

# **Genomgrößen-Variation bei Moospflanzen – Methoden, Probleme, biologische Bedeutung**

Johann GREILHUBER, Hermann VOGLMAYR, Eva Maria TEMSCH, Renate  
OBERMAYER und Robert KRISAI

Die Genomgröße (DNA-Gehalt des Chromosomensatzes) ist ein wichtiger biologischer Parameter, der über seinen Einfluss auf Zellgröße und Zellzyklusdauer Anpassungswert besitzt. Untersuchungen an Pflanzen konzentrierten sich bisher fast ausschließlich auf Gefäßpflanzen, vorwiegend Angiospermen, die nahezu 1000-fach variieren. Über Moospflanzen war fast nichts bekannt – ein Zustand, der durch die laufenden Untersuchungen der Autoren beseitigt wird (s. auch die anderen Beiträge in diesem Band). Der vorliegende Beitrag diskutiert die Erkenntnisse, die an Angiospermen gewonnen wurden und kommt zum Schluss, dass bei Moospflanzen die geringe Genomgröße und deren ausserordentlich geringe Variationsbreite (maximal ca. 10-fach) derzeit nur einen begrenzenden Einfluss der Größe der zweigeißeligen Spermien, deren Hauptmasse vom Zellkern gebildet wird und die beweglich bleiben müssen, erkennen lassen. Die methodischen Aspekte der Genomgrößenbestimmung werden vor allem im Hinblick auf häufige Fehlerquellen und ihre Vermeidung diskutiert.

GREILHUBER, J., VOGLMAYR, H., TEMSCH, E. M., OBERMAYER, R. & KRISAI, R. 1999 Genome size variation in bryophytes methods, problems, and biological significance.

Genome size (DNA content of the karyotype) is an important biological parameter which is of adaptive importance via its influence on cell size and the length of the cell cycle. Hitherto, investigations in plants concentrated on tracheophytes, mainly angiosperms, that show almost 1000-fold variation in genome size. Almost nothing was known about bryophytes. This situation changed thanks to investigations by the present authors (see also adequate contributions on this topic in this volume). The present article discusses the evidence for the biological role of genome size as obtained from angiosperms. It is concluded that in bryophytes the small genome size and its narrow range of variation (up to approx. 10-fold) presently only indicates that the size of the biflagellate sperms, whose mass is largely determined by the nucleus and which must remain mobile, may set an upper limit to genome size. The methodological aspects of genome size determination are discussed with emphasis on frequently occurring methodological errors and how to avoid them.

Keywords: Bryophyta, genome size, DNA, Feulgen densitometry, flow cytometry.

## Die biologische Bedeutung der Genomgrößen-Variation bei Pflanzen

Unter Genomgröße versteht man die im Chromosomensatz eines Individuums oder einer Art vorhandene Menge an DNA. Je nachdem, ob man sich über haploide, diploide, unreplizierte oder replizierte Chromosomensätze ausdrücken möchte, spricht man vom 1C, 2C, oder 4C-Wert. Die Größenangabe erfolgt traditionell in pg ( $10^{-12}$  g; ein Wert, der auf einer fiktiven mittleren Basenzusammensetzung der DNA beruht; Abweichungen davon spielen fast keine Rolle) oder anschaulicher und richtiger in Basenpaaren ( $1 \text{ pg} = 0.98 \times 10^9 \text{ bp}$ ). Für die Messung sind derzeit nur zwei Methoden allgemein in Gebrauch: (1) Feulgen Absorptions-Mikroskopphotometrie auf Scanning- oder Video-Basis, und (2) Durchfluss-Zytofluorometrie. In beiden Fällen wird an DNA gebundener Chromophor gemessen und daraus auf die DNA-Menge geschlossen. Die tatsächliche DNA-Menge kann nur durch gleichzeitige Mitverarbeitung eines inneren biologischen Standards bekannter Größe ermittelt werden. Die Methoden sind etabliert und funktionieren, doch erfordern sie Erfahrung, weswegen in der Literatur mehr falsche als richtige Daten existieren. Besonders strittig ist das Ausmaß der Variation innerhalb der Art. Viele Angaben von intraspezifisch variabler Genomgröße beruhen auf Messfehlern (GREILHUBER 1998).

Die biologische Bedeutung der enormen interspezifischen Variation der Genomgröße bei Landpflanzen wurde bisher fast nur an Angiospermen untersucht (z.B. BENNETT 1972, CAVALIER-SMITH 1985, BENNETT & LEITCH 1995). Die Genomgröße ist mit der Zellgröße und der Dauer des Zellzyklus positiv korreliert und hat dadurch Selektionswert. Dies wird durch die Nukleotyp-Hypothese von BENNETT (1972) ausgedrückt, derzufolge nicht nur Umweltfaktoren und die genische Information (Genotyp) den Phänotyp beeinflussen können, sondern auch die physikalisch-mechanischen Parameter des Zellkerns ("Nukleotyp") über ihren Einfluss auf Zellgröße und Zellzyklusdauer. Unter diesen Parametern ist die DNA-Menge des Chromosomensatzes der wichtigste und auch der einzige, der bisher auf seine biologischen Auswirkungen untersucht wurde. Zum Beispiel haben annuelle

bis ephemere Arten wie *Arabidopsis thaliana* besonders kleine Genome. Daher ist eine hohe Zellteilungsrate und damit eine schnelle Entwicklung möglich. Mehrjährige krautige Pflanzen haben im Durchschnitt größere Genome als annuelle. Allerdings können sowohl die Zellteilungsrate als auch die Zellgröße die Entwicklungsgeschwindigkeit in ähnlicher Weise beeinflussen, womit eine Genomgrößenänderung gegenteilige Effekte bewirken könnte, was adaptive Erklärungen etwas komplizieren kann (GREILHUBER 1995). Pflanzen, die schnell eine gewisse Größe erreichen müssen, tun dies effizienter durch größere Zellen (größere Genome) als kürzere Zellzyklen, da eine Verdoppelung der Genomgröße eine Verdoppelung der Zellgröße bewirkt, aber nur eine ca. 30-prozentige Verlängerung des Zellzyklus (BACHMANN & PRICE 1976). Pflanzen mit kleinen Genomen und primär kleinen Zellen setzen Endopolyploidie ein, um größere Zellen in Dauergewebe zu erlangen. Darauf hat NAGL (1976) hingewiesen. Mehrjährige Zwiebel- und Knollenpflanzen gemäßigter Breiten haben oft besonders große Genome, wobei für Frühjahrsblüher allgemein und für die Gattung *Allium* im speziellen ein eigenartiger statistischer Zusammenhang zwischen Blühperiode und Genomgröße nachgewiesen wurde (GRIME & MOWFORTH 1982, LABANI & ELKINGTON 1987, WALDHERR 1992, GREILHUBER 1995): Je früher im Jahr eine Art blüht, desto größer ist ihr Genom. Für letzteres existiert eine interessante Erklärung (GRIME & MOWFORTH 1982), die zumindest für Zwiebel- und Knollenpflanzen plausibel ist. Diese Arten legen ihre Blütenstände bereits in der vorhergehenden Saison unterirdisch an, wobei viel Zeit zur Verfügung steht. Die Heranbildung eines besonders großen Genoms im Lauf der Evolution (Akkumulation von repetitiven Sequenzen) wird durch Selektion nicht verhindert. Bei Eintreten günstiger Bedingungen im Frühjahr werden bei solchen Pflanzen praktisch nur mehr die Zellen durch Wasseraufnahme vergrößert und so die Organe expandiert. Später im Jahr blühende Arten können mitotisches Wachstum und Zellexpansion nicht trennen und brauchen daher kürzere Zellzyklen und somit kleinere Genome. Wichtig ist dabei, dass polyploide Genome gegenüber den verwandten diploiden keine verlängerten Zellzyklen aufweisen (vermutlich weil die für Replikation und Zellwachstum verantwortlichen Gene ebenfalls vervielfacht vorliegen). Polyploide Arten mit kleinem Grundgenom können also die Vorteile von kurzen Zellzyklen und großen Zellen kombinieren (GREILHUBER 1995).

Es gibt auch statistische Zusammenhänge, die noch unbefriedigend erklärt sind. So haben JASIENSKY & BAZZAZ (1995) bei annuellen Gräsern eine

signifikante positive Korrelation zwischen Genomgröße und Produktivitätssteigerung bei erhöhtem CO<sub>2</sub> Angebot festgestellt, während mehrjährige Gräser solches nicht zeigen.

## Methodische Anmerkungen

Fehlerhafte Daten sind in der Literatur über Genomgrößen so häufig anzutreffen, dass es notwendig erscheint, einige Punkte zu erwähnen, die nachweislich zu fehlerhaften Daten geführt haben.

Densitometrische Methoden arbeiten fast ausschließlich mit der Feulgen-Reaktion auf DNA (FEULGEN & ROSSENBECK 1924). Es handelt sich dabei um eine Reaktion von farbloser fuchsin-schwefeliger Säure (Schiff'sches Reagens) mit Aldehydgruppen der Deoxyribose der DNA (die mit saurer Hydrolyse durch Abspaltung der Purine erzeugt werden), wobei eine purpurrote Verbindung entsteht. Ribose bildet keine freien Aldehydgruppen und RNA wird auch durch die Hydrolyse abgebaut und ausgewaschen, womit die Feulgen-Reaktion sehr DNA-spezifisch wird. Die Menge des gebundenen Farbstoffs wird Mikroskop-photometrisch gemessen. Vor Anwendung der Feulgen Densitometrie ist zu ergründen, ob im Material störende Inhaltsstoffe vorhanden sind. Bräunende und insbesondere gerbende Substanzen stören die Stöchiometrie (GREILHUBER 1986). Als Fixativ sind Methanol-Eisessig (ME, 3:1) und ähnliche Gemische oder 4% Formaldehyd (gepuffert, pH 7; 1.5 Stunden; sorgfältiges Auswaschen des ungebundenen Formaldehyds mit ME) geeignet. Bei Moosen ist ME meist unbedenklich. Die Fixierungen sind in 96% Ethanol bei Tiefkühltemperatur aufzubewahren, um hydrolytische Prozesse möglichst einzuschränken. RENZAGLIA et al. (1995) haben für ihre DNA Messungen an Spermien von Moospflanzen ihre Fixierungen in Aqua dest. im Kühlschrank bis zu drei Monate lang aufbewahrt, was in der Pflanzencytologie ausgesprochen unüblich ist. Es bleibt abzuwarten, ob diese unorthodoxe Vorgangsweise die Diskrepanzen zu den Meßwerten von TEMSCH et al. (1998) und VOGLMAYR (Diss., in Vorbereitung), die vom 0.62-fachen bis zum 1.48-fachen reichen, hervorgerufen hat. Es ist weiters erforderlich, einen inneren biologischen Standard parallel zu verarbeiten, so dass alle Schritte der Prozedur möglichst gleichartig auf Testmaterial und Standardmaterial einwirken. Wenig geeignet erscheinen Hühner-Erythrozyten, da sie für den Botaniker schwer erreichbar sind und ausserdem kaum jemals denselben experimentellen Bedingungen unterworfen werden

können wie das pflanzliche Testmaterial. Ausserdem müssen Riegen von Objektträgern verarbeitet werden, was u. a. zu einem gigantischen Mehrverbrauch an Lösungen und Folgekosten führt. Trotzdem verwenden manche Schulen nur Hühner-Erythrozyten (z.B. DHILLON et al. 1977; bei Moospflanzen kürzlich ZOUHAIR & LECOCQ 1998). *Allium cepa*, *Pisum sativum*, *Glycine max* und einige andere Arten sind in der botanischen Cytologie brauchbare Standards (DOLEZEL et al. 1998). Für Moospflanzen sind Standard-Arten mit eher kleinen Genomen empfehlenswert. Die Hydrolyse muss unter exakt kontrollierten Bedingungen erfolgen, und zwar bei niedriger Temperatur und stärkerer Salzsäurekonzentration, und nicht bei höherer Temperatur und schwächerer Konzentration, da letzteres mit einem sehr kurz währenden Färbungs-Optimum verbunden ist. Empfohlen wird Hydrolyse bei 20.0 °C für 60 Minuten mit exakt eingestellter 5N HCl (FOX 1969). Viele Autoren hydrolysieren bei "Raumtemperatur", die bekanntlich sehr verschieden sein kann. Ganz abzulehnen ist die Hydrolyse bei 60 °C und 1N HCl, die häufig angewandt wird (weil sie schneller geht). Falls der Einsatz von mazerierenden Enzymen (Cellulase, Pectinase, Driselase) überhaupt erforderlich sein sollte (meistens ist das ohnehin nicht der Fall), sollte das nach der Feulgen-Färbung geschehen und nicht vorher, um die als Verunreinigung vorhandenen DNAsen nicht wirksam werden zu lassen (s. GREILHUBER & EBERT 1994, VOGLMAYR & GREILHUBER 1999). Die Quetschpräparate werden über Trockeneis o. dgl. vom Deckglas befreit, die Objektträger mit den Zellen darauf werden in Ethanol kurz eingestellt, dann an der Luft getrocknet und unter Lichtabschluss aufbewahrt. Die Messung soll innerhalb weniger Tage nach der Präparation erfolgen. Das Eindecken der Präparate mit Euparal o. ä. wird nicht empfohlen (bei der Lagerung könnten Feulgen-DNA-Fragmente in das halbflüssige Einbettungsmedium entlassen werden). Gemessen wird ohne Deckglas mit Immersion. Es empfiehlt sich, Kerne von bekanntem Replikationsstatus zu messen, bei meristematischem Material also Telophasen oder Prophasen, bei kleinen Genomen auch Metaphasen in Seitenansicht, um eine ausreichende Absorption zu erhalten. Die Zahl der gemessenen Kerne sollte beim Standard nicht geringer sein als beim Testmaterial. Würden diese Regeln eingehalten, würde es kaum zu den Messfehlern kommen, die man in der Literatur finden kann (bis zum 4-fachen des richtigen Wertes, wie bei GREENLEE et al. 1984; eine Darstellung gibt GREILHUBER 1998).

Bei der Durchflusszytometrie wird Gewebe mit einer Klinge unter Beigabe von Isolationspuffer (mit Detergens) zerhackt, wobei Zellkerne freigesetzt

werden. Anschließend wird das Isolat gesiebt, mit RNase verdaut und Farbstofflösung (Propidiumjodid) zugegeben. Die gefärbte Kernsuspension wird in einem kapillaren Strom durch den Fokus einer Aufricht-Fluoreszenzeinrichtung geschickt. Jeder Lichtimpuls, der bei der Passage eines Kerns entsteht, ist dessen DNA-Gehalt proportional. Die Impulse werden gemessen und elektronisch zu einem Histogramm verarbeitet. Auch bei der Durchfluss-Zytometrie gibt es Fehlerquellen, wenn auch nicht so dramatische wie bei der Feulgen-Densitometrie. Klar ist, dass Fluorochrome wie DAPI, obwohl praktisch und für Ploidiemessungen einsetzbar, wegen ihrer Basenspezifität für die Bestimmung von Genomgrößen ungeeignet sind (DOLEZEL et al. 1992). Propidiumjodid ist derzeit das Fluorochrom der Wahl, da es DNA (nach Entfernung der RNA durch RNase) basenunspezifisch färbt. Es ist mit Hg-Lampen etwas besser anregbar als das billigere Ethidiumbromid. Für Messungen der Genomgröße ist bei jedem Test die Mitverarbeitung eines inneren Standards (z. B. Kerne aus Blättern von *Glycine max*) angeraten, da sonst Färbungsunterschiede auftreten können, die eine echte DNA-Variation vortäuschen (GREILHUBER & OBERMAYER 1997). Bei der Durchfluss-Zytometrie sollte die Genomgröße des Standards nicht sehr vom Testmaterial abweichen, da bei großen Unterschieden ein Linearitätsproblem entstehen kann.

Ein genauer methodischer Vergleich von Feulgen-Densitometrie und Durchflusszytometrie, an dem vier Laboratorien beteiligt waren, hat kürzlich gezeigt, dass beide Methoden mit hoher Präzision arbeiten können und äusserst ähnliche Resultate ergeben (DOLEZEL et al. 1998). Der Arbeitsaufwand ist allerdings mit Durchfluss-Zytometrie geringer. Sehr kleine Genome (z. B. von Pilzen), wo die technisch einfach gebauten Lampen-Durchflusszytometer aufgeben müssen, können mit Densitometrie noch gemessen werden (VOGLMAYR & GREILHUBER 1999). Ein großer Vorteil der Densitometrie ist, dass das Material fixiert jahrelang gelagert werden kann, was in der systematisch ausgerichteten botanischen Cytologie einen unschätzbaren Vorteil darstellt.

## **Genomgrößen-Variation bei Moospflanzen**

An Moospflanzen wurden bisher nur ganz wenige und überdies methodisch fragwürdige Untersuchungen gemacht (nämlich RENZAGLIA et al. 1995, ZOUHAIR & LECOCQ 1998; s. oben). Um diese Wissenslücke zu beheben,

wurden nun in einer laufenden Dissertation (VOGLMAYER) bisher an die 270 Herkünfte von 123 Laubmoos-Arten, in einer Diplomarbeit (TEMSCH, in Vorbereitung) 30 *Sphagnum*-Arten, sowie bisher ca. 30 Lebermoos-Arten mit Bildanalyse und Durchfluss-Zytometrie und ergänzend mit Scanning-Densitometrie untersucht. Die 1C Werte der Laubmoose bewegen sich zwischen 0.238 und 2.049 pg, zumeist aber zwischen 0.3 und 0.55 pg, was verglichen mit Angiospermen (0.15 bis >100 pg, 1C) sehr niedrig und von geringer Schwankungsbreite ist. Trotzdem wird der niedrige Wert von 0.15 pg (1C) von *Arabidopsis thaliana* (z. B. ARUMUGANATHAN & EARLE 1991, KRISAI & GREILHUBER 1997) bei Moosen nicht erreicht. Das könnte darauf hinweisen, dass bei Moosen die Anhäufung bzw. Eliminierung von repetitiven (zeitweise mobilen) DNA Sequenzen nicht dieselbe Rolle gespielt hat wie bei den Gefäßpflanzen. Die infraspezifische Variation ist zumeist unbedeutend, sogar Proben der gleichen Art aus Nord-Amerika und Europa sind sehr ähnlich. Ausnahmen kommen aber vor. Das Variationsmuster ist innerhalb von Familien unterschiedlich. So sind z. B. die *Thuidiaceae* sehr einheitlich, während die *Mniaceae* ziemlich streuen. Auch innerhalb von Gattungen (z. B. *Hypnum*) kann es größere Unterschiede geben. Solche Daten sind Ausgangspunkt für Untersuchungen über die nukleotypische Bedeutung der Genomgrößen-Variation bei Moospflanzen.

In einer Detailuntersuchung wurden 30 (d. h., fast alle) in Österreich vorkommende Arten der Gattung *Sphagnum* untersucht (TEMSCH et al. 1998, siehe auch TEMSCH et al. 1999). In der Gattung streut die Grundgenomgröße (0.39 - 0.51 pg) nur wenig, deshalb sind diploide und haploide Arten durch Messung weniger Kerne auseinanderzuhalten. Die DNA Messung kann daher die (schwierige) Chromosomenzählung für die Ploidie-Bestimmung ersetzen. Dies ist eine unmittelbare praktische Anwendung des Verfahrens für die Taxonomie.

Bei Lebermoosen wurden bisher 29 Arten (28 haploide, eine diploide) mit Durchflusszytometrie untersucht. Die Genomgrößen liegen vorwiegend zwischen 0.24 und 1.64 pg, mit einem Mittelwert von 0.50 pg, was im Grunde dasselbe Bild ergibt wie bei den Laubmoosen. Nur *Pellia endiviifolia* hat mit 3.41 pg ein viel größeres Genom, ist aber dennoch haploid. Dieser Wert wird von Laubmoosen nie erreicht.

Nun, da die Genomgrößen so vieler Moospflanzen bekannt sind, können Untersuchungen über die biologische Rolle der Genomgrößen-Variation initiiert werden. Gattungen wie *Hypnum* oder Familien wie die *Mniaceae* sind brauchbare Taxa für solche Studien. RENZAGLIA et al. (1995) haben zu

Recht darauf hingewiesen, dass die Beweglichkeit der zweigeißeligen Spermien, deren Masse weitgehend vom Zellkern bestimmt wird, der Zunahme der Genomgröße eine obere Grenze setzen könnte. Man ersieht daraus, dass es ganz bestimmte Stadien oder Perioden der Entwicklung sein können, in denen die Genomgröße selektiv bedeutsam werden kann. Es wäre derzeit verfrüht, mit den vorliegenden Daten weitreichend zu spekulieren. Die geringe Variationsbreite erschwert noch die Erkennung von Zusammenhängen. Es fällt aber auf, dass nur die *Mniaceae* und *Hookeria lucens* (mit sehr großen Zellen) und bei den Lebermoosen *Pellia* überdurchschnittlich große Genome aufweisen.

Ein weiterer Gesichtspunkt ergibt sich daraus, dass beim Laubmoos *Physcomitrella* experimentell eingeschleuste DNA im Zellkern nicht wie bei höheren Pflanzen irgendwo eingebaut wird, sondern eine homologe Rekombination durchführt (d. h., eine andere Sequenz mit homologen Abschnitten ausschneidet und ersetzt; RESKI 1998). Ob eventuell auch transponierbare Sequenzen des Genoms so agieren, müsste sich zeigen. Vielleicht läuft die Akkumulierung von repetitiven Sequenzen im Genom der Moose anders ab als bei den Gefäßpflanzen, wo vergleichsweise gigantische Anhäufungen von disperser repetitiver DNA passiert sind. Man weiss allerdings seit langem (HEITZ 1928), dass auch Moose (konstitutives) Heterochromatin und damit wohl auch tandemartig repetitive Sequenzen besitzen. Der Akkumulationsmechanismus dieser Sequenzen ist aber anders als bei den dispersen repetitiven Sequenzen, die zytologisch nicht als Heterochromatin hervortreten.

## Danksagung

Diese Untersuchungen wurden bzw. werden vom Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekte P11039-BIO und P12674-GEN) und von der Hochschuljubiläumsstiftung der Stadt Wien unterstützt.

## Literatur

ARUMUGANATHAN, K. & EARLE, E.D. 1991. Nuclear DNA content of some important plant species. *Pl. Molec. Biol. Reporter* 9: 208-218.

- BENNETT, M.D. 1972. Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. *Proc. Roy. Soc. London B* 181: 109-135.
- BENNETT, M.D. & LEITCH, I.J. 1995. Nuclear DNA amounts in angiosperms. *Ann. Bot.* 76: 113-176.
- CAVALIER-SMITH, T. 1985: *The evolution of genome size*. John Wiley, Chichester, New York.
- DHILLON, S.S., BERLYN, G.P. & MIKSCH, J.P. 1977 Requirement of an internal standard for microspectrophotometric measurement of DNA. *Amer. J. Bot.* 64: 117-121.
- DOLEZEL, J., SGORBATI, S. & LUCRETTI, S. 1992. Comparison of three DNA fluorochromes for flow cytometric estimation of nuclear DNA content in plants. *Physiol. Pl.* 85: 625-631.
- DOLEZEL, J., GREILHUBER, J., LUCRETTI, S., MEISTER, A., LYSAK, M., NARDI, L. & OBERMAYER, R. 1998. Plant genome size estimation by flow cytometry – interlaboratory comparison. *Ann. Bot.* 82: in press.
- FEULGEN, R. & ROSSENBECK, H. 1924. Mikroskopisch-chemischer Nachweis einer Nucleinsäure vom Typus der Thymonucleinsäure und die darauf beruhende elektive Färbung von Zellkernen in mikroskopischen Präparaten. *Hoppe-Seyler's Z. Physiol. Chem.* 135: 203-248.
- FOX, D.P. 1969 Some characteristics of the cold hydrolysis technique for staining plant tissues by the Feulgen reaction. *J. Histochem. Cytochem.* 17: 266-272.
- GREENLEE, J.K., RAI, K.S., & FLOYD, A.D. 1984. Intraspecific variation in nuclear DNA content in *Collinsia verna* NUTT (*Scrophulariaceae*). *Heredity* 52: 235-242.
- GREILHUBER, J. 1986. Severely distorted Feulgen DNA amounts in *Pinus* (*Coniferophytina*) after nonadditive fixations as a result of meristematic self-tanning with vacuole contents. *Canad. J. Genet. Cytol.* 28: 409-415.
- GREILHUBER, J. 1995. Chromosomes of the monocotyledons (general aspects). In: RUDALL, P.J., CRIBB, P.J., CUTLER, D.F. & HUMPHRIES, C.J. eds.. *Monocotyledons: systematics and evolution*. Vol. 2. Royal Botanic Gardens, Kew 379-414.
- GREILHUBER, J. 1998. Intraspecific variation in genome size: A critical reassessment. *Ann. Bot.* 82 (in press).

- GREILHUBER, J. & EBERT, I. 1994. Genome size variation in *Pisum sativum*. *Genome* 37: 646-655.
- GREILHUBER, J. & OBERMAYER, R. 1997. Genome size and maturity group in *Glycine max* (soybean). *Heredity* 78: 547-551.
- GRIME, J.P. & MOWFORTH, M.A. 1982. Variation in genome size – an ecological interpretation. *Nature* 299: 151-153.
- HEITZ, E. 1928. Das Heterochromatin der Moose. I. *Jahrb. Wiss. Bot.* 69: 762-818.
- JASIENSKI, M. & BAZZAZ, F.A. 1995. Genome size and high CO<sub>2</sub>. *Nature* 376: 559-560.
- KRISAI, R. & GREILHUBER, J. 1997. *Cochlearia pyrenaica* DC., das Löffelkraut, in Oberösterreich (mit Anmerkungen zur Karyologie und zur Genomgröße). *Beitr. Naturk. Oberösterreichs* 5: 151-160.
- LABANI, R.M. & ELKINGTON, T.T. 1987. Nuclear DNA variation in the genus *Allium* L. (*Liliaceae*). *Heredity* 59: 119-128.
- NAGL, W. 1976. DNA endoreduplication and polyteny understood as evolutionary strategies. *Nature* 261: 614-615.
- PRICE, H.J. & BACHMANN, K. 1976. Mitotic cycle time and DNA content in annual and perennial *Microseridinae* (*Compositae*, *Cichoriaceae*). *Pl. Syst. Evol.* 126: 323-330.
- RENZAGLIA, K.S., RASCH, E.M. & PIKE, L.M. 1995. Estimates of nuclear DNA content in bryophyte sperm cells: Phylogenetic considerations. *Amer. J. Bot.* 82: 1-25.
- RESKI, R. 1998. Development, genetics and molecular biology of mosses. *Bot. Acta* 111: 1-15.
- TEMSCH, E.M., GREILHUBER, J. & KRISAI, R. 1998. Genome size in *Sphagnum* (peat moss). *Bot. Acta* 111: 325-330.
- TEMSCH, E.M., GREILHUBER, J. & KRISAI, R. 1999. Genomgrößen-Bestimmung bei *Sphagnum*: ein Methodenvergleich. In ZECHMEISTER, H. G. (Hrsg.) *Bryologische Forschung in Österreich. Abh. Zool.-Bot. Ges. in Österreich* 30: 159-167
- VOGLMAYR, H. & GREILHUBER, J. 1999. Genome size determination in *Peronosporales* (*Oomycota*) by Feulgen image analysis. *J. Exp. Mycol.* (in press).

WALDHERR, M. 1992. *Genomgrößen in der Gattung Allium*. Diplomarbeit, Universität Wien.

ZOUHAIR, R. & LECOCQ, M. 1998. Organisation nucléaire et teneur en ADN de plusieurs espèces de cryptogames. *Rev. Cytol. Biol. Vég. Bot.* 21: 15-32.

Anschriften der Verfasser: Ao. Univ.-Prof. Dr. J. GREILHUBER, Mag. H. VOGLMAYR, E.M. TEMSCH, R. OBERMAYER, Institut für Botanik der Universität Wien, Rennweg 14, A-1030 Wien. – Ao. Univ.-Prof. Dr. R. KRISAI, Botanisches Institut der Universität Salzburg, Hellbrunnerstraße 34, A-5020 Salzburg.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich](#)

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Greilhuber Johann, Voglmayr Hermann, Tensch Eva Maria, Obermayer Renate, Krisai Robert

Artikel/Article: [Genomgrößen-Variation bei Moospflanzen- Methoden, Probleme, biologische Bedeutung. 5-15](#)