©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen
Band 23, S. 157–167, 1997

Zur Morphologie, Systematik und Verbreitung des Polyploidkomplexes *Thlaspi perfoliatum* L. [*Microthlaspi perfoliatum* (L.) F. K. Meyer] in Deutschland

Marcus Koch

Kurzfassung: Die Verbreitung unterschiedlicher Cytotypen innerhalb des *Thlaspi perfoliatum* Polyploidkomplexes in Deutschland wurde untersucht. Morphologische Beschreibungen der Frucht ermöglichen eine weitgehende Trennung der diploiden von den polyploiden Cytotypen. Die systematische Stellung der Sippen innerhalb der Gattung *Microthlaspi* F. K. Meyer und der Sammelgattung *Thlaspi* s. l. wird diskutiert, und die Entstehungs- und Verbreitungsgeschichte des Polyploidkomplexes wird erläutert.

Abstract: The distribution of different cytotypes within the *Thlaspi perfoliatum* polyploid complex has been investigated in Germany. Morphological descriptions of fruit characters enable the recognition and separation of diploids and polyploids. The systematic position of the cytotypes in respect to genus *Microthlaspi* F. K. Meyer and genus *Thlaspi* in a broad sense is discussed. Origin and life history of the polyploid complex is outlined.

Keywords: Brassicaceae, *Thlaspi perfoliatum, Microthlaspi,* distribution, evolution

Autor:
Dr. M. Koch, Oststr. 11, D-49170 Hagen a.T.W.

1 Einleitung

1.1 Systematik

Die herkömmlicherweise unter der Gattung *Thlaspi* L. (z.B. Schultze-Motel 1986) zusammengefaßten Taxa stellen ein Konglomerat unterschiedlichster Sippen dar. Eine Zusammenfassung und ein historischer Abriß der Systematik der Gattung *Thlaspi* s. l. findet sich bei Meyer (1979). Hauptsächlich auf der Basis von Unterschieden in der Fruchtform und Lebensform wird die Gattung *Thlaspi* in drei bis fünf Sektionen eingeteilt (Clapham 1964, Hedge 1965, Schulz 1936). Gerade die Fruchtform zeigt aber in den verschiedenen Linien der Brassicaceen konvergente Ausbildungen (Eigner 1973, Hayek 1911), so auch in *Thlaspi* (Meyer 1979), die zu falschen systematischen Schlußfolgerungen führten. Eine radikale Revision der Gattung *Thlaspi* s. l. wurde von Meyer (1973, 1979) durchgeführt. Als morphologischer Merkmalskomplex wurde die Anatomie der Samenschale untersucht und die Sammelgattung in 12 verschiedene Gattungen unterteilt. Nur sechs Arten von insgesamt 107 beschriebenen verblieben in der Gattung *Thlaspi* L. s. str. Hierzu zählt aus der mitteleuropäischen Flora das weit verbreitete *Thlaspi arvense* L. sowie *Thlaspi alliaceum* L. als sporadisch auftretender Neophyt.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Die Gattung *Microthlaspi* vereint nach Meyer (1973) vier Arten: *M. natolicum* (Boiss.) F. K. Meyer, *M. granatense* (Boiss. et Reut.) F. K. Meyer, *M. umbellatum* (Steven ex Dc.) F. K. Meyer und *M. perfoliatum* (L.) F. K. Meyer. Sie sind charakterisiert durch bis an die Grundblätter reichende Parakladien, deren Ausbildung unter natürlichen Bedingungen größtenteils unterdrückt wird. Alle Vertreter sind annuell, und *T. perfoliatum* ist zumindest in Mitteleuropa winterannuell. Die Blätter zeichnen sich durch leichte Sukkulenz aus. Die Blüten zeigen Reduktions-Tendenzen, was funktionell seinen Ausdruck darin findet, daß alle Vertreter selbstfertil und darüber hinaus autogam sind. Lediglich *T. natolicum* hat größere Kronblätter. Die Nektardrüsen liegen schräg als ohrartige Ausbildungen über dem lateralen Staubblatt. Die äußere Epidermis der Samenschale ist verschleimend und bricht beim Quellen teilweise auf (Meyer 1991).

Diese neue Klassifizierung konnte in jüngster Zeit durch molekularbiologische Untersuchungen eindrucksvoll bestätigt werden (Mummenhoff & Zunk 1991, Koch et al. 1993, Mummenhoff & Koch 1994, Mummenhoff et al. 1997). Besonders deutlich wird der artifizielle Charakter der bisherigen Klassifizierung innerhalb von *Thlaspi* s. l. bei Betrachtung der Gattungen *Teesdalia* und *Peltaria*, die sich in *Thlaspi* s. l. einreihen lassen (Zunk et al. 1996) und den polyphyletischen Ursprung der Formengattungen unterstreichen. Gerade diese Betrachtung macht deutlich, daß die Gattung *Thlaspi* wie sie heute gefaßt wird nicht existiert. Eine weitere Gattung aus der neuen Klassifizierung Meyers (1973, 1979) ist Teil der mitteleuropäischen Flora: *Noccaea* Moench, mit Arten wie *Thlaspi caerulescens* J. & C. Presl und *Thlaspi montanum* L. Meyer's Konzept hat sich allerdings bis heute nicht durchsetzen können (Al-Shebaz 1986, Greuter et al. 1986, Schultze-Motel 1986). Lediglich Löve & Löve (1975) führen die Gattungen *Thlaspi* und *Noccaea* für die arktische Flora getrennt auf, und auch Schubert & Vent (1988) führen die Gattungen *Thlaspi, Noccaea* und *Microthlaspi* als eigenständige Taxa.

Das Verbreitungsareal der gesamtem Gattung Microthlaspi sensu Meyer umfaßt Mittel- und Osteuropa sowie die Mediterraneis mit Ausstrahlungen in die nordafrikanischen Atlasländer und das wohl ursprüngliche ostmediterran-vorderasiatische Gebiet. Das größte Areal von allen vier Sippen nimmt *M. perfoliatum* ein. Es reicht von den nordafrikanischen Gebieten über Europa mit einer nördlichen Verbreitungsgrenze in Südengland und Südschweden nach Osteuropa. Die weitere Verbreitung reicht über den Balkan und Vorderasien bis zum Altai.

Im folgenden wird hier der Übersichthalber an der Nomenklatur als *Thlaspi perfoliatum* festgehalten. Innerhalb von *T. perfoliatum* sind schon früh zwei Formen unterschieden worden. So erkannte Jordan (1852) ein *Thlaspi erraticum*. Dies entspricht dem Typus im Herbarium Linné (= *Thlaspi perfoliatum* L. 1753, Schulte-Motel 1986). Die zweite Sippe wurde 1864 von Jordan als *Thlaspi improperum* beschrieben. Markgraf (1958) weist auf eine südlichere Verbreitung dieses Typus hin. Die Schwierigkeiten bei der Unterscheidung dieser Sippen zeigen Hess et al. (1977) auf, die Übergänge zwischen den Merkmalskomplexen vermuten und die Sippen dementsprechend nicht aufgliedern.

1.2 Cytologie

Die ersten Bestimmungen der Chromosomenzahlen an *T. perfoliatum* mit 2n=70 wurden 1932 von Jaretzky an unbekanntem Material vorgenommen. Da die Chromosomen-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

grundzahl in *Thlaspi* s. l. mit n=7 angesetzt wird, muß es sich hierbei um eine Dekaploide gehandelt haben. Die Chromosomenzahl konnte nie wieder bestätigt werden. Polatschek (1966) bestimmte an österreichischem Material 2n=6x=42. Diese Zahl wurde 1968 von Podlech & Deterle aus Afghanistan, 1972 von Polatschek an Material aus der Türkei, 1974 von Majovsky an Material aus der damaligen CSSR, 1979 von Ancev aus Bulgarien, 1978 von Aryavand und 1980 von Maassoumi aus dem Iran, 1981 von Strid & Franzen aus Griechenland, 1983 von Franzen & Gustavson sowie Polatschek aus Griechenland und 1983 von Polatschek aus der damaligen UDSSR bestätigt.

Sehr eindringlich weist Polatschek noch 1983 darauf hin, daß die Angaben bei Favarger et al. aus Marokko mit 2n=14 (1979) und bei Maassoumi (1980) aus dem Iran mit 2n=14 mit Sicherheit auf Fehlbestimmungen beruhen. Auch Aryavand (1978) konnte Diploide im Iran nachweisen. Vermutlich handelte es sich bei diesen Sippen aus dem Iran um *Thlaspi umbellatum* mit einem südkaspischen Reliktareal. Die marokkanischen Angaben beziehen sich auf das T. granatense, welches von Favarger et al. (1979) noch als *T. perfoliatum* ssp. *tineoi* geführt wurde und somit die Verwechslung mit *T. perfoliatum* verursachte. Erst 1988 wurde von Galland & Favarger die Existenz von Diploiden innerhalb des *T. perfoliatum* gezeigt. Es wurden Herkünfte aus Ostdeutschland, Belgien, der Schweiz und Frankreich untersucht. Für die Hexaploiden aus *T. perfoliatum* konnte die weitere Verbreitung in Europa und Nordafrika bestätigt werden. Des weiteren konnte eine tetraploide Population aus Frankreich, gleichsam als Bestätigung einer Angabe von Hill (1982) aus den USA, nachgewiesen werden.

2 Material und Methoden

Es wurden 56 Populationen von *T. perfoliatum* aus Deutschland cytologisch und morphologisch untersucht (Tab. 1). Pro Population wurden je fünf Nachkommen verschiedener Elternpflanzen aus Saatgut angezogen. Die Chromosomenzahlen wurden an Wurzelspitzen nach Giemsa-Färbung bestimmt (Koch et al. 1997). Als morphologisches Merkmal wurde die Fruchtform von jeweils fünf Individuen mit je fünf Früchten einer Population ausgemessen. Dabei wurde das Verhältnis von Fruchtlänge zu Fruchtbreite am äußeren Rand der Flügel bestimmt, sowie das Verhältnis von Länge zu Breite des Septums (s. Abb. 2). Als weiteres Merkmal wurde der Winkel der Ausrandung der Frucht bestimmt. Da der Meßfehler hier relativ groß ist, wurde nur eine Einteilung in die Klassen $\alpha < 90°$ und $\alpha > 90°$ vorgenommen. Herbarbelege aus den Populationen sind im Herbarium des Autors hinterlegt.

3 Ergebnisse

3.1 Cytologie

Es konnten in Deutschland drei Cytotypen bestimmt werden (Abb. 4). Die überwiegende Mehrzahl besitzt den diploiden Chromosomensatz (51 Populationen, Tab. 1). Lediglich in sechs Populationen konnten Hexaploide nachgewiesen werden. Es konnten weiterhin Tetraploide in fünf Populationen gezeigt werden. Besonders bemerkenswert ist das Auftreten von verschiedenen Cytotypen in einer Population. Dieses trifft für alle sechs untersuchten Populationen mit hexaploiden Vertretern aus *T. perfoliatum* zu. In den Populationen Nr. 7a aus Orlamünde in Thüringen, Nr. 35 aus Bad Laer in Niedersachsen und Nr. 36 aus Moritz in der Fränki-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tab. 1: Herkunft und Chromosomenzahlen des untersuchten Pflanzenmaterials von *T. perfoliatum*. Es ist der Sammler oder die Akzessions-Nummer der Cruciferen-Sammlung in Osnabrück (Spezielle Botanik, Fachbereich Biologie/Chemie) mit Angabe des jeweiligen Botanischen Gartens angegeben.

Pop.-Nr.	Lokalität	Herkunft/Sammler	Ploidiestufe
1	Söhnstetten, BW, D	leg. Poschlod	2n=2x=14
2	Hersbruck,Bayern, D	leg. Gerstberger	2n=4x=28
			2n=6x=42
3	Ziegenberg bei Höxter, NRW, D	leg. Koch/Zunk	2n=2x=14
4	Hödinger Tobel, Überlingen, BW, D	leg. Poschlod	2n=2x=14
5	Steinheim, BW, D	leg. Poschlod	2n=2x=14
6	Badberg, Gottenheim, BW, D	leg. Poschlod	2n=2x=14
7a	Orlamünde, Thüringen, D	leg. Koch/Zunk	2n=2x=14
			2n=6x=42
7b	Orlamünde, Thüringen, D	leg. Koch/Zunk	2n=2x=14
7c	Orlamünde, Thüringen, D	B.G. Jena 91-06-121-10	2n=2x=14
8	Hammerhütte, Stadtkyll, Rh-Pfalz, D	leg. Koch	2n=2x=14
9	Herrlingen, BW, D	leg. Poschlod	2n=2x=14
10a	Kötteler Grund, Weismain, Bay, D	leg. Koch	2n=2x=14
10b	Weismain, Bayern, D	leg. Koch	2n=2x=14
11a	Kahla, Thüringen, D	leg. Koch/Zunk	2n=2x=14
11b	Kahla, Thüringen, D	B.G. Jena 93-06-120-10	2n=2x=14
12	Reichenberg bei Würzburg, Bay, D	leg. Koch/Zunk	2n=4x=28
			2n=6x=42
13	Irndorf, BW, D	leg. Poschlod	2n=2x=14
14a	Kuppe Staffelberg, Staffelstein, Bay, D	leg. Koch	2n=2x=14
14b	Staffelstein, Bay, D.	leg. Koch	2n=2x=14
14c	Vierzehnheiligen-Staffelstein, Bay, D	leg. Koch	2n=2x=14
15	Unterjesingen bei Tübingen, BW, D	leg. Hurka	2n=2x=14
16	Wanne bei Pfuhlingen, BW, D	leg. Poschlod	2n=2x=14
17	Fischersdorf, Thüringen, D	leg. Koch/Zunk	2n=2x=14
18	Bitburg, Rh-Pfalz, D	leg. Koch	2n=2x=14
19	Merklingen, BW, D	leg. Poschlod	2n=2x=14
20	Wachstedt, Sachsen, D	B.G. Leipzig 90-08-148-10	2n=2x=14
21	Kamenz, Sachsen, D	B.G. Halle 87-04-018-10	2n=2x=14
22	Oberelsungen, Hessen, D	leg. Zunk	2n=4x=28
23	Jena, Thüringen, D	B.G. Leipzig 90-08-149-10	2n=2x=14
24	Tuttlingen, BW, D	leg. Poschlod	2n=2x=14
25	Bayreuth, Bay, D	leg. Zunk	2n=2x=14
26	Poppendorf Markt Rattelsdorf, Bay, D	leg. Koch/Zunk	2n=2x=14
27	Kleinziegenfelder Tal,Bayreuth, Bay, D	leg. Koch	2n=2x=14
28	Bopfingen, BW, D	leg. Koch/Zunk	2n=2x=14
29	Dokkendorf bei Bitburg, Rh-Pfalz, D	leg. Koch	2n=2x=14
30	Bad Frankenhausen, Sachsen, D	B.G. Leipzig 92-11-031-10	2n=2x=14
31	Biesendorf bei Engen, BW, D	B.G. Konstanz 90-14-134-10	2n=2n=14
32	bei Orlamünde, Thüringen, D	leg. Koch/Zunk	2n=2x=14
33	Vierzehnheiligen, Bay, D	leg. Koch	2n=2x=14
34	Muggendorf, Bay, D	leg. Koch	2n=2x=14
35	Bad Laer, Niedersachsen, D	leg. Koch	2n=2x=14
			2n=6x=42
36	Moritz, Bayern, D	leg. Koch	2n=2x=14
			2n=6x=42
37	Pettstadt a.d. Regnitz, Bayern, D	leg. Koch	2n=4x=28
38	Diedorf, Thüringen, D	BG Mühlhausen 91-11-036-10	2n=2x=14
39	Niederehe bei Gerolstein, Rh-Pfalz, D	leg. Koch	2n=2x=14
40	Drügendorf-Eschlipp, Bayern, D	leg. Möllenkamp	2n=2x=14
41	Friedingen-Emerfeld, BW, D	leg. Koch	2n=2x=14
42	Hayingen-Orgelfeld, BW, D	leg. Möllenkamp	2n=2x=14
43	Warmtal bei Riedlingen, BW, D	leg. Möllenkamp	2n=2x=14
44	Sommerhausen bei Würzburg, Bay, D	leg. Zunk	2n=4x=28
			2n=6x=42
45	Burg Gleichen, Thüringen, D	B.G. Jena 93-06-121-10	2n=2x=14
46	Bürgel bei Jena, Thüringen, D	B.G. Jena 93-06-119-10	2n=2x=14
47	Cospeda, Thüringen D	B.G. Gera 94-103-10-94-0	2n=2x=14
48	Meersburg, Bodensee, BW, D	leg. Plantholt	2n=2x=14
49	Nitzbachtal bei Mayen, Rh.-Pf, D	leg. Koch	2n=2x=14
50	Rheinauen bei Breisach, BW, D	leg. Koch	2n=2x=14

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

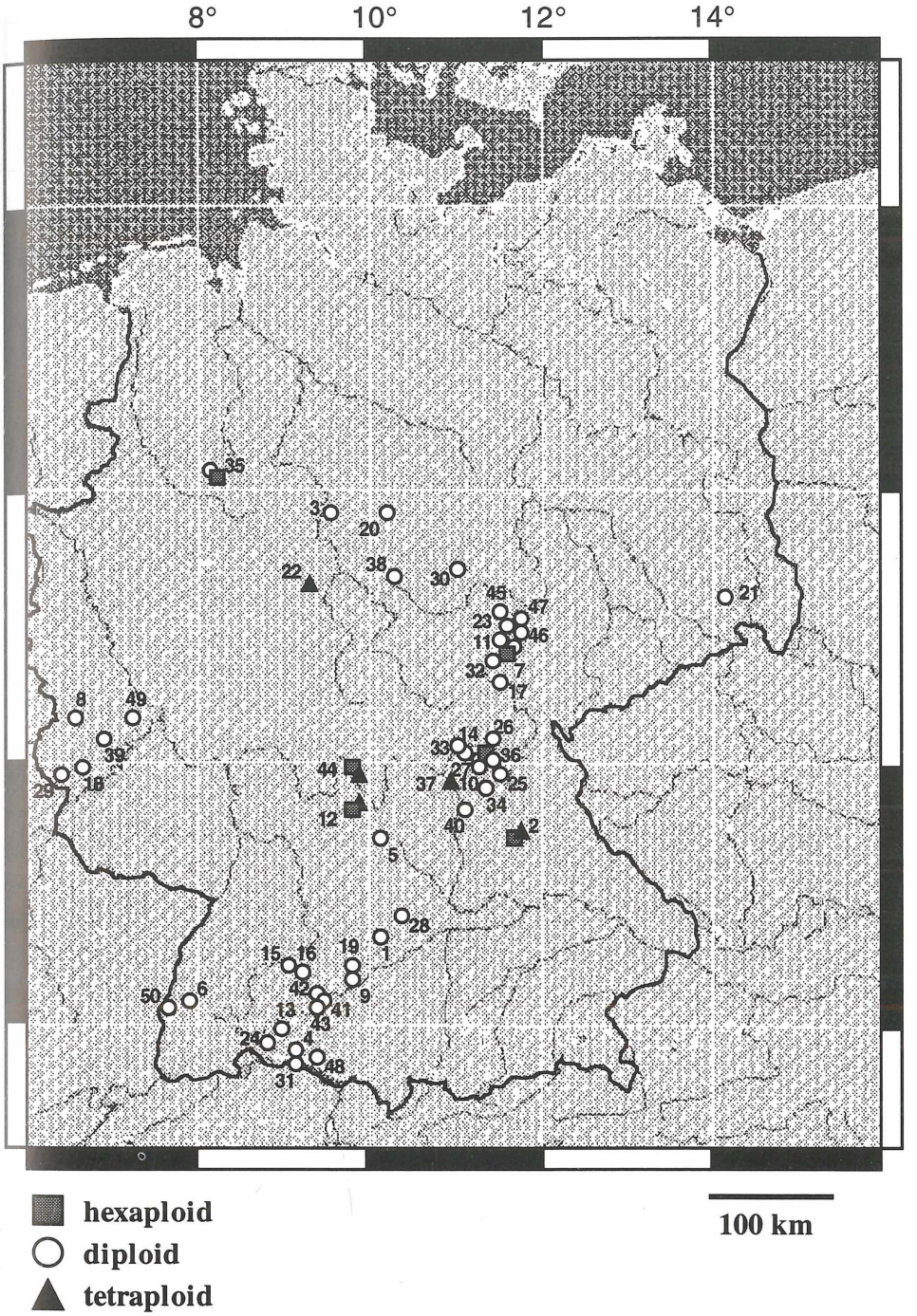

Abb. 1: Verbreitung der untersuchten Cytotypen von *T. perfoliatum* in Deutschland. Die Populationsnummern entsprechen denen in Tab. 1.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tab. 2: Morphometrische Daten der Fruchtausmessungen an den Cytotypen von *T. perfoliatum*.[1)]

Cytotyp	Stichprobe: Individuen/Schötchen	Quotient[1)]	Durchschnitt	σ	Minimum	Maximum
2n=2x=14	248/1240	B	1,44	0,14	1,20	1,71
		F	1,62	0,16	1,33	1,86
2n=6x=42	17/85	B	1,24	0,11	1,13	1,41
		F	1,21	0,14	1,02	1,51
2n=4x=28	15/75	B	1,12	0,07	1,04	1,22
		F	1,13	0,07	1,03	1,23

1) B: Verhältnis von Länge zu Breite des Schötchens, F: Verhältnis von Länge zu Breite des Septums (vergleiche Abb. 2).

schen Schweiz, Bayern, erscheinen hexaploide zusammen mit diploiden Individuen. Allerdings waren die Cytotypen am Blomberg in Bad Laer etwa 20 m voneinander getrennt. Mit tetraploiden Individuen waren hexaploide Vertreter von *T. perfoliatum* aus Hersbruck in Bayern (Nr. 2), und Reichenberg (Nr. 12) und Sommerhausen (Nr. 44) bei Würzburg, Bayern, vergesellschaftet.

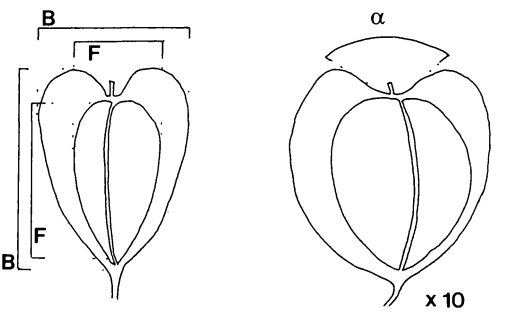

Abb. 2: Schematisierte Fruchtformtypen der Diploiden (links) und Polyploiden (rechts) in *T. perfoliatum*. Zur Darstellung von B, F und α siehe Text.

3.2 Morphologie

Bei allen polyploiden Individuen konnte im Gegensatz zu den diploiden eine deutliche Rotfärbung der Cotyledonenunterseite beobachtet werden. Im wesentlichen konnte die Beschreibung für den Typus *Thlaspi erraticum* (Schultze-Motel 1986) mit stumpfen und mehr oder weniger völlig ganzrandigen Stengelblättern mit stumpflichen Öhrchen sowie mit Schötchen, die länger als breit mit schmalem Ausschnitt sind, bestätigt werden. Dieser Morphotyp korreliert mit dem diploiden Cytotyp. Die Polyploiden entsprechen weitgehend dem *Thlaspi improperum*-Typus. Hier sind die Pflanzen dunkler, oft rötlich überlaufen. Die Stengelblätter sind spitz, deutlicher gezähnt und mit spitzlichen Öhrchen (Schultze-Motel 1986). Die Schoten sind so breit wie lang mit breitem Ausschnitt. Die Polyploiden zeigen aber Übergänge in den Merkmalsausprägungen zu den Diploiden. Um so schwerer ist es, Pflanzen vom Naturstandort zu determinieren. Die Ausmessungen der Frucht zeigen eine deutlichere Trennung der zwei Morpho- und Cytotypen (Tab. 2). In Abb. 2 sind die schematisierten Fruchtformen dargestellt. Charakteristisch ist ebenfalls der bei den Diploiden stets unter 90° liegende Winkel α (s. Abb. 2) der Fruchtausrandung, der bei den Polyploiden bei fast 95% der untersuchten Individuen deutlich über 90° lag.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

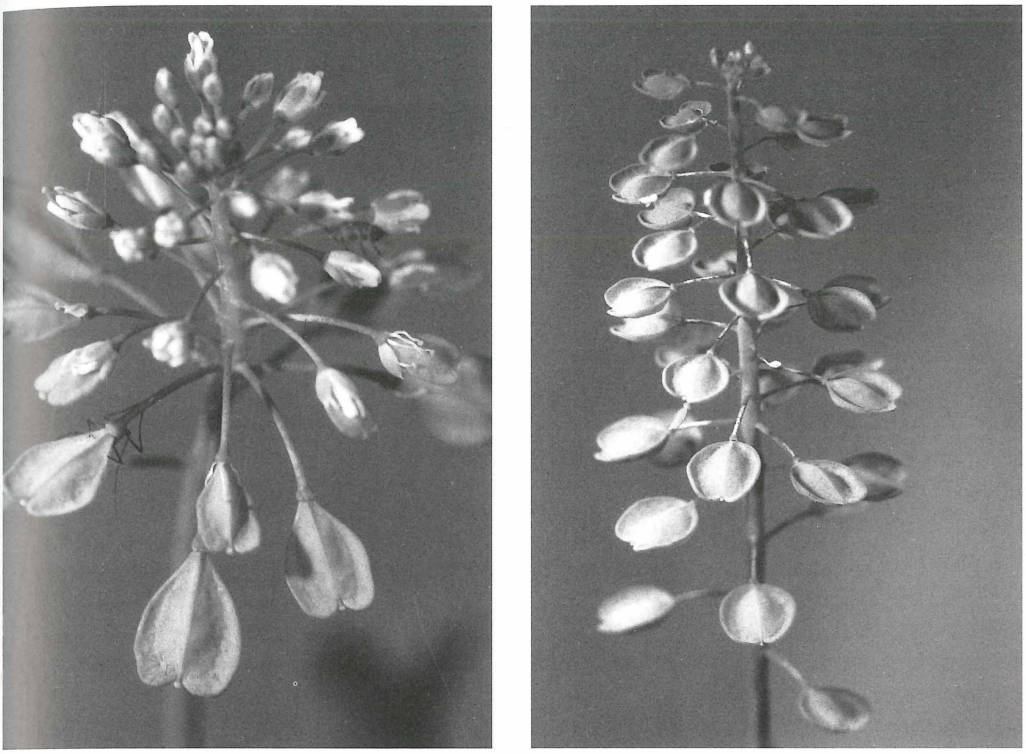

Abb. 3: Diploider (links) und hexaploider (rechts) Cytotyp der *T. perfoliatum* Population Nr. 35 aus Bad Laer, Niedersachsen.

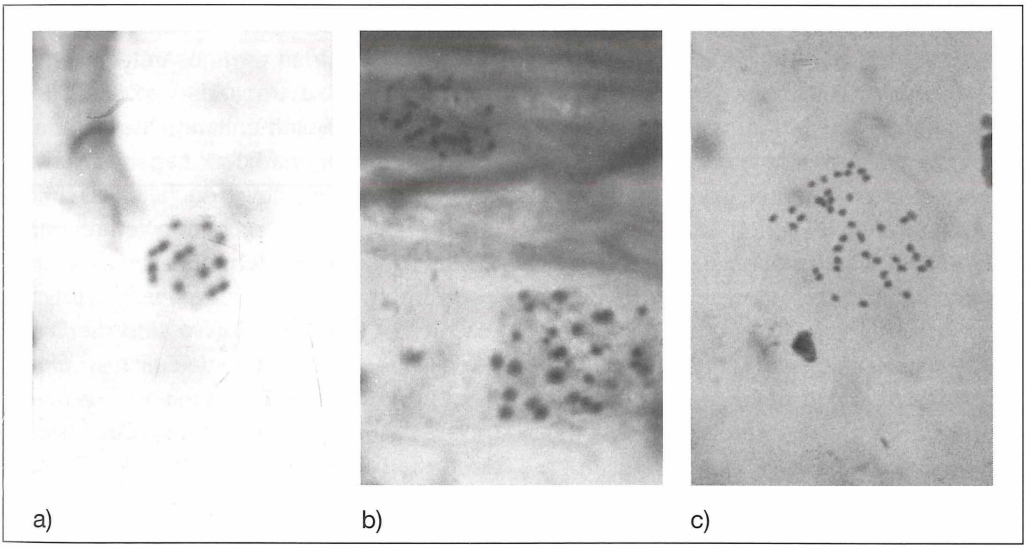

Abb. 4: Chromosomenpräparate an Wurzelspitzen (Metaphasestadien) von *T. perfoliatum* nach Giemsa-Färbung. a) diploid, 2n=14, b) tetraploid, 2n=28, c) hexaploid, 2n=42.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

4 Diskussion

4.1 Morphologische und cytologische Differenzierung

Die ersten Nachweise von Diploiden aus *T. perfoliatum* in Deutschland wurden an vier Populationen aus Thüringen von Galland & Favarger (1988) erbracht. Die von Jordan (1852, 1864) als Kleinarten und Markgraf (1958) als Varietäten innerhalb des *Thlaspi perfoliatum* geführten *T. erraticum* und *T. improperum* lassen sich nach Galland & Favarger (1988) nicht zweifelsfrei den diploiden und den polyploiden Cytotypen zuordnen. In einer morphometrischen Analyse (Galland & Favarger 1990) wurden Blattmerkmale (Verhältnis von Stengelblattlänge zu Breite), die Styluslänge sowie der Winkel der Ausrandung der Fruchtflügel im Bereich des Stylus untersucht. Insgesamt wurden 24 polyploide und lediglich 2 diploide Populationen aus Frankreich und der Schweiz berücksichtigt. Auffallend sind hier die deutlich breiteren Blätter der Diploiden. Die Variabilität der Styluslänge ist bei den Diploiden geringer (0.18–0.24 mm), und das Mittel liegt im Maximumbereich der Polyploiden (Variabilität der Polyploiden: 0.10–0.25 mm). Der Ausschnitt in der Fruchtrandung liegt mit 61–105° ebenfalls in einem engeren Rahmen, aber dennoch innerhalb der, wenn auch deutlich größeren, Variabilität der Polyploiden (66–163°). Gerade die letzten zwei Merkmale machen deutlich, daß eine Zuordnung in den Übergangsbereichen schwierig ist, da die Merkmale der Diploiden jeweils einen Extrembereich der Polyploiden repräsentieren. Eine klare morphologische Trennung ergab sich vor allem zwischen den mediterran verbreiteten Polyploiden und den mitteleuropäischen Diploiden. Hexaploide Individuen aus Frankreich und der Schweiz waren schlechter von den Diploiden aus dieser Region zu trennen. Die hier gewonnenen Daten der Fruchtausmessungen zeigen ein ähnliches Bild. Darüberhinaus lassen sich die tetraploiden Individuen morphologisch nicht von den hexaploiden trennen. Die Cytotypen (diploid versus polyploid) lassen sich aber molekularbiologisch ganz eindeutig in zwei Typen untergliedern (Koch et al. 1993, Koch 1995). Das Ausmaß dieser Differenzierung ist vergleichbar mit derjenigen, die normalerweise morphologisch gut getrennte Arten charakterisiert. In den molekularen Analysen sind die tetraploiden ebenfalls nicht von den hexaploiden Individuen zu trennen. Einen guten Eindruck der morphologischen Verschiedenheit vermitteln die Individuen der diploiden und hexaploiden Teilpopulationen vom Blomberg in Bad Laer (Abb. 3).

4.2 Verbreitung

Die Polyploiden sind in Deutschland seltener als die Diploiden, und sie scheinen im südwestlichen Deutschland weitgehend zu fehlen (Abb. 1). Im Gegensatz dazu erscheinen die diploiden im gesamten Verbreitungsareal. Die tetraploiden konnten demgegenüber lediglich entlang einer Linie von den wärmebegünstigten Lagen zwischen Nürnberg und Würzburg nach Hessen nachgewiesen werden. Die heutige Verbreitung in Deutschland läßt sich aber nur erklären, wenn man das Gesamtareal der Cytotypen betrachtet (Koch 1995). So sind die Diploiden aus *T. perfoliatum* lediglich in Österreich, der Schweiz, Deutschland, Frankreich und Belgien gefunden worden. Die Polyploiden sind im gesamten Areal der Gattung verbreitet, von Nordafrika bis nach Südskandinavien und im gesamten Mediterran-Gebiet von Südspanien bis in die Türkei und weiter nach Westasien (Koch 1995). Die un-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

terschiedlichen Cytotypen kommen im Areal der Diploiden sympatrisch vor. Mischpopulationen mit unterschiedlichen Cytotypen konnten auch von Galland & Waser (1995, persönl. Mitteilung) in Frankreich und der Schweiz nachgewiesen werden. Die heutige Verbreitung des diploiden Cytotypus in den während weiter Epochen des Pleistozäns vergletscherten Gebieten und das Fehlen in den Teilen Europas, die von diesen Vergletscherungen unbeeinflußt geblieben sind, zeigen an, daß der diploide Cytotypus postglazial sein Areal nach Norden ausgeweitet hat. Die heutige Verbreitung in Deutschland ist im wesentlichen auf die großen Kalkgebiete beschränkt. Dieses trifft auch für die Vorkommen in Großbritannien zu, und Rich et al. (1989) diskutieren für diese Populationen ebenfalls eine postglaziale Verbreitungsgeschichte. Glazialrefugien könnten vor allem entlang des Rhônetales gelegen haben, wo heute besonders zahlreiche Mischpopulationen unterschiedlicher Cytotypen gefunden werden (Galland & Waser 1995, persönl. Mitteilung). Das Areal der Polyploiden hat sich postglazial ebenfalls auf die ehemals vergletscherten Gebiete ausgeweitet, so daß wir heute in Mitteleuropa ein überlappendes Areal der Cytotypen beobachten können. Im Gegensatz zu Hultén & Fries (1986) führt Meyer (1979) die westasiatischen Areale ebenfalls auf postglaziale Ausbreitung zurück. Jüngste synanthrope Verschleppungen können ebenfalls nicht ausgeschlossen werden, da die Art Richtung Norden immer enger an Ackersäume auf skelettreichen Kalkböden oder Bahndämme oder kalkhaltige Felsgrusgesellschaften gebunden ist. Gerade diese Lebensräume sind aber in ihrer Existenz besonders an menschliche Einflußnahme gebunden. Die deutlich verschieden gestalteten Areale, sowie die weite Ausbreitung der Polyploiden zeigt ein relativ hohes Alter beider Sippen an; zumal die molekularbiologischen Analysen zeigen, daß die Diploiden nicht aus den Polyploiden hervorgegangen sind (Koch 1995).

4.3 Artbildungsprozesse

Die Cytotypen in *T. perfoliatum* sind ausnahmslos selbstfertil und autogam. Somit wird die genetische Isolation zwischen Individuen selbst in Mischpopulationen durch das Befruchtungsverhalten aufrechterhalten. Dieses zeigt sich auch anatomisch in dem Verhältnis von Pollenzahl zu Eizellen, welches bei vorwiegend selbstenden Pflanzen wie in *T. perfoliatum* stark zugunsten der Eizellen verschoben wird (Boaz et al. 1990). Hybride konnten in Deutschland in den Mischpopulationen auf cytologischer Basis nicht nachgewiesen werden, da in den betreffenden Populationen mit tetraploiden Individuen nur der hexaploide und nicht der diploide Cytotyp auftrat. Die Tetraploiden könnten hier also durch eine hypothetische Reduktion der Chromosomenzahl entstanden sein. Auch auf der Ebene molekularbiologischer Untersuchungen (Koch 1995) konnten keine Hybride innerhalb des *T. perfoliatum* Polyploidkomplexes nachgewiesen werden. Allerdings fanden sich deutliche Hinweise für eine Entstehung der polyploiden Formen aus einer Hybridisierung zwischen alten diploiden Sippen aus *T. perfoliatum* und *T. natolicum* und nachfolgender Polyploidisierung. Da die Sippen um *T. natolicum* jedoch nur im Ostmediterran-Gebiet verbreitet sind und zudem in dieser Region wohl das Ursprungszentrum der Gattung *Microthlaspi* F. K. Meyer zu suchen ist, muß der Entstehungsort des polyploiden *T. perfoliatum* hier angesiedelt werden. Die molekularen Unterschiede deuten auf eine Entstehung des Polyploidkomplexes noch

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

vor den pleistozänen Vergletscherungen hin. Während der Wanderung und Ausbreitung der Cytotypen waren die Polyploiden erheblich erfolgreicher. Die Diploiden sind in den Ursprungsgebieten ausgestorben und nachfolgend in den Glazialrefugien verblieben, von wo aus sie postglazial das heutige Verbreitungsareal eingenommen haben.

Literatur

Al-Shebaz, I.A. (1986): The genera of Lepidieae (Cruciferae, Brassicaceae) in the southeastern United States. – J. Arnold Arbor. 67: 265-311.

Ancev, M.E. (1979): IOPB chromosome number reports LXII. – Taxon 27: 519-535.

Aryavand, A. (1978): Contribution à l'étude des crucifers de l'Iran II. – Bull. Soc. Neuchâtel Sci. Nat. 101: 95-106.

Boaz, M., Plitmann, U. & Heyn, C. C. (1990): The ecogeographic distribution of breeding systems in the crucifers (Brassicaceae) of Israel. – Israel. Journal of Botany 39: 31-42.

Clapham, A.R. (1964): *Thlapsi*. In: Tutin, T. G. Heywood, V. A., Burges, N. H., Valentine, D. H., Walters, S. M. & Webb, D. A. (Hrsg.): Flora Europaea. – Cambridge University Press: Cambridge.

Eigner, J. (1973): Zur Stempel- und Fruchtentwicklung ausgewählter Brassicaceae (Cruciferae) unter neueren Gesichtspunkten der Blütenmorphologie und der Systematik. – Beitr. Biol. Pflanzen 49: 357-427.

Favarger, C., Galland, N. & Küpfer, P. H. (1979): Recherches cytotaxonomique sur la flore orophile du Maroc. – Nat. Monspel. Bot. 29: 1-64.

Franzen, R. & Gustavson, L.-. (1983): Chromosome numbers in flowering plants from the high mountains of Sterea Ellas, Greece. – Willdenowia 13: 101-106.

Galland, N & Favarger, C. (1988): Un complex polyploide meconnu: *Thlaspi perfoliatum* L. agg. (Brassicaceae). – Monogr. Inst. Pirenaico Eco. Jaca 4: 205-211.

Galland, N. & Favarger, C. (1990): *Thlaspi tineoi* Nyman et *T. granatense* Boiss. & Reut.: position systematique et valeur biogeographique de deux taxons ouest-méditerranéens au sein du complexe polyploide *T. perfoliatum* L. (Brassicaceae). – Ecologia Mediterranea XVI: 41-49.

Greuter, W., Burdet, H.M. & Long, G. (1986): Med-Checklist 3. Dicotyledones (Convolvulacea-Labiatae). – Conservatoire et Jardin botanique Genf, Med-Checklist Trust OPTIMA Genf, Botanischer Garten & Botanisches Museum Berlin-Dahlem.

Hayek, A. van (1911): Entwurf eines Cruciferen Systems auf phylogenetischer Grundlage. – Beih. Bot. Centralbl. 27: 127-335.

Hedge, I. C. (1965): Cruciferae. In: P. H. Davis (Hrsg.): Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. 1- Univ. Press: Edingburgh.

Hess, H.E., Landolt, E. & Hirzel, R. (1977): Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Bd. II. 2. Aufl. – Birkhäuser: Basel, Stuttgart.

Hill, L.M. (1982): IOPB chromosome number reports LXXIV. – Taxon 31: 119-128.

Hultén, E. & Fries, M (1986): Atlas of north european vascular plants. Commentary (1063 S.) and Maps (488 S.). – Költz: Königstein.

Jordan, A. (1852): Pugillus Plantarum Novarum: 12.

Jordan, A. (1864): Diagnoses d'Especes Nouv. 1: 250.

Koch, M. (1995): Biogeographie und Artbildung in Polyploidkomplexen. Molekular-systematische Untersuchungen an *Microthlaspi* F. K. Meyer und *Cochlearia* L. (Brassicaceae).- Dissertation Fachbereich Biologie/Chemie Universität Osnabrück: Osnabrück.

Koch, M., Mummenhoff, K. & Zunk, K. (1993): Isoelektrische Fokussierung der Untereinheiten der Rubisco in *Thlaspi* (Brassicaceae): Weitere Hinweise auf eine Formengattung.- Feddes Repert. 104: 371-381.

Koch, M., Hurka, H. & Mummenhoff, K. (1997): Chloroplast DNA restriction site variation and RAPD-analyses in *Cochlearia* (Brassicaceae). Biosystematics and speciation. – Nordic J. Bot. (in press).

Löve, A. & Löve, D. (1975): Cytotaxonomical atlas of the arctic flora. – Cramer: Vaduz.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Maassoumi, A. (1980): Cruciferes de la flore d'Iran, étude caryo-systematique. – Thèse, Univ. Louis Pastuer, Strasbourg.

Majovsky, J. (1974): Index of chromosome numbers of Slovakian flora part 4. – Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comerianae, Bot. 23: 1-23.

Markgraf, F. (1958): Cruciferae. In: Hegi, G. (Hrsg.): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. – Parey: Berlin/Hamburg.

Meyer, F. K. M. (1973): Conspectus der „*Thlaspi*"-Arten Europas, Afrikas und Vorderasiens. – Feddes Repert. 84 (5-6): 449-470.

Meyer, F. K. M. (1979): Kritische Revision der „*Thlaspi*"-Arten Europas, Afrikas und Vorderasiens. I. Geschichte, Morphologie und Chorologie. – Feddes Repert. 90 (3): 129-154.

Meyer, F. K. M. (1991): Seed-coat anatomy as a character for a new classification of *Thlaspi*. – Flora et Vegetatio Mundi IX: 9-15.

Mummenhoff, K. & Koch, M. (1994): Chloroplast restriction site variation and phylogenetic relationships in the genus *Thlaspi* sensu lato (Brassicaceae). – Syst. Bot. 19: 73-88.

Mummenhoff, K & Zunk, K. (1991): Should *Thlaspi* (Brassicaceae) be split? Preminary evidence from isoelectric focusing analysis of Rubisco. – Taxon 40: 427-434.

Mummenhoff, K., Franzke, A. & Koch, M. (1997): Molecular phylogenetics of *Thlaspi* s.l. (Brassicaceae) based on chloroplast DNA restriction site variation and sequences of the internal transcribed spacer of nuclear ribosomal DNA. – Canadian J. Bot. (in press).

Podlech, D. & Deterle, A. (1968): Chromosomenstudien an afghanischen Pflanzen. – Candollea 24: 185-243.

Polatschek, A. (1966): Cytotaxonomische Beiträge zur Flora der Ostalpenländer. – Österr. Bot. Zeitschr. 113: 1-46.

Polatschek, A. (1972): Beiträge zur Cytotaxonomie der Gattung *Thlaspi*. – Österr. Bot. Zeitschr. 121: 206.

Polatschek, A. (1983): Chromosomenzahlen und Hinweise auf Systematik und Verbreitung von Brassicaceae-Arten aus Europa, Nordafrika, Asien und Australien. – Phyton (Austria) 28 (1): 127-139.

Rich, T. C. G., Kitchen, M. A. R. & Kitchen, C. (1989): *Thlaspi perfoliatum* L. (Cruciferae) in the British Isles: distribution. – Watsonia 17: 401-407.

Schubert, R & Vent, W. (1988): Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und BRD. Bd. 4, Kritischer Band. – Volk und Wissen: Jena.

Schultze-Motel, W. (1986): *Thlaspi*. In: W.Schultze-Motel (Hrsg.): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band IV,1.3. Aufl. – Parey: Berlin.

Schulz, O. E. (1936): Cruciferae. In: A. Engler, H. Harms (Hrsg.): Die natürlichen Pflanzenfamilien 2, 17b. – Engelmann: Leipzig.

Strid, H. & Franzen, R. (1981): IOPB chromosome numbers reports LXXIII. – Taxon 30: 829-861.

Zunk, K., Mummenhoff, K., Koch, M. & Hurka, H. (1996): Phylogenetic relationships of *Thlaspi* s.l. (subtribe Thlaspidinae, Lepideae) and allied genera based on chloroplast DNA restriction site variation. – Theor. Appl. Genet. 92: 375-381.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: 23

Autor(en)/Author(s): Koch Marcus

Artikel/Article: Zur Morphologie, Systematik und Verbreitung des Polyploidkomplexes Thlaspi perfoliatum L. [Microthlaspi perfoliatum (L.) F. K. Meyer] in Deutschland 157-167