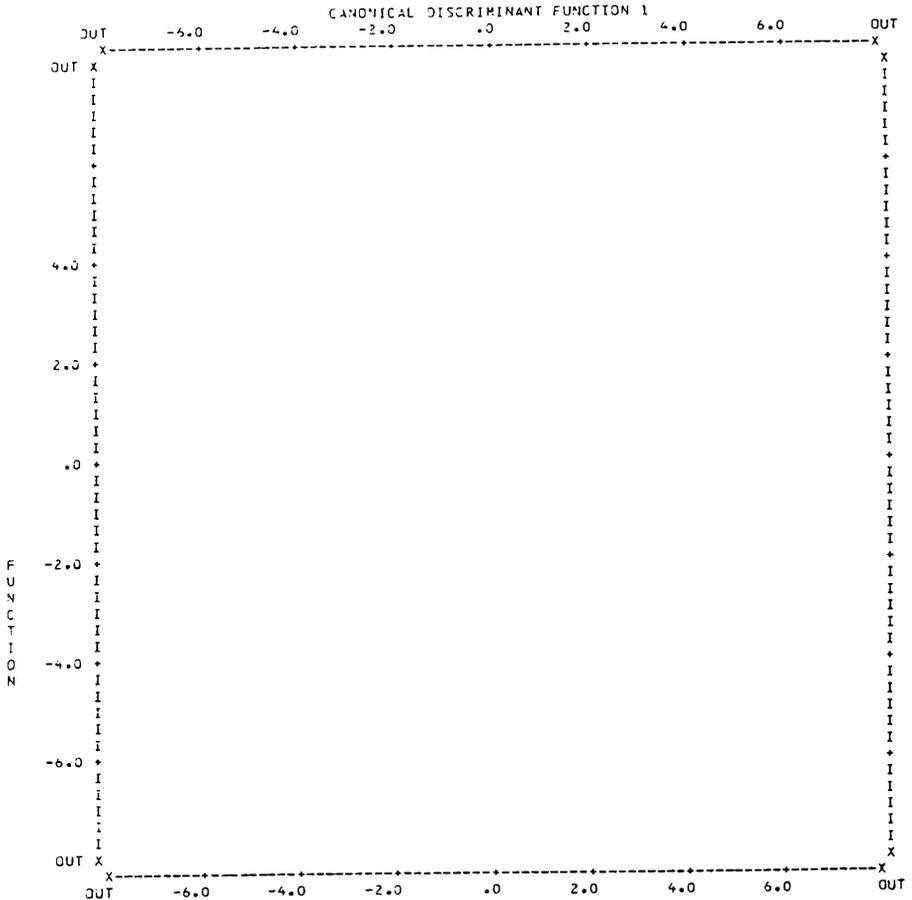


Abb. 15. Streudiagramm für die beiden Diskriminanzfunktionen, Gruppeneinteilung nach den drei Grundtypen: "*austriaca*" (1), "*kerner*" (3) und "*laevigata*" (5). # = die mittels Klassifikation zugeordneten Exemplare aus dem Weinviertel, aus Ried in Oberösterreich, aus dem Böhmischem Mittelgebirge und aus der Slowakei. * = Gruppentroid.

wurden fast alle zwischen "*austriaca*" (1) und "*kerner*" (3) eingezeichnet, meist wurden die Individuen einer Population zu verschiedenen Gruppen gestellt. Dagegen wurden die slowakischen Exemplare fast alle "*austriaca*" (1) zugeordnet, einige auch "*laevigata*" (5), aber keine zu "*kerner*"!

In einem weiteren Schritt wurden die Vertreter der *B. laevigata* aus dem westlichen Verbreitungsgebiet klassifiziert (Abb. 16).

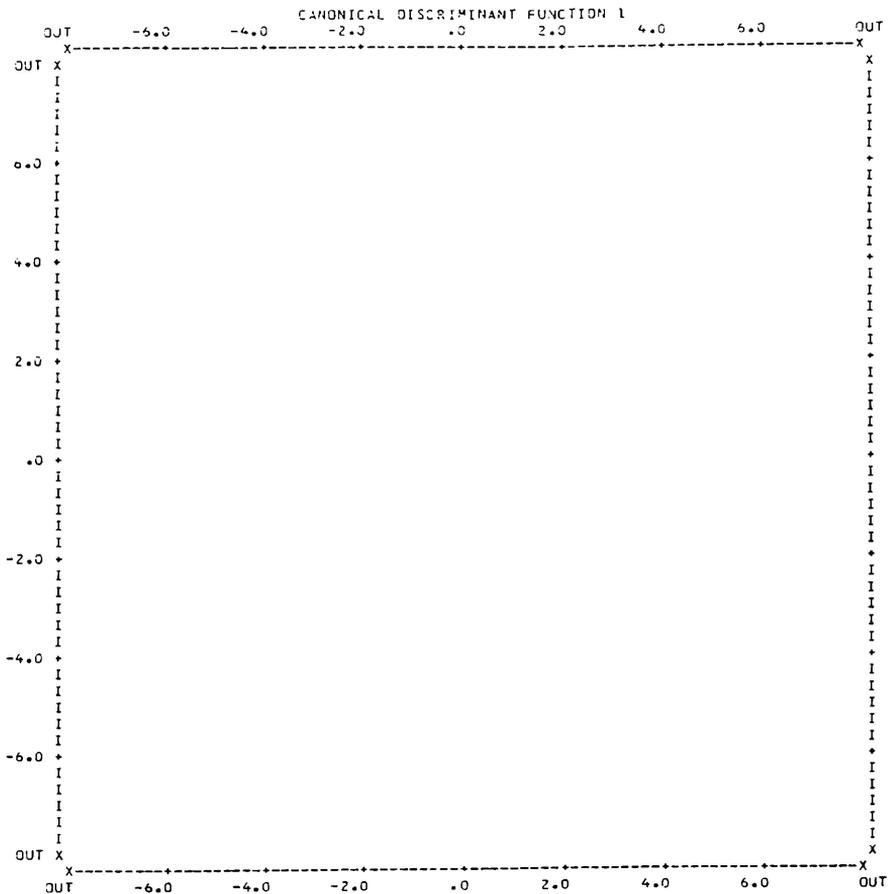


Abb. 16. Streudiagramm für die beiden Diskriminanzfunktionen, Gruppeneinteilung nach den drei Grundtypen: "*austriaca*" (1), "*kerner*" (3) und "*laevigata*" (5). # = die mittels Klassifikation zugeordneten Exemplare aus Südfrankreich, aus den Pyrenäen und aus dem Kantabrischen Gebirge. * = Gruppenzentrum.

Die Pflanzen mit der Chromosomenzahl $2n=24\pm 2$ aus dem Aude-Tal wurden alle "*laevigata*" (5) zugeordnet (!), die restlichen Diploiden aus den Pyrenäen werden meist zu "*austriaca*" (1), aber auch zu den anderen beiden Gruppen klassifiziert. Die Tetraploiden und die Hexaploiden aus dem Kantabrischen Gebirge wurden schließlich alle eindeutig "*laevigata*" (5) zugeordnet.

Für eine endgültige Aussage über die Stellung der *B. laevigata* aus Südwesteuropa ist der Umfang des Untersuchungsmaterials zu klein, auffallend ist jedoch die große Ähnlichkeit der Tetraploiden und Hexaploiden mit "*laevigata*".

7. Systematische Schlußfolgerungen

Nach den Ergebnissen der karyologischen und morphometrischen Untersuchungen und insbesondere nach der Anwendung der Diskriminanzanalyse können in dem Gesamt-Untersuchungsmaterial von *B. laevigata* s.l. die drei Grundtypen "*laevigata*", "*austriaca*" und "*kernerii*" erkannt werden. Diese unterscheiden sich in zahlreichen morphologischen Merkmalen, die allerdings sehr variabel sind und teilweise große Überschneidungsbereiche aufweisen. Die karyologische Auftrennung ist durch die Unterscheidung von zwei Ploidiestufen Diploide ("*austriaca*" und "*kernerii*") und Tetraploide ("*laevigata*") gegeben. Außerdem sind die drei Grundtypen auch geographisch recht gut getrennt. Trotzdem ist eine eindeutige Zuordnung auf Grund der morphologischen Merkmale insbesondere in den Randbereichen der einzelnen Verbreitungsgebiete in vielen Fällen nicht möglich.

7.1. Gegenüberstellung der drei Grundtypen "*austriaca*", "*kernerii*" und "*laevigata*" anhand der wichtigsten Unterscheidungsmerkmale

Der Großteil der erhobenen quantitativen Merkmale ist in Tabelle 6 für die drei Grundtypen "*austriaca*", "*kernerii*" und "*laevigata*" zusammengestellt. Auf die Auflistung der Merkmale M15-M30 wird verzichtet, weil die Unterschiede analog zu M7-M14 bzw. M31-M38 sind. Für jede Sippe wird der arithmetische Mittelwert und als Maß für seine Präzision der Standardfehler des Mittelwerts ($s_{\bar{x}}$) sowie die Stichprobengröße (n) angegeben. Der Standardfehler des Mittelwerts wird gewählt, da in diesen auch die Stichprobengröße stärker eingeeht, die bei den drei Gruppen sehr unterschiedlich ist.

Tab. 6. Mittelwerte der quantitativen Merkmale für die drei Grundtypen "*austriaca*", "*kerner*" und "*laevigata*". Definitionen der Merkmale unter 2.3.2.

	<i>"austriaca"</i>				<i>"kerner"</i>				<i>"laevigata"</i>			
	\bar{x}	\pm	$s_{\bar{x}}$	n	\bar{x}	\pm	$s_{\bar{x}}$	n	\bar{x}	\pm	$s_{\bar{x}}$	n
M2	0.63	\pm	0.17	51	0.94	\pm	0.24	18	1.36	\pm	0.13	227
M3	242.72	\pm	11.30	51	309.26	\pm	22.17	18	296.12	\pm	5.37	227
M4	94.13	\pm	7.82	51	97.75	\pm	15.12	18	136.40	\pm	4.50	227
M5	4.33	\pm	0.31	51	5.16	\pm	0.65	18	6.09	\pm	0.20	227
M6	109.40	\pm	6.69	49	197.43	\pm	14.62	18	142.72	\pm	4.35	196
M7	43.13	\pm	2.85	51	61.56	\pm	5.26	18	78.93	\pm	2.09	227
M8	8.42	\pm	0.39	51	8.54	\pm	0.74	18	9.64	\pm	0.29	227
M9	9.48	\pm	0.59	51	12.52	\pm	1.16	18	17.27	\pm	0.53	227
M10	2.55	\pm	0.19	51	1.91	\pm	1.14	18	1.90	\pm	0.96	227
M11	4.66	\pm	0.26	51	3.00	\pm	0.32	18	4.13	\pm	0.15	227
M12	7.27	\pm	0.31	51	7.19	\pm	0.66	18	8.55	\pm	0.26	227
M13	1.92	\pm	0.20	51	3.39	\pm	0.34	18	2.30	\pm	0.09	227
M14	0.93	\pm	0.12	42	1.40	\pm	0.22	18	0.92	\pm	0.05	190
M31	34.34	\pm	2.48	51	49.49	\pm	4.30	18	60.45	\pm	1.57	227
M32	7.36	\pm	0.36	51	7.96	\pm	0.64	18	8.47	\pm	0.22	227
M33	8.28	\pm	0.48	51	10.89	\pm	0.87	18	13.46	\pm	0.35	227
M34	2.35	\pm	0.17	51	1.72	\pm	0.19	18	1.72	\pm	0.77	227
M35	4.30	\pm	0.25	51	2.78	\pm	0.26	18	3.57	\pm	0.11	227
M36	6.42	\pm	0.29	51	6.96	\pm	0.60	18	7.43	\pm	0.18	227
M37	2.04	\pm	0.17	51	3.79	\pm	0.28	18	2.32	\pm	0.85	227
M38	0.83	\pm	0.09	46	1.32	\pm	0.20	18	0.86	\pm	0.03	209
M39	6.39	\pm	0.31	51	6.61	\pm	0.71	18	7.97	\pm	0.22	227
M40	33.36	\pm	2.19	51	45.28	\pm	4.51	18	51.65	\pm	1.65	227
M41	6.48	\pm	0.45	51	6.62	\pm	0.81	18	5.73	\pm	0.21	227
M42	12.80	\pm	0.97	51	14.85	\pm	1.90	18	10.91	\pm	0.49	227
M43	1.83	\pm	0.16	51	2.56	\pm	0.36	18	1.16	\pm	0.06	227
M44	1.23	\pm	0.18	51	2.61	\pm	0.37	18	1.27	\pm	0.09	227
M46	2.42	\pm	0.05	35	2.49	\pm	0.08	13	2.58	\pm	0.03	130
M47	4.61	\pm	0.11	35	4.66	\pm	0.17	13	5.15	\pm	0.07	130
M48	1.85	\pm	0.07	35	1.81	\pm	0.10	13	1.91	\pm	0.03	130

	<i>"austriaca"</i>			<i>"kernerii"</i>			<i>"laevigata"</i>		
	\bar{x}	$\pm s_{\bar{x}}$	n	\bar{x}	$\pm s_{\bar{x}}$	n	\bar{x}	$\pm s_{\bar{x}}$	n
M49	6.17	± 0.18	25	6.03	± 0.29	9	7.21	± 0.07	123
M50	10.13	± 0.28	25	10.15	± 0.27	9	12.05	± 0.12	123
M51	7.70	± 0.34	25	9.23	± 0.67	9	8.85	± 0.21	123
M52	3.48	± 0.11	25	3.30	± 0.16	9	4.01	± 0.07	123
M57	1.35	± 0.07	51	0.92	± 0.10	18	1.05	± 0.02	218
M58	0.42	± 0.03	13	0.45	± 0.32	5			
M59	24.74	± 0.27	51	24.06	± 0.44	18	29.86	± 0.17	227
K1	0.412	± 0.032	51	0.335	± 0.055	18	0.481	± 0.015	227
K2	0.018	± 0.002	51	0.017	± 0.002	18	0.022	± 0.001	227
K3	0.465	± 0.022	49	0.643	± 0.032	18	0.463	± 0.012	196
K4	0.246	± 0.014	51	0.172	± 0.014	18	0.148	± 0.003	227
K5	0.261	± 0.010	51	0.225	± 0.007	18	0.229	± 0.003	227
K6	0.089	± 0.008	51	0.040	± 0.006	18	0.032	± 0.001	227
K7	0.336	± 0.020	51	0.226	± 0.023	18	0.219	± 0.007	227
K8	0.545	± 0.018	51	0.639	± 0.043	18	0.480	± 0.014	227
K9	0.107	± 0.008	46	0.162	± 0.017	18	0.101	± 0.004	209
K10	0.028	± 0.001	51	0.022	± 0.002	18	0.028	± 0.001	227
K11	0.349	± 0.044	51	0.365	± 0.043	18	0.239	± 0.010	227
K12	0.609	± 0.005	25	0.587	± 0.021	9	0.599	± 0.003	123
K13	0.569	± 0.021	25	0.549	± 0.019	9	0.563	± 0.009	123

Die ordinal skalierten und die binär codierten Merkmale werden in Tabelle 7 in der Form von relativen Häufigkeiten für die jeweilige Merkmalsausprägung präsentiert (n=Stichprobengröße).

Der Umfang der Gruppen (n) basiert im Fall von *"austriaca"* und *"kernerii"* auf dem Ergebnis der Diskriminanzanalyse (Beschreibung unter 6.5.), bei *"laevigata"* werden jedoch alle vermessenen Pflanzen berücksichtigt. Die Größe der Stichprobe ist je nach Anzahl der fehlenden Werte für die einzelnen Merkmalen unterschiedlich. Im folgenden ist jeweils das größtmögliche n angeführt.

Tab. 7. Relative Häufigkeiten der einzelnen Merkmalsausprägungen der ordinal skalierten und binär codierten Merkmale für die drei Grundtypen "*austriaca*", "*kernerii*" und "*laevigata*". Definitionen der Merkmale unter 2.3.2.

		" <i>austriaca</i> "		" <i>kernerii</i> "		" <i>laevigata</i> "	
M45	0	6 %	n = 51	39 %	n = 18	43 %	n = 227
	1	65 %		17 %		40 %	
	2	29 %		44 %		17 %	
M53	0	100 %	n = 25			89 %	n = 130
	1						
	2			100 %	n = 9	11 %	
M54	0	46 %	n = 25	33 %	n = 9	76 %	n = 123
	1	54 %		67 %		24 %	
M55	0					2 %	n = 123
	1	6 %	n = 51			13 %	
	2	75 %		11 %	n = 18	50 %	
	3	19 %		89 %		35 %	
M56	0	40 %	n = 51	28 %	n = 18	82 %	n = 223
	1	60 %		72 %		18 %	

Bei "*austriaca*" (n=51) sind in Tabelle 6 alle diploiden Populationen aus dem Nieder- und Oberösterreichischen Alpenvorland (mit Ausnahme der Pflanzen aus Ried), den Steirisch-Niederösterreichischen Kalkalpen und der Umgebung von Bernstein berücksichtigt. Zur Gruppe "*kernerii*" (n=18) zählen alle (diploiden) Populationen aus dem Bereich der Wachau. Die große Gruppe "*laevigata*" (n=227) setzt sich aus allen Tetraploiden der Alpen, der Ostkarpaten, der Dinarischen Gebirge und der Abruzzen zusammen.

Außer den Blütenmerkmalen M46-M48 und den beiden Schötchen-Indizes K12, K13, bei denen die Unterschiede zwischen den drei Sippen jeweils minimal sind, tragen alle Merkmale einen mehr oder weniger großen Anteil zu einer Trennung der Gruppen bei. Die folgen-

den Hinweise zu den Unterscheidungsmerkmalen basieren hauptsächlich auf den durchgeführten Diskriminanzanalysen, aber auch auf dem Studium von weiterem Herbarmaterial (ohne komplette Vermessung). Diese Hinweise sind als Beschreibung einer mittleren Ausprägung zu verstehen, von der jedoch - wie gezeigt wurde - die meisten Individuen erheblich abweichen.

Wichtige Unterscheidungsmerkmale, die auch für Bestimmungen am besten herangezogen werden können, sind unter anderem die Merkmale der Blattgröße und Blattform: M7-M12 für das größte Blatt der Rosette und M31-M36 für die Mittelwerte, errechnet aus drei (bis mehreren) Grundblättern, sowie die relativen Blattform-Merkmale K4-K8. Damit kann vor allem "*austriaca*" recht gut von den beiden anderen Sippen unterschieden werden: sie hat kürzere und relativ breitere Blätter (M7, M31, K4), sowie einen breiteren Blattstiel (M 10, M11, M34, M35, K6, K7). "*Kernerii*" zeichnet sich durch eine größere Anzahl von Zähnen und eine größere Zahnhöhe an den Grundblättern (M13, M14, M37, M38 und K9 als relativer Wert) sowie an den unteren Stengelblättern aus. Außerdem hat "*kernerii*" dichter und vor allem weicher behaarte Blätter (M55, M56).

Gute Hinweise zur Bestimmung geben auch die Merkmale der Sproßverzweigungen. M2, die Anzahl der basalen Sproßverzweigungen, ist bei "*laevigata*" höher als bei den beiden anderen Sippen. M4 und K1, die absolute bzw. relative Höhe der ersten Seitenverzweigung der Infloreszenz, sind ebenfalls bei "*laevigata*" am größten. Im Zusammenhang mit der dichteren Behaarung ist bei "*kernerii*" auch die größere Länge des behaarten Sproßabschnittes (M6 absolut und K3 relativ) zu sehen. Ein besonders wichtiges Merkmal ist auch die Schötchenbehaarung (M53): die Schötchen von "*kernerii*" sind, zu mindest bei den Populationen der Wachau immer behaart, bei "*laevigata*" dagegen fast immer und bei "*austriaca*" immer kahl.

Für die Unterscheidung der tetraploiden "*laevigata*" ist schließlich die größere Spaltöffnungsgröße (M59) ein wichtiges Indiz. Außerdem sind die Schötchen bei "*laevigata*" etwas größer, wohl auch eine Auswirkung der Polyploidie.

Abschließend muß nochmals betont werden, daß eine Bestimmung oft recht schwierig und anhand von Einzelmerkmalen auch kaum zielführend ist. Es sollten immer möglichst viele der Merkmale verglichen

werden, um ein einigermaßen verlässliches Ergebnis zu erreichen. Dabei ist es von Vorteil, eine größere Anzahl von Individuen pro Population zu vermessen, weil Einzelpflanzen vielfach nicht richtig zugeordnet werden können.

7.2. Die Diploiden aus den Karpaten, aus dem Böhmisches Mittelgebirge und dem Weinviertel

Die aus den bisherigen Betrachtungen ausgenommenen Diploiden aus den Karpaten zeigen eine sehr große Ähnlichkeit mit "*austriaca*". Bei der Klassifikation mittels Diskriminanzanalyse werden alle Individuen zu bzw. in die Nähe von "*austriaca*" gestellt. Dabei ist allerdings zu beachten, daß die Gewichtungsfaktoren, die dieser Klassifikation zu Grunde liegen, für die Auftrennung der drei Grundtypen berechnet wurden und nicht für eine Trennung der neu hinzukommenden. Daher kann man aus dem Ergebnis nicht unmittelbar auf eine völlige Übereinstimmung der beiden Sippen schließen. So haben die Diploiden aus den Karpaten die Tendenz zu einer größeren Anzahl von basalen Verzweigungen (M2), zu größeren und breiteren Grundblättern (M14, M15 und M31, M32) und zu einer etwas stärkeren Blatt-Zählung hinsichtlich Anzahl der Zähne und Zahntiefe (M13, M14 und M37, M38). In den übrigen Merkmalen herrscht weitgehend Übereinstimmung und einige Exemplare, z.B. aus der Tatra, lassen sich überhaupt nicht von "*austriaca*" unterscheiden. Aus all diesen Gründen sollen die diploiden Populationen aus den Karpaten nicht zu "*austriaca*" selbst gestellt werden, sondern nur in deren Nähe.

Die untersuchten diploiden Populationen aus dem nördlichen Weinviertel, aus Ried und aus dem Böhmisches Mittelgebirge zeigen dagegen eine größere Ähnlichkeit mit "*keneri*" und werden bei der Klassifikation mittels Diskriminanzanalyse meist zwischen "*austriaca*" und "*keneri*" gestellt. Sie unterscheiden sich von "*keneri*" vor allem durch die fast immer kahlen Schötchen (M53) und sonst aber durch eine meist noch dichtere Behaarung (M55). Hinsichtlich der breiteren Blattstiele (M10, M34 und K6-K8 relativ) kommen sie jedoch "*austriaca*" recht nahe.

Die systematische Stellung der untersuchten Populationen aus dem Weinviertel, aus Ried in Oberösterreich, aus dem Böhmisches Mittelgebirge und aus den Karpaten ist also derzeit noch fraglich. Eine endgültige Aussage dazu würde ein Erweitern des Untersuchungs-

gebietes nach Osten, Norden und wohl auch nach Nordwesten erfordern.

Wichtige Hinweise zu dieser Problematik gibt PENIAŠTEKOVÁ (1987) in ihrer morphometrischen Arbeit, in der auch multivariate Verfahren (Faktorenanalyse, Clusteranalyse) angewendet werden. Sie untersuchte ca. 20 Merkmale an 21 slowakischen Populationen und einer Population aus den Pollauer Bergen. Zum Teil stammt dieses Material offensichtlich von denselben Fundorten wie das von mir verwendete. Chromosomenzählungen an zahlreichen Populationen ergeben durchwegs die Zahl $2n=18$. Die Beschreibung des Materials stimmt recht gut mit meinen Befunden überein, obwohl weniger Merkmale (und diese zum Teil anders definiert) verwendet wurden. PENIAŠTEKOVÁ bezeichnet die slowakischen Populationen schließlich als *B. austriaca* JORD. subsp. *hungarica* (SOÓ ex SOÓ) PENIAŠTEKOVÁ und untergliedert diese in drei Varietäten. Die Population von den Pollauer Bergen ordnet sie gemeinsam mit anderen aus Südmähren und dem Böhmischem Mittelgebirge zu *B. varia* DUMORT. subsp. *gracilis* (MACH.-LAUR.) PENIAŠTEKOVÁ. Für das Gebiet nördlich der Thaya bei Znaim (nordöstlich Retz) gibt sie *B. varia* subsp. *kernerii* (MACH.-LAUR. ex HEYWOOD) PENIAŠTEKOVÁ an. Die Berechtigung zur Auftrennung auf Art- und Unterartniveau erscheint nach meinen Befunden fraglich und bedarf jedenfalls noch weiterer Untersuchungen.

Interessante Hinweise zu dieser Problematik geben BRESINSKY und GRAU (1970) und DÖRNER (1985), die für das Bayerische Alpenvorland und das Gebiet nördlich davon die tetraploide subsp. *laevigata* und die diploide subsp. *kernerii* angeben. DÖRNER (1985) vermutet nach ihrer biometrischen Untersuchung, daß die vermeintlichen Vertreter von subsp. *subaphylla* aus Bayern zu subsp. *kernerii* zu stellen sind.

7.3. Die *B. laevigata*-Populationen aus Südwestfrankreich, den Pyrenäen und dem Kantabrischen Gebirge

Das Material von *B. laevigata* s.l. aus dem westlichsten Teil des Untersuchungsgebietes zeigt eine besonders große morphologische Variabilität. Bei einer Zuordnung mittels Diskriminanzanalyse zu den drei Grundtypen der *B. laevigata* s.l. aus Mittel- und Südosteuropa, fallen die französischen und spanischen Populationen (und oft sogar die Individuen einer Population) in verschiedene Gruppen. Die Pflanzen aus dem Aude-Tal mit der Chromosomenzahl $2n=24\pm 2$ sowie die Tetraploiden und Hexaploiden aus dem Kantabrischen Gebirge

werden eindeutig zu "*laevigata*" gestellt. Während die Pflanzen mit $2n=24\pm 2$ von "*laevigata*" nicht zu unterscheiden sind, haben die Pflanzen mit $4x$ und $6x$ einen höheren Wuchs und auch größere Blüten als "*laevigata*" (Früchte sind leider nicht vorhanden). Außerdem sind an ihnen die dickeren Sprosse auffallend.

Die erste hexaploide Chromosomenzahl für *B. laevigata* hat MANTON (1934) an Pflanzen von den Picos de Europa festgestellt, also aus dem gleichen Gebiet wie die jetzt durchgeführten Zählungen. Neu sind die tetraploide Chromosomenzahl für *B. laevigata* aus Südwesteuropa und die diploiden Chromosomenzahlen für *B. laevigata* aus den Pyrenäen. Interessant ist dazu, daß hier ausschließlich Diploide von mehreren, teilweise weit auseinanderliegenden Fundpunkten festgestellt wurden.

Zur systematischen Stellung dieser Populationen innerhalb von *B. laevigata* s.l. läßt sich aufgrund des relativ geringen Untersuchungsmaterials aus diesem Gebiet wenig sagen. Hinweise gibt es von HEYWOOD (1964), der von Vertretern der *B. laevigata* subsp. *laevigata* oder ähnlicher Formen aus den Pyrenäen berichtet, deren Verbreitung über Zentralspanien bis nach Portugal reicht. Auch er will sich aber bei der systematischen Zuordnung nicht festlegen.

7.4. Taxonomische Schlußfolgerungen

Innerhalb der untersuchten *B. laevigata* s.l. aus Mittel- und Südosteuropa lassen sich die drei unter 7.1. beschriebenen Grundtypen "*austriaca*", "*keneri*" und *laevigata*" erkennen. Wegen der sehr großen Variabilität ihrer morphologischen Merkmale ist jedoch die Unterscheidung der drei Sippen oft problematisch. Darum kommt als taxonomische Kategorie für sie nur der Subspecies-Rang in Frage.

In typischer Ausprägung stimmen diese drei Sippen annähernd mit den entsprechenden drei Unterarten von MACHATSCHKI-LAURICH (1926) überein. Problematisch sind dabei ihre lateinischen Beschreibungen, die für subsp. *laevigata* und subsp. *keneri* exakt gleichlautend sind. Darauf hat erstmals HEYWOOD (1964) hingewiesen und vermutet Irrtümer beim Abtippen des Originalmanuskripts. Dieser gleichlautende Text stellt nämlich offensichtlich eine Vermengung der beiden Beschreibungen von subsp. *laevigata* und subsp. *keneri* dar. Anhand des weiteren Textes und der Hinweise von HEYWOOD (1964) lassen sich aber die Intentionen der Autorin recht gut rekonstruieren.

Demnach können im Untersuchungsgebiet drei Unterarten unterschieden werden: Die in dieser Arbeit bisher mit "*austriaca*" bezeichnete diploide *B. laevigata* L. subsp. *austriaca* MACH.-LAUR. hat ihren Verbreitungsschwerpunkt im Nieder- und Oberösterreichischen Alpenvorland und in den Steirisch-Niederösterreichischen Kalkalpen. Morphologisch ähnliche Populationen stammen aus der Slowakei. Die bisher als "*kernerii*" bezeichnete diploide *B. laevigata* L. subsp. *kernerii* MACH.-LAUR. wächst im Gebiet der Wachau. Populationen, die morphologisch ungefähr zwischen subsp. *austriaca* und subsp. *kernerii* stehen, kommen im nördlichen Weinviertel und in den nördlich anschließenden Gebieten vor. Mit "*laevigata*" wurde bisher die tetraploide *B. laevigata* L. subsp. *laevigata* bezeichnet, die ihr Verbreitungsgebiet im gesamten Alpenraum, in den Abruzzen, den Dinarischen Gebirgen und in den Ostkarpaten hat. Diese Unterart umfaßt auch alle kahlen Formen (siehe 6.4.).

Von einer zusammenfassenden Beschreibung der drei genannten Unterarten wird wegen der großen Zahl der (allerdings sehr variablen) Unterscheidungsmerkmale Abstand genommen³. Man vergleiche dazu Kapitel 7.1., insbesondere Tabelle 6.

7.5. Hinweise zur Phylogenie der *B. laevigata* s.l.

Die morphometrische Merkmalsanalyse bringt kaum auswertbare Hinweise zur Phylogenie der *B. laevigata* s.l., da es sich dabei fast ausschließlich um quantitative Merkmale handelt. Diese haben meist breite Überschneidungsbereiche, und zwar in immer wieder verschiedenen Kombinationen zwischen den drei Unterarten. Aufgrund dieser großen morphologischen Ähnlichkeit erscheint aber eine enge phylogenetische Beziehung zwischen den drei Sippen als erwiesen. Ein Hinweis darauf ist auch die in einigen Fällen beobachtete große morphologische Annäherung zwischen der diploiden subsp. *austriaca* und der tetraploiden subsp. *laevigata* in den Grenzbereichen ihrer Verbreitungsgebiete (z.B. in Glanegg bei Salzburg und bei Admont in der Steiermark).

3 Ein Bestimmungsschlüssel für *B. laevigata* wurde für die "Exkursionsflora von Österreich" (KÖNIG 1994) erstellt.

Um Hinweise auf die Abstammung der tetraploiden *B. laevigata* subsp. *laevigata* zu erhalten, führte KREINECKER (1976) eine biometrische Untersuchung an den verschiedenen Unterarten der *B. laevigata* s.l. sowie an einigen nahe verwandten Arten aus Frankreich durch. Er wertete die erhobenen Daten mit Hilfe von Streudiagrammen für jeweils zwei potentielle Elternsippen und subsp. *laevigata* aus. Unter den von ihm schließlich angegebenen möglichen Elternsippen befinden sich auch subsp. *austriaca* und subsp. *gracilis*.

Auffallend ist der Verbreitungsschwerpunkt der diploiden Sippen östlich und nordöstlich der Alpen, wie es auch für eine Reihe diploider Sippen aus anderen polyploiden Formenkreisen nachgewiesen wurde (z.B. in der *Galium anisophyllum*-Gruppe, EHRENDORFER 1958). An der Verbreitung der *B. laevigata* s.l. ist nach den vorliegenden Ergebnissen außerdem das völlige Fehlen der Diploiden im Süden und Westen der Alpen bemerkenswert.

Die karyologischen Untersuchungen zeigen, daß es innerhalb *B. laevigata* s.l. in Mittel- und Südosteuropa zwei und in Südwesteuropa drei Ploidiestufen gibt. Ob es sich dabei um Auto- oder Alloplidie handelt, bleibt fraglich. Die Befunde von MANTON (1937) über Multivalentbildung in der Meiose konnten nicht bestätigt werden. Da laut MANTON (1937) aber die meiotische Chromosomenpaarung auch bei künstlich erzeugten diploiden Artbastarden ungestört funktioniert, ist überhaupt anzuzweifeln, ob Multivalente im vorliegenden Fall ein treffendes Argument für Autopolyploidie sein können.

Die Befunde über (selten auftretende) Abweichungen von der Chromosomenzahl der Gesamtpopulation sind besonders bemerkenswert. Unter dem umfangreichen Material wurden zweimal diploide Pflanzen in einer tetraploiden Population festgestellt (siehe 3.1.4.), was auf lebensfähige haploide Pflanzen schließen läßt. Andererseits wurde eine oktoploide Pflanze in einer tetraploiden Population nachgewiesen (siehe 3.1.4.), was ebenso wie die überraschende Chromosomenzahl $2n=24\pm 2$ für zwei Pflanzen aus Südfrankreich für das Vorkommen der Befruchtung von unreduzierten Gameten spricht. Hinweise aus der Literatur (MANTON 1934, 1937, OLOWOKUDEJO und HEYWOOD 1984) auf regelmäßige Abweichungen bei einzelnen Pflanzen einer Population von $2n=36$ um 1-2 Chromosomen konnten jedoch nicht bestätigt werden.

Auch nach den vorgelegten Ergebnissen bleiben einige Fragen zur Systematik der *B. laevigata*-Gruppe offen. Weiterführende Untersuchungen sind insbesondere für den Vergleich der morphologischen Variabilität innerhalb mehrerer, durch umfangreicheres Material dokumentierter Populationen geplant.

8. Zusammenfassung

Zur Aufklärung der systematischen Zusammenhänge innerhalb des morphologisch sehr variablen polyploiden Sippenkomplexes der *Biscutella laevigata* s.l. (*Brassicaceae*) wurden umfangreiche karyologische und biometrische Untersuchungen durchgeführt.

Anhand der Chromosomenzählungen von insgesamt 205 Populationen konnte die Verbreitung der Tetraploiden ($2n=36$) in den gesamten Alpen, den Abruzzen, den Dinarischen Gebirgen und den Ostkarpaten nachgewiesen werden. Die untersuchten Diploiden ($2n=18$) stammen aus den östlichen Kalkalpen und den an die Alpen angrenzenden Gebieten im Norden und Osten sowie aus dem Karpatenbogen. Weiters wurden hexaploide ($2n=54$) Vertreter von *B. laevigata* aus dem Kantabrischen Gebirge dokumentiert, sowie erstmals Diploide aus Südwestfrankreich und den Pyrenäen und erstmals Tetraploide aus dem Kantabrischen Gebirge. Bei zwei Populationen aus dem Aude-Tal nördlich der Pyrenäen konnte die abweichende Chromosomenzahl $2n=24\pm 2$ festgestellt werden.

Cytophotometrische Untersuchungen ergaben einen DNA-Gehalt von 0.99 pg (1C) für die Diploiden und 1.87 pg (1C), also fast den doppelten Wert, für die Tetraploiden.

Selbstfertilitätstests und Kreuzungsversuche wurden an ausgewählten Vertretern der Diploiden und Tetraploiden durchgeführt. Diese zeigten, daß die Pflanzen selbststeril sind und daß kaum genetische Kreuzungsbarrieren, auch zwischen verschiedenen Ploidiestufen (es konnten auch künstliche Triploide erzeugt werden), bestehen.

In einer umfangreichen biometrischen Analyse wurden an 424 herbarisierten Pflanzen jeweils 60 großteils quantitative Merkmale erfaßt. Unter Anwendung der Diskriminanzanalyse, einem wichtigen multivariaten Verfahren zur Auftrennung vorgegebener Gruppen, wurde teilweise mit der Vorgangsweise einer explorativen Datenanalyse eine

Ordination von Sippen der *B. laevigata* s.l. erreicht. Dabei wurde durch die Diskriminanzanalyse eine sehr anschauliche Darstellungsform der Beziehungen zwischen den Gruppen erreicht. Es konnten drei morphologische Grundtypen herausgearbeitet werden. In einem weiteren Schritt wurden diesen Grundtypen weitere Objekte durch die Klassifikation mittels Diskriminanzanalyse zugeordnet.

Als Ergebnis dieser multivariaten Analysen konnten im Untersuchungsgebiet schließlich als Unterarten der *B. laevigata* die beiden diploiden subsp. *austriaca* und subsp. *kernerii* sowie die tetraploide subsp. *laevigata* unterschieden werden. Dabei umfaßt subsp. *laevigata* ein sehr großes Verbreitungsgebiet, nämlich das aller Tetraploiden in den Alpen, den Abruzzen, den Dinarischen Gebirgen und den Ostkarpaten. Einige diploide Populationen aus den nördlichen und nordöstlichen Bereichen des Untersuchungsgebietes konnten nicht eindeutig systematisch zugeordnet werden. Auch die systematische Gliederung der *B. laevigata* in Südwesteuropa ist noch ungeklärt. Die Tetraploiden und Hexaploiden aus dem Kantabrischen Gebirge zeigen jedenfalls starke Ähnlichkeiten zu subsp. *laevigata*.

Insgesamt hat sich also die Methode der Diskriminanzanalyse zur Klärung der Beziehungen zwischen sehr variablen und überwiegend durch quantitative Merkmale unterschiedenen Sippen ausgezeichnet bewährt.

Für die fachliche Beratung danke ich meinen Lehrern W. TITZ (1983 verstorben), F. EHRENDORFER, W. TIMISCHL (TU Wien) und J. GREILHUBER. I. EBERT und L. SCHRATT-EHRENDORFER bin ich für mannigfaltige Unterstützung bei der Durchführung meiner Untersuchungen dankbar. Weiters gilt mein Dank A. POLATSCHKEK (Naturhistorisches Museum Wien), der einen großen Teil des Untersuchungsmaterials gesammelt hat, sowie allen anderen an dieser Stelle ungenannt bleibenden Sammlern und Herbarkustoden.

9. Summary

The polyploid complex of *Biscutella laevigata* s.l. (*Brassicaceae*) shows a very great variation in its mainly quantitative discriminating characters. This variability was analyzed in an extensive morphometric study combined with caryological investigations.

Chromosome counts for 205 different populations showed that the tetraploids ($2n=36$) are distributed throughout the Alps and the

mountain ranges of Southeastern Europe, while the diploids ($2n=18$) mainly occur in the regions north and east of the Alps, but are absent in the area south of them. Hexaploid ($2n=54$) and new tetraploid counts are presented for the Cantabrian Cordillera, new diploid counts for the Pyrenees. Genome size measurements showed that the tetraploids (1.87 pg-1C) have almost the twofold DNA-value of the diploids (0.99 pg-1C).

Crossing experiments with some selected individuals of different systematic groups revealed complete selfsterility. Hybrids could be raised. Even triploids emerged after crossing diploids and tetraploids. Therefore no primary genetic barriers seem to exist within *B. laevigata* s.l.

For the multivariate morphometric study 60 characters were recorded from 424 dried specimens. The evaluation was done by means of discriminant analysis, a powerful multivariate technique for optimal separation of predefined groups. The analysis was carried out in several steps and led to the ordination of three systematic groups, which are regarded as three subspecies of *B. laevigata* s.l.: subsp. *austriaca*, subsp. *kernerii* (both diploid) and subsp. *laevigata* (tetraploid). In contrast to previous systematic views the tetraploids should not be split up further, but should be conceived as one infraspecific taxon.

10. Literatur

- BLACKITH, R.E., REYMENT, R.A., 1971: Multivariate morphometrics. - New York: Academic Press.
- BENNETT, M.D., SMITH, J.B., 1976: Nuclear DNA amounts in angiosperms. - Philos. Trans. Roy. Soc. London B, **274**: 227-274.
- BRESINSKY, A., 1983: Die Trockenrasen des Lechfeldes: Arteninventar und Konsequenzen für den Schutz von Pflanzenarten. - Schutz von Trockenbiotopen: Trockenrasen, Triften und Hutungen. - Laufener Seminarbeiträge **1983(6)**: 33-54.
- BRESINSKY, A., GRAU, J., 1970: Zur Chorologie und Systematik von *Biscutella* im Bayerischen Alpenvorland. - Ber. Bayer. Bot. Ges. **42**: 101-108.
- DEICHSEL, G., TRAMPISCH, H.J., 1985: Clusteranalyse und Diskriminanzanalyse. - Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verlag.
- DELAY, J., 1971: Orophytes. - Inform. Ann. Caryosyst. Cytogénét. (Strasbourg) **5**: 17-28.

- DIXON, W.J., BROWN, M.B., ENGELMAN, L., FRANE, J.W., HILL, M.A., JENNRICH, R.I., TOPOREK, J.D., (Eds.) 1981: BMDP statistical software. - Berkeley, Los Angeles: University of California Press.
- DOBZANSKA, J., 1955: Badania florystyczno-ekologiczne nad róslinnoscia galmanowa okolic Boleslawia i Olkusza. - Acta Soc. Bot. Pol. **24**: 357-416.
- DÖRNER, M., 1985: Untersuchungen zur Kenntnis der bayerischen Sippen von *Biscutella laevigata* L. - Wiss. Prüfung für das Lehramt, München.
- EHRENDORFER, F., 1958: Die geographische und ökologische Entfaltung des europäisch-alpinen Polyploidkomplexes *Galium anisophyllum* VILL. seit Beginn des Quartärs. - Uppsala Univ. Arsskr. **1958**: 176-181.
- FISHER, R.A., 1936: The use of multiple measurements in taxonomic problems. - Ann. Eugenics **7**: 179-188.
- FLURY, B., RIEDWYL, H., 1983: Angewandte multivariate Statistik. - Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- GASSER, M., 1988: Morphologische Untersuchungen an zwei *Biscutella laevigata*-Populationen auf verschiedenen Gesteinsunterlagen. - Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **54**:61-84.
- GERLACH, D., 1977: Botanische Mikrotechnik, 2. Aufl. - Stuttgart: G. Thieme.
- GREILHUBER, J., 1986: Severely distorted Feulgen-DNA amounts in *Pinus (Coniferophytina)* after nonadditive fixations as a result of meristematic self-tanning with vacuole contents. - Can. J. Genet. Cyt. **28**: 409-415.
- GREILHUBER, J., 1987: "Self-tanning" - a new and important source of stoichiometric error in cytophotometric determination of nuclear DNA content in plants. - Pl. Syst. Evol. **158**: 87-96.
- GREILHUBER, J., SPETA, F., 1985: Geographical variation of genome size at low taxonomic levels in the *Scilla bifolia* alliance (*Hyacinthaceae*). - Flora **176**: 431-438.
- GUINEA, E., 1968: Iconographia *Biscutellarum* novarum Peninsulae Ibericae (subseries *Pygmaeae*). - Collect. Bot. (Barcelona) **7**: 539-549.
- GUINEA, E., HEYWOOD, V.H., 1964: *Biscutella* L. - In TUTIN, T.G., et al.: Flora Europaea, **1**, pp. 325-330. - Cambridge: Cambridge University Press.
- HESS, H.E., LANDOLT, E., HIRZEL, R., 1971 ("1970"): Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete, **2**. - Basel, Stuttgart: Birkhäuser.
- HEYWOOD, V.H., 1964: Flora Europaea - Notulae systematicae ad Floram Europaeam spectantes No. **4**. - Feddes Repert. **69**: 142-154.
- HULL, C.H., NIE, N.H., 1981: SPSS update 7-9, new procedures and facilities for releases 7-9. - New York, St.Louis: McGraw Hill.
- KÖNIG, C., 1988: Biometrische und karyosystematische Untersuchungen am Polyploidkomplex *Biscutella laevigata* s.l. - Dissertation, Inst. Bot. Univ. Wien.

- KÖNIG, C., 1994: Brillenschötchen, *Biscutella*. - In ADLER, W., OSWALD, K., FISCHER, R.: Exkursionsflora von Österreich, p. 610. - Stuttgart, Wien: Ulmer.
- KÖNIG, C., EBERT, I., GREILHUBER, J., 1987: A DNA cytophotometric and chromosome banding study in *Hedera helix* (*Araliaceae*), with reference to differential DNA replication associated with juvenile-adult phase change. - *Genome* **29**: 498-503.
- KREINECKER, F., 1976: Merkmalsanalyse der tetraploiden *Biscutella laevigata* subsp. *laevigata* und ihrer möglichen diploiden Elternsippen. - Hausarbeit, Inst. Bot. Univ. Wien.
- MACHATSCHKI-LAURICH, B., 1926: Die Arten der Gattung *Biscutella* L. Sectio *Thlaspidium* (Med.) DC. - *Bot. Arch.* **13**: 1-115.
- MALINOWSKI, E., 1910: Monographie du genre *Biscutella* L. 1. Classification et distribution géographique. - *Bull. Acad. Sci. Cracovie, Series B* (**1910**): 111-139.
- MANTON, I., 1934: The problem of *Biscutella laevigata* L. - *Z. Indukt. Abstammungs- Vererbungsl.* **67**: 41-57.
- MANTON, I., 1937: The problem of *Biscutella laevigata* L. II. The Evidence from Meiosis. - *Ann. Bot.* **1**: 439-462.
- MARKGRAF, F., 1961: *Biscutella* L. - In HEGI, G., (Ed.): *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, 2. Aufl., 4/1, pp. 391-401. - München: C. Hanser Verlag.
- NIE, N.H., HULL, C.H., JENKINS, J.G., STEINBRENNER, K., BENT, D.H., 1975: SPSS: statistical package for the social sciences, 2. Aufl. - New York, St. Louis: McGraw- Hill.
- NIKLFIELD, H., 1978: Grundfeldschlüssel für die Kartierung der Flora Mitteleuropas, südlicher Teil. - Wien: Inst. Bot. Univ. Wien.
- OLOWOKUDEJO, J.D., 1980: Systematic studies in the genus *Biscutella* L. - Ph.D. thesis, University of Reading, Reading, England.
- OLOWOKUDEJO, J.D., 1985: Scanning electron microscopy of fruits in the genus *Biscutella* L. (*Cruciferae*). - *Phytomorphology* **35**: 273-286.
- OLOWOKUDEJO, J.D., 1986: The taxonomic importance of nectary variation in the genus *Biscutella* L. - *Feddes Repert.* **97**: 837-845.
- OLOWOKUDEJO, J.D., 1987: Taxonomic value of petiole anatomy in the genus *Biscutella* L. (*Cruciferae*). - *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* **57**: 307-320.
- OLOWOKUDEJO, J.D., HEYWOOD, V.H., 1984: Cytotaxonomy and breeding system of the genus *Biscutella* (*Cruciferae*). - *Pl. Syst. Evol.* **145**: 291-309.
- PENIAŠTEKOVÁ, M., 1987: Taxonomicko-chorologická charakteristika druhov z okruhu *Biscutella laevigata* v Československu. (Taxonomical and chorological characteristics of the species *Biscutella laevigata* in Czechoslovakia). - *Acta Bot. Slovaca, Ser. A*, **10**: 7-95.

- PRICE, H.J., BACHMANN, K., CHAMBERS, K.L., RIGGS, J., 1980: Detection of intra-specific variation in nuclear DNA content in *Microseris douglasii*. - Bot. Gaz. **141**: 195-198.
- PRICE, H.J., CHAMBERS, K.L., BACHMANN, K., 1981: Geographic and ecological distribution of genomic DNA content variation in *Microseris douglasii* (Asteraceae). - Bot. Gaz. **142**: 415-426.
- RAFFAELLI, M., FIESOLI, P., 1993: *Biscutella* L. ser. *laevigatae* MALIN. (Cruciferae) in Toscana. Indagini morfobiotometriche e tassonomiche. - Webbia **47**: 55-78.
- SACHS, L., 1978: Angewandte Statistik, 5. Aufl. - New York, Heidelberg, Berlin: Springer.
- SCHÖNFELDER, P., 1968a: Adalpin - dealpin ein historisch-chorologisches Begriffspaar. - Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem. **13**: 5-9.
- SCHÖNFELDER, P., 1968b: Chromosomenzahlen einiger Arten der Gattung *Biscutella* L. - Österr. Bot. Z. **115**: 363-371.
- SCHÖNFELDER, P., 1970: Südwestliche Einstrahlungen in der Flora und Vegetation Nordbayerns. - Ber. Bayer. Bot. Ges. **42**: 17-100.
- SCHUBÖ, W., UEHLINGER, H.-M., 1986: SPSSX: Handbuch der Programmversion 2.2. - Stuttgart, New York: G. Fischer.
- SNEATH, P.H.A., SOKAL, R.R., 1973: Numerical taxonomy. - San Francisco: W.H. Freeman.
- SOKAL, R.R., 1965: Statistical methods in systematics. - Biol. Rev. **40**: 337-391.
- TITZ, W., 1965: Vergleichende Untersuchungen über den Grad der somatischen Polyploidie an nahe verwandten diploiden und polyploiden Sippen einschließlich der Cytologie von Antipoden. - Österr. Bot. Z. **112**: 102-172.
- TITZ, W., 1982: Über die Anwendbarkeit biomathematischer und biostatistischer Methoden in der Systematik (mit besonderer Berücksichtigung multivariater Verfahren). - Ber. Deutsch. Bot. Ges. **95**: 149-154.
- TITZ, W., 1984: Morphometrische Studien an *Valeriana officinalis* s.l. II. Ordination durch Diskriminanzanalyse. - Bot. Helvet. **94/1**: 67-80.
- TITZ, W., TIMISCHL, W., TITZ, E., 1983: Morphometrische Studien an *Valeriana officinalis* s.l. I. Auswahl, Analyse und Aufbereitung der Merkmale. - Pl. Syst. Evol. **141**: 313-339.
- TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N.A., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M., WEBB, D.A., 1964: Flora Europaea, 1, Map 1. - Cambridge: Cambridge University Press.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biosystematics and Ecology](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): König Christiane

Artikel/Article: [Biometrische und karyosystematische Untersuchungen am Polyploidkomplex *Biscutella laevigata*. 1-84](#)