

GRIT WINTERFELD

**MOLEKULAR-
CYTOGENETISCHE
UNTERSUCHUNGEN
AN HAFERGRÄSERN
(AVENEAE) UND
ANDEREN POACEAE**

Stapfia 86 (2006)

Stapfia 86 (2006)

ISSN 0252-192X

DATE OF PUBLICATION OF STAPFIA 86: 30. June 2006

© Land Oberösterreich, Biology Centre of the
Upper Austrian Museums, Linz, 2006

All rights reserved. No part of this publication
may be reproduced or transmitted in any form
or by any means without prior written permission
from the publisher.

Author's address:

Grit Winterfeld (E-mail: gwinterfeld@gmx.net)
Institute of Geobotany and Botanical Garden
Martin Luther University of Halle-Wittenberg
Neuwerk 21, D-06099 Halle, Germany

Published in Austria
by the Biology Centre of the Upper Austrian Museums
J.-W.-Klein-Str. 73
A-4040 Linz, Austria
Internet: <http://www.biologiezentrum.at>
E-mail: bio-linz@landesmuseum.at

Edited by M. Pfosser

Layout by M. Pfosser

Cover design by G. Winterfeld & M. Pfosser

Cover image: Chromosomes of *Helictotrichon sedenense* subsp. *sedenense*
upon in situ hybridisation with 5S rDNA, 45S rDNA and satellite DNA CON1 (on the left),
and staining with DAPI, chromomycin and silver nitrate (on the right).

Reproduction and Printing by Plöchl Druck Ges.m.b.H., Freistadt, Austria

Stapfia 86 (2006), ISSN 0252-192X
Land Oberösterreich
Biologiezentrum der OÖ Landesmuseen
Linz, Austria

Molecular cytogenetic investigations in oat grasses (Aveneae) and other Poaceae

GRIT WINTERFELD

Abstract: Comparative molecular cytogenetic studies were carried out in 53 taxa of the species-rich genus *Helictotrichon* s.l. and related genera of the tribe Aveneae (*Agrostis*, *Ammophila*, *Amphibromus*, *Arrhenatherum*, *Avena*, *Deschampsia*, *Holcus*, *Koeleria*, *Lagurus*, *Pseudarrhenatherum*, *Trisetum*). Genera of Poeae (*Cynosurus*, *Festuca*), Seslerieae (*Sesleria*) and Triticeae (*Elymus*), and from the subfamilies Arundinoideae (*Arundo*, *Danthonia*) and Stipoideae (*Stipa*) were used for comparison. Methods employed were traditional karyotyping, fluorochrome banding, silver impregnation, and physical mapping of 5S and 45S rDNAs and three satellite DNAs on the chromosomes using *in situ* hybridisation. Occurrence and chromosomal localisation of the ribosomal DNAs, satellite DNAs and heterochromatin reveal frequently as non-random, but follow common patterns that determine the spread and accumulation of such repetitive sequences in the genome. The complicated origin of polyploids with up to 20x in *Helictotrichon* is traced on the base of at least 17 different chromosome sets with $x = 7$ identified within the genus. Most polyploid taxa originated from allopolyploidy and may have strongly varied combinations of the different basic chromosome sets. This agrees with the high morphological and anatomical “plasticity” observed in these taxa and represents an example of reticulate evolution in polyploid complexes. Considering chromosome characteristics, the four subgenera of *Helictotrichon* are clearly separated from each other, but the traditional genus *Helictotrichon* is not supported. Karyotype evolution is interpreted in view of current molecular phylogenies, highlighting possible chromosomal apomorphies and plesiomorphies at the level of Aveneae genera. Relevance of detailed chromosome data in addition to chromosome counts to address relationship at higher taxonomic levels is exemplified by the genus *Danthoniastrum*, traditionally considered Aveneae, but chromosomally clearly affiliated with subfamily Stipoideae.

Key words: Chromosome banding, DNA *in situ* hybridisation, evolution, karyotype, polyploidy, Aveneae, *Helictotrichon*, Poaceae.

Stapfia 86 (2006), ISSN 0252-192X
Land Oberösterreich
Biologiezentrum der OÖ Landesmuseen
Linz, Austria

Molekular-cytogenetische Untersuchungen an Hafergräsern (Aveneae) und anderen Poaceae

GRIT WINTERFELD

Zusammenfassung: Vergleichende molekular-cytogenetische Untersuchungen werden für 53 Taxa der artenreichen Gattung *Helictotrichon* s.l. und verwandter Gattungen der Aveneae (*Agrostis*, *Ammophila*, *Amphibromus*, *Arrhenatherum*, *Avena*, *Deschampsia*, *Holcus*, *Koeleria*, *Lagurus*, *Pseudarrhenatherum*, *Trisetum*), einiger Gattungen der Triben Poeae (*Cynosurus*, *Festuca*), Seslerieae (*Sesleria*) und Triticeae (*Elymus*) sowie der Unterfamilien Arundinoideae (*Arundo*, *Danthonia*) und Stipoideae (*Stipa*) vorgestellt. Die Karyotypanalysen umfassen das traditionelle „karyotyping“ (Chromosomzahl, -größe und -morphologie), Bänderung mit Chromomycin/DAPI, Silberimprägnierung und *in situ*-Hybridisierung mit 5S rDNA, 45S rDNA sowie dreier Satelliten-DNAs. Bislang unbekannte Regelmäßigkeiten im Vorkommen und der Verteilung ribosomaler DNAs, von Satelliten-DNAs und des Heterochromatins zeigen Mechanismen ihrer Ausbreitung und Anhäufung im Genom auf. Auf der Grundlage von 17 identifizierten Basischromosomensätzen mit $x = 7$ wird die mögliche Elternschaft von Polyploiden in *Helictotrichon* (bis 20x) rekonstruiert. Polyploide Taxa sind mehrheitlich durch Allopolyploidie entstanden. Die Vielzahl der Kombinationen der Basiskaryotypen steht offensichtlich im Zusammenhang mit der hohen morphologisch-anatomischen „Plastizität“ der Taxa. Sie bietet ein gutes Beispiel für die „retikulate Evolution“ von Polyploidkomplexen. Chromosomale Merkmale bestätigen, dass es sich bei den vier Untergattungen von *Helictotrichon* um jeweils klar umgrenzte monophyletische Gruppen handelt. Hingegen ist die Gattung *Helictotrichon* im traditionellen Sinne offenbar ein paravermutlich sogar polyphyletisches Taxon. Die Karyotypevolution wird vor dem Hintergrund existierender molekularer Phylogenien der Untersuchungsgruppe interpretiert. Chromosomale Apo- und Plesiomorphien werden für die Gattungen der Aveneae vorgestellt. Letztendlich wird die Relevanz der chromosomalen Daten sowie der Chromosomenzahlen für „groß-systematische“ Fragestellungen in der Familie verdeutlicht. In diesem Zusammenhang wurde u.a. festgestellt, dass die Gattung *Danthoniastrum* als primitive Aveneae in der Unterfamilie Pooideae fehlklassifiziert wurde, sie gehört zur Unterfamilie Stipoideae.

Schlüsselwörter: Chromosomenbänderung, DNA-*in situ* Hybridisierung, Evolution, Karyotyp, Polyploidie, Aveneae, *Helictotrichon*, Poaceae.

INHALTSVERZEICHNIS

1 Einleitung	1
2 Material und Methoden	5
2.1 Material	5
2.1.1 Herkünfte der untersuchten Pflanzen	5
2.1.2 Puffer und Lösungen	9
2.2 Methoden	9
2.2.1 Pflanzenanzucht	9
2.2.2 Arretierung der Mitosen und Fixierung der Wurzelspitzen	9
2.2.3 Vorbehandlung der Wurzelspitzen	9
2.2.4 Chromosomenpräparation	10
2.2.5 Silberfärbung der aktiven Nukleolus-Organisatoren	10
2.2.6 Giemsa-C-Bänderung	10
2.2.7 DNA- <i>in situ</i> -Hybridisierung	10
2.2.7.1 Sequenzspezifische DNA-Proben („Molekulare Sonden“)	10
2.2.7.2 Markierung der DNA-Sonden	11
2.2.7.3 Vorbehandlung und Denaturierung der Chromosomenpräparate	11
2.2.7.4 Denaturierung der DNA-Probe, Hybridisierung und Nachbehandlung	11
2.2.8 Fluoreszenzfärbung	11
2.2.9 Mikroskopische Auswertung	12
2.2.10 Karyotyp-Analyse	12
2.2.11 Grafische Darstellung	12
2.2.12 Zitate	14
3 Ergebnisse	15
3.1 <i>Helictotrichon</i>	15
3.1.1 <i>H. subg. Helictotrichon</i>	15
3.1.1.1 <i>H. sedenense</i> -Gruppe	15
3.1.1.1.1 <i>H. sedenense</i> subsp. <i>sedenense</i>	15
3.1.1.1.2 <i>H. sedenense</i> subsp. <i>gervaisii</i>	18
3.1.1.2 <i>H. parlatorei</i> -Gruppe	19
3.1.1.2.1 <i>H. setaceum</i> subsp. <i>setaceum</i>	19
3.1.1.2.2 <i>H. setaceum</i> subsp. <i>petzense</i>	20
3.1.1.2.3 <i>H. parlatorei</i>	21
3.1.1.2.4 <i>H. xkrischae</i>	23
3.1.1.2.5 <i>H. cf. xkrischae</i>	24
3.1.1.2.6 <i>H. sempervirens</i>	25
3.1.1.3 <i>H. convolutum</i> -Gruppe	26
3.1.1.3.1 <i>H. sarracenorum</i>	26
3.1.1.3.2 <i>H. convolutum</i>	27
3.1.1.3.3 <i>H. filifolium</i> subsp. <i>filifolium</i>	29
3.1.1.3.4 <i>H. filifolium</i> subsp. <i>arundanum</i>	31
3.1.1.3.5 <i>H. cantabricum</i>	32
3.1.1.4 <i>H. desertorum</i> -Gruppe	33
3.1.1.4.1 <i>H. desertorum</i> subsp. <i>basalticum</i>	34

INHALTSVERZEICHNIS

3.1.2 <i>H.</i> subg. <i>Tricholemma</i>	34
3.1.2.1 <i>H. jahandiezii</i>	35
3.1.3 <i>H.</i> subg. <i>Pubavenastrum</i>	36
3.1.3.1 <i>H. pubescens</i>	36
3.1.4 <i>H.</i> subg. <i>Pratavenastrum</i>	37
3.1.4.1 <i>H. bromoides</i> -Gruppe	37
3.1.4.1.1 <i>H. bromoides</i> subsp. <i>bromoides</i>	37
3.1.4.1.2 <i>H. cincinnatum</i>	39
3.1.4.1.3 <i>H. gervaisii</i> subsp. <i>gervaisii</i>	40
3.1.4.1.4 <i>H. gervaisii</i> subsp. <i>arundanum</i>	41
3.1.4.1.5 <i>H. pruinsum</i>	43
3.1.4.1.6 <i>H. agropyroides</i>	44
3.1.4.2 <i>H. marginatum</i> -Gruppe	46
3.1.4.2.1 <i>H. marginatum</i>	47
3.1.4.2.2 <i>H. compressum</i>	47
3.1.4.2.3 <i>H. leve</i>	48
3.1.4.2.4 <i>H. albinerve</i>	49
3.1.4.2.5 <i>H. cintranum</i>	51
3.1.4.2.6 <i>H. hackelii</i>	52
3.1.4.3 <i>H. aetolicum</i> -Gruppe	53
3.1.4.3.1 <i>H. aetolicum</i>	53
3.1.4.3.2 <i>H. armeniacum</i>	53
3.1.4.4 <i>H. versicolor</i> -Gruppe	55
3.1.4.4.1 <i>H. versicolor</i> subsp. <i>versicolor</i>	55
3.1.4.5 <i>H. blaii</i> -Gruppe	56
3.1.4.5.1 <i>H. blaii</i> subsp. <i>blaii</i>	57
3.1.4.5.2 <i>H. pratense</i>	57
3.1.4.5.2.1 <i>H. pratense</i> subsp. <i>pratense</i>	58
3.1.4.5.2.2 <i>H. pratense</i> subsp. aff. <i>pratense</i>	60
3.1.4.5.2.3 <i>H. pratense</i> subsp. <i>ibericum</i>	60
3.1.4.5.2.4 <i>H. pratense</i> subsp. <i>amethysteum</i>	64
3.1.4.5.2.5 <i>H. pratense</i> s.l.	67
3.1.4.5.3 <i>H. praeustum</i> subsp. <i>praeustum</i>	68
3.1.4.6 <i>H. adsurgens</i> -Gruppe	71
3.1.4.6.1 <i>H. adsurgens</i>	71
3.1.4.6.2 <i>H. planiculme</i>	73
3.1.4.7 <i>H. lusitanicum</i>	73
3.2 <i>Agrostis capillaris</i>	76
3.3 <i>Ammophila arenaria</i> subsp. <i>arundinacea</i>	76
3.4 <i>Amphibromus nervosus</i>	77
3.5 <i>Arrhenatherum elatius</i> subsp. <i>elatius</i>	77
3.6 <i>Avena macrostachya</i>	80
3.7 <i>Deschampsia cespitosa</i> subsp. <i>cespitosa</i>	81
3.8 <i>Holcus mollis</i> subsp. <i>mollis</i>	82
3.9 <i>Koeleria cristata</i> subsp. <i>cristata</i>	83
3.10 <i>Lagurus ovatus</i>	84
3.11 <i>Pseudarrhenatherum longifolium</i>	84
3.12 <i>Trisetum flavescens</i> subsp. <i>flavescens</i>	85
3.13 <i>Festuca rubra</i> subsp. <i>rubra</i>	86
3.14 <i>Cynosurus echinatus</i>	87
3.15 <i>Elymus farctus</i> subsp. <i>farctus</i>	88
3.16 <i>Sesleria albicans</i> subsp. <i>albicans</i>	89
3.17 <i>Danthonia alpina</i>	90
3.18 <i>Danthonia decumbens</i>	91
3.19 <i>Arundo plinii</i>	92

3.20	<i>Stipa gigantea</i> subsp. <i>gigantea</i>	93
3.21	<i>Danthoniastrum compactum</i>	94
4	Diskussion	95
4.1	Basischromosomenzahlen in den Poaceae und ihren Unterfamilien	95
4.2	Molekulare Aspekte chromosomaler Differenzierung	96
4.2.1	Repetitive DNA-Sequenzen	96
4.2.2	45S rDNA	96
4.2.3	5S rDNA	97
4.2.4	Rab1-Orientierung und Position der 5S rDNA-Bänder	98
4.2.5	Satelliten-DNAs CON1, CON2 und COM2	99
4.2.6	Fluoreszenzbänder und Eigenschaften des konstitutiven Heterochromatins	100
4.3	Chromosomen	103
4.3.1	Satellitenchromosomen	103
4.3.2	Nicht-Satellitenchromosomen	105
4.3.3	B-Chromosomen	106
4.4	Chromosomensätze und Basiskaryotypen von <i>Helictotrichon</i>	107
4.5	Polyploidie	111
4.5.1	Karyotypstrukturen der Polyploiden von <i>Helictotrichon</i>	112
4.5.2	Karyotypen der Polyploiden anderer Gattungen	123
4.6	Karyosystematische Schlussfolgerungen	126
4.6.1	Karyologische Unterschiede der vier Untergattungen von <i>Helictotrichon</i>	126
4.6.2	Karyotypedifferenzierung der Untergattungen von <i>Helictotrichon</i> und ihren Verwandten	127
4.6.3	Karyotypedifferenzierung der Taxa von <i>Helictotrichon</i> im Zusammenhang mit chorologisch-ökologischen Mustern	130
4.6.4	Karyotypvergleiche zwischen Gattungen der Pooideae: Triben Aveneae, Poeae, Triticeae und Seslerieae	141
4.6.5	Karyotypvergleiche zwischen Pooideae, Arundinoideae, Stipoideae und Position der Gattung <i>Danthoniastrum</i>	145
5	Zusammenfassung	145
6	Farbtafeln	151
7	Literaturverzeichnis	161

EINLEITUNG

Die Grasfamilie Poaceae (R. BR.) BARNH. ist mit 600 bis 700 Gattungen und über 10 000 Arten (CLAYTON & RENVOIZE 1986, WATSON & DALLWITZ 1999) eine der größten und weitestverbreiteten Angiospermenfamilien. Sie dominiert ökologisch auf ca. 20% der Landoberfläche (SHANTZ 1954). Die Unterfamilie Pooideae Benth. umfasst bei weitem die meisten Arten der Poaceae. Sie wird in mehr als 30 Triben unterteilt, wobei die Mehrzahl der Arten der temperaten Holarktis zu den beiden nahe verwandten Triben Aveneae DUMORT. und Poeae R. BR. (syn. Festuceae DUMORT.) gehört. Die Vertreter der Aveneae, durch „festucoide“ morphologische, anatomische und embryologische Merkmale gekennzeichnet (REEDER & VON MALTZAHN 1953, REEDER 1957, METCALFE 1960), sind hauptsächlich in der temperaten und kalten Zone beider Hemisphären und in den tropischen Gebirgsregionen verbreitet (TZVELEV 1976). In der Mehrheit der Klassifizierungskonzepte wurde die Tribus Aveneae mit ca. 50-60 Gattungen als eigenständiges Taxon angesehen (PILGER 1954, STEBBINS 1956, PRAT 1960, TZVELEV 1976, CLAYTON & RENVOIZE 1986, WATSON & DALLWITZ 1999), z.T. aber mit den Vertretern der Poeae (ca. 50 Gattungen) in einer Tribus vereinigt (TZVELEV 1989). Jüngste phylogenetische Analysen anhand von Restriktionsstellenkartierungen der Chloroplasten-DNA (SORENG & DAVIS 2000) ergaben zwar deutliche Unterschiede zwischen beiden Triben, jedoch zeigten sich bei mehreren Gattungen Widersprüche zu den bisherigen Vorstellungen. Die Probleme einer präzisen Umgrenzung der Triben Aveneae und Poeae anhand morphologisch-anatomischer Kriterien zeigt auch die ausgedehnte Liste heterotypischer Synonyme (vgl. PILGER 1954, CLAYTON & RENVOIZE 1986) sowie die Diskussion über die Anzahl unterscheidbarer Subtriben (PILGER 1954, TZVELEV 1976, CLAYTON & RENVOIZE 1986). Nach TZVELEV (1976) sind die Aveneae beispielsweise in die acht Subtriben Aveninae J. PRESL., Gaudiniinae HOLUB, Ventenatinae HOLUB, Koeleriinae ASCH. & GRAEBN., Airinae FRIES, Holcinae DUMORT., Miliinae DUMORT. und Agrostidinae GRISEB. zu gliedern. CLAYTON & RENVOIZE (1986) unterscheiden dagegen nur vier Subtriben: Aveninae J. PRESL., Duthieinae POTZTAL, Phalaridinae FR. und Alopecurinae DUMORT.

Die systematische Gliederung innerhalb der Aveneae: Aveninae s.l. stützt sich seit Anfang des 19. Jahrhunderts (DUMORTIER 1823, BESSER 1827) maßgeblich auf die Unterscheidung zwischen ausdauernden Arten mit kleinen, mehr oder weniger aufrechten Ährchen [*Arrhenatherum* P. BEAUV., *Helictotrichon* BESSER incl. *Avenula* (DUMORT.) DUMORT., *Trisetum* PERS.] und einjährigen Arten mit großen,

hängenden Ährchen (*Avena* L. s. str.). Durch die Entdeckung diesbezüglich intermediärer Taxa wie des algerischen Endemiten *Avena macrostachya* COSS. & DURIEU, der die ährchenmorphologischen Merkmale der einjährigen *Avena*-Arten mit einer ausdauernden Lebensform vereint, wurde diese Einteilung bereits durch COSSON & DURIEU DE MAISONNEUVE (1854) in Frage gestellt. Unsicherheiten bei der Bewertung auch weiterer morphologisch-anatomischer Merkmale, die häufig nur Parallelentwicklungen infolge ähnlicher ökomorphologischer Anpassungen bei keineswegs verwandten Arten oder Artengruppen darstellen (RÖSER 1989, 1996; LANGE 1995a) und dementsprechend kaum dazu geeignet sind, tatsächliche Verwandtschaftsbeziehungen anzuzeigen, haben zu einer Vielzahl von Gliederungen bis hinab zur Ebene von Untergattungen innerhalb der Aveneae geführt. Bis heute existiert jedoch keine nachvollziehbare Klassifikation.

Aufgrund des Auftretens einer großen Anzahl von, für die Aveneae als ursprünglich angesehener morphologischer Merkmale, wird der Gattung *Helictotrichon* BESSER eine zentrale Rolle in der phylogenetischen Entwicklung der Subtriben Aveninae, Phalaridinae und Alopecurinae zugesprochen (HOLUB 1958, BAUM 1968, CLAYTON & RENVOIZE 1986). CLAYTON & RENVOIZE (1986) betrachten die Gattungen *Arrhenatherum*, *Avena* und *Trisetum* und – über letztere – die klein- und wenigblütigen Arten der Gattungen *Agrostis* L. und *Deschampsia* P. BEAUV. als von *Helictotrichon* abgeleitet, ohne hierbei jedoch eine Stammbaum-Rekonstruktion in einem kladistischen oder phänetischen Sinne zu beabsichtigen. Eine chronologische Übersicht taxonomischer Konzepte der Aveneae und eine ausführliche Diskussion unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Helictotrichon* innerhalb dieser Systeme findet sich bei LANGE (1995a).

Das besondere Interesse an *Helictotrichon*, der mit mehr als 100 Arten größten und fast weltweit verbreiteten Gattung der Aveneae, liegt u.a. auch darin begründet, das unter diesem Namen in der Vergangenheit all jene Arten der Aveneae beschrieben worden sind, die sich keiner anderen Gattung dieser Tribus schlüssig zuordnen ließen. *Helictotrichon* wird gegenwärtig in die vier Untergattungen *Helictotrichon*, *Tricholemma* RÖSER, *Pubavenastrum* (VIERH.) HOLUB und *Pratavenastrum* (VIERH.) HOLUB gegliedert. Die Arten der letzteren drei Untergattungen sind früher als eigene Gattung *Avenula* (DUMORT.) DUMORT. (syn. *Avenochloa* HOLUB, nom. illegit.) zusammengefasst worden. Reich an Arten sind dabei *H.* subg. *Helictotrichon* (= *Helictotrichon* s.str.) und *H.* subg. *Pratavenastrum*, während das subg. *Pubavenastrum*

EINLEITUNG

monotypisch ist [nur *H. pubescens* (HUDS.) PILG.] und das subg. *Tricholemma* aus einer oder allenfalls zwei Arten besteht (vgl. RÖSER 1989). Sequenzuntersuchungen der internen transkribierten Spacer (ITS1/ITS2) der 18S–26S rDNA (GREBENSTEIN et al. 1998) sowie der 5S rDNA-Spacer (RÖSER et al. 2001) zeigen, dass u.a. die Gattungen *Arrhenatherum*, *Avena*, *Koeleria* PERS., *Lagurus* L., *Pseudarrhenatherum* ROUY und *Trisetum* mit Teilen der dementsprechend vermutlich polyphyletischen Gattung *Helictotrichon* nahe verwandt sind.

Innerhalb von *Helictotrichon* im traditionellen Sinne kommen zahlreiche Polyploidkomplexe vor. Aufgrund ökomorphologischer und chorologischer Daten ließ sich eine mehrmals unabhängig voneinander erfolgte Entstehung dieser Polyploidkomplexe wahrscheinlich machen (vgl. RÖSER 1996), wobei bislang nicht geklärt werden konnte, ob und in welcher Form Hybridisierungsereignisse und Allo- bzw. Autopolyploidie bei der Etablierung solcher Polyploidkomplexe eine Rolle spielten. Zwischen diploiden Taxa unterschiedlicher Polyploidkomplexe ließen sich Karyotypunterschiede nachweisen (SAUER & HEUBL 1984, RÖSER 1989). Auf deren Grundlage postulierten SAUER & HEUBL (1984) einen engen Zusammenhang zwischen den perennen Arten [*H. compressum* (HEUFF.) HENRARD] und den einjährigen Hafern der Gattung *Avena* mit dem Genom A. Demnach soll sich eine Entwicklung ausgehend von sehr symmetrischen Karyotypen (vgl. LEVITSKY 1931), wie sie z.T. in der Gattung *Helictotrichon* zu finden sind, über das etwas asymmetrischere Genom A hin zu den stark asymmetrischen Genomen B, C und D der Gattung *Avena* vollzogen haben. Für *A. macrostachya*, eine gleichfalls perenne Art, die trotz ihrer ausdauernden Lebensform aufgrund morphologischer Kriterien zur Gattung *Avena* gestellt wurde (BAUM 1968, 1974, 1977; CLAYTON & RENVOIZE 1986), ließen sich bislang jedoch keine eindeutigen Genomverwandtschaften zu den einjährigen Arten von *Avena* feststellen. Nach BAUM & RAJHATHY (1976) ähnelt der Satz von *A. macrostachya* denen der diploiden *A. longiglumis* DUR., *A. damascena* RAJ. & BAUM und *A. canariensis* BAUM RAJ. & SAMPSON, die nach FREY (1986) alle das A-Genom besitzen. Aufgrund von Kreuzungsversuchen (LEGGETT 1991) und DNA-Hybridisierungen mit gesamtgenomischer DNA (GISH; LEGGETT & MARKHAND 1995) soll das Genom von *A. macrostachya* jedoch eher dem Genom C zweier diploiden Arten (*A. eriantha* DURIEU und *A. clauda* DUR.) ähneln.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, das chromosomale und molekular-cytogenetische „Merkmalsrepertoire“ innerhalb eines Teils der Aveneae genauer als zuvor und unter vergleichenden Aspekten zu untersuchen. Ausgesucht wurden 32 europäisch-asiatisch-nordafrikanische Arten einschließlich einiger Unterarten von *Helictotrichon* (diploid bis 20x-ploid) aus allen beschriebenen Subgenera (Tabelle 1). Aufgrund gegebener Affinitäten dieser ausdauernden Wildhafer zur landwirtschaftlich interessanten Gattung *Avena*, die auch aus den früheren rDNA-Analysen hervorge-

gangen sind (GREBENSTEIN et al. 1998, RÖSER et al. 2001), erschienen die „core genera“ der Aveneae (*Amphibromus* NEES, *Arrhenatherum*, *Avena*, *Pseudarrhenatherum*) und weitere nord- bzw. südhemisphärisch verbreitete Gattungen (*Agrostis*, *Ammophila* HOST, *Deschampsia*, *Holcus* L., *Koeleria*, *Lagurus*, *Trisetum*) ferner als sehr geeignete Untersuchungsobjekte. Die Analyse einzelner Vertreter der den Aveneae nahe stehenden Tribus Poeae (*Cynosurus* L., *Festuca* L.), sowie der Triticeae Dumort. (*Elymus* L.) und der Seslerieae W. D. J. KOCH (*Sesleria* SCOP.) sollte zudem Einblicke in die Genomkonstitution anderer Triben geben. Die Einbeziehung ausgewählter Taxa der Stipeae DUMORT. (*Stipa* L.) der Unterfamilie Stipoideae BURMEIST., der Arundineae BURMEIST. (*Arundo* L.) und der Danthoneae ZOTOV (*Danthonia* DC.) aus der Unterfamilie der Arundinoideae BURMEIST. könnte zudem die fragliche systematische Stellung der balkanisch-kaukasischen Gattung *Danthoniastrum* (HOLUB) HOLUB klären. Diese Gattung unklarer systematischer Stellung wurde durch CLAYTON (1985) als congenerisch mit der mexikanischen Gattung *Metcalfia* CONERT angesehen und zu den primitiven Aveneae (subtribus Duthieinae) gezählt. WATSON & DALLWITZ (1999) hingegen diskutierten, ob *Danthoniastrum* nicht sogar Mitglied einer anderen Unterfamilie sei, und zwar der Stipoideae.

Als eine effektive und aussagekräftige Methode für chromosomale und genomische Untersuchungen hat sich das Fluoreszenz-DNA-*in situ*-Hybridisierungsverfahren (FISH) erwiesen. Während die physische Markierung von Pflanzengenomen anfänglich hauptsächlich in der Kulturpflanzenforschung eine Rolle spielte (u.a. SCHWARZACHER et al. 1989, LEITCH et al. 1990, JIANG & GILL 1994, LINARES et al. 1998, RAINA et al. 1998), hat sie heute zunehmend auch bei Wildpflanzen zur Erforschung der Chromosomenevolution Bedeutung erlangt (u.a. BADAIEVA et al. 1996b; THOMAS et al. 1996, 1997). Durch die Verwendung der hoch konservierten ribosomalen 18S–26S rDNA lassen sich beispielsweise die Anzahl und die physische Lokalisierung aktiver als auch inaktiver nukleolusorganisierender Regionen (NORs) ermitteln (LINDE-LAURSEN et al. 1992, BROWN et al. 1993, PENDÁS et al. 1993). Gene, die für die 5S rRNA kodieren, sind in „tandem repeats“ mit bis zu mehreren tausend Kopien organisiert (APPELS & HONEYCUTT 1986) und liegen bei den höheren Eukaryoten zumeist in separaten Loci (CASTILHO & HESLOP-HARRISON 1995, BENABDELMOUNA & DARMENCY 1997, D'HONT et al. 1998, BENABDELMOUNA et al. 2001). Die Detektion beider DNA-Abschnitte im selben Chromosomenpräparat kann durch Verwendung entsprechend markierter Proben-DNAs entweder simultan, d.h. in einer Hybridisierung (u.a. CASTILHO & HESLOP-HARRISON 1995, SCHRADER et al. 1997) oder in aufeinanderfolgenden Hybridisierungen (u.a. LINARES et al. 1996) erfolgen. Durch die Identifikation von Einzelchromosomen können letztlich ganze Chromosomensätze verglichen werden (CASTILHO & HESLOP-HARRISON 1995). Das besitzt eine besondere Bedeutung für Arten mit morphologisch sehr einheitlich gestal-

Tab. 1. Übersicht der untersuchten Taxa. Systematische Gliederung der Unterfamilien, Triben und Gattungen nach WATSON & DALLWITZ (1999), innerhalb der Gattung *Helictotrichon* nach RÖSER (1989,1998).

<p>STIPOIDEAE</p> <p>Stipeae <i>Stipa gigantea</i></p> <p>POOIDEAE</p> <p>Triticeae <i>Elymus farctus</i> subsp. <i>farctus</i></p> <p>Aveneae <i>Agrostis capillaris</i> <i>Ammophila arenaria</i> subsp. <i>arundinacea</i> <i>Amphibromus nervosus</i> <i>Arrhenatherum elatius</i> <i>Avena macrostachya</i> <i>Deschampsia cespitosa</i></p> <p><i>Helictotrichon</i></p> <p><i>Holcus mollis</i> subsp. <i>mollis</i> <i>Koeleria cristata</i> <i>Lagurus ovatus</i> <i>Pseudarrhenatherum longifolium</i> <i>Trisetum flavescens</i> subsp. <i>flavescens</i></p> <p>Poeae <i>Cynosurus echinatus</i> <i>Festuca rubra</i> subsp. <i>rubra</i></p> <p>Seslerieae <i>Sesleria albicans</i> subsp. <i>albicans</i></p> <p>ARUNDINOIDEAE</p> <p>Arundineae <i>Arundo plinii</i></p> <p>Danthonieae <i>Danthonia alpina</i> <i>Danthonia decumbens</i></p> <p>incertae sedis <i>Danthoniastrum compactum</i></p>	<p>subg. <i>Helictotrichon</i> <i>H. sedenense</i>-Gruppe <i>H. sedenense</i> subsp. <i>sedenense</i> <i>H. sedenense</i> subsp. <i>gervaisii</i></p> <p><i>H. parlatorei</i>-Gruppe <i>H. setaceum</i> subsp. <i>setaceum</i> <i>H. setaceum</i> subsp. <i>petzense</i> <i>H. parlatorei</i> <i>H. xkrischae</i> <i>H. cf. xkrischae</i> <i>H. sempervirens</i></p> <p><i>H. convolutum</i>-Gruppe <i>H. convolutum</i> <i>H. sarracenorum</i> <i>H. filifolium</i> subsp. <i>filifolium</i> <i>H. filifolium</i> subsp. <i>arundanum</i> <i>H. cantabricum</i></p> <p><i>H. desertorum</i>-Gruppe <i>H. desertorum</i></p> <p>subg. <i>Tricholemma</i> <i>H. jahandiezii</i></p> <p>subg. <i>Pubavenastrum</i> <i>H. pubescens</i></p> <p>subg. <i>Pratavenastrum</i> <i>H. bromoides</i>-Gruppe <i>H. bromoides</i> <i>H. cincinnatum</i> <i>H. gervaisii</i> subsp. <i>gervaisii</i> <i>H. gervaisii</i> subsp. <i>arundanum</i> <i>H. pruinatum</i> <i>H. agropyroides</i></p> <p><i>H. marginatum</i>-Gruppe <i>H. marginatum</i> <i>H. compressum</i> <i>H. albinerve</i> <i>H. cintranum</i> <i>H. hackellii</i></p> <p><i>H. aetolicum</i>-Gruppe <i>H. aetolicum</i> <i>H. armeniacum</i></p> <p><i>H. versicolor</i>-Gruppe <i>H. versicolor</i> subsp. <i>versicolor</i></p> <p><i>H. blaii</i>-Gruppe <i>H. blaii</i> subsp. <i>blaii</i> <i>H. pratense</i> subsp. <i>pratense</i> <i>H. pratense</i> subsp. aff. <i>pratense</i> <i>H. pratense</i> subsp. <i>ibericum</i> <i>H. pratense</i> subsp. <i>amethysteum</i> <i>H. pratense</i> s.l. <i>H. praeustum</i> subsp. <i>praeustum</i></p> <p><i>H. adsurgens</i>-Gruppe <i>H. adsurgens</i> <i>H. planicum</i></p> <p>incertae sedis <i>H. lusitanicum</i></p>
--	--

teten Chromosomen (SCHRADER et al. 2000), wie sie auch bei den Taxa der Gattung *Helictotrichon* zu finden sind (RÖSER 1989). Zahlreiche Studien zur Genomorganisation, Chromosomenevolution und Cytotaxonomie zeigen, dass die Anzahl und Verteilung dieser Stellen oft wenig Unterschiede bei nahe verwandten Taxa zeigen und somit eine Abschätzung phylogenetischer Distanzen zwischen Spezies und Gattungen erlaubt (MUKAI et al. 1990; FUKUI et al. 1994; CASTILHO & HESLOP-HARRISON 1995; BADAIEVA et al. 1996a, b; LUBARETZ et al. 1996; SHI et al. 1996; BROWN & CARLSON 1997; BENABDELMOUNA & DARMENCY 1997; RAINA & MUKAI 1999; ZOLDOS et al. 1999; SIROKÝ et al. 2001; RAINA et al. 2001).

Nichtkodierende repetitive DNA-Sequenzen haben sich in den Genomen der Organismen wahrscheinlich erst sekundär entwickelt und ausgebreitet (FLAVELL et al. 1993). Da sie zu unterschiedlichen Zeiten in der Stammesgeschichte einer Art oder Organismengruppe entstehen, können ihr Vorkommen bzw. Fehlen ebenfalls Informationen über mögliche Verwandtschaftsverhältnisse liefern (BELYAYEV & RASKINA 1998). Hochrepetitive DNA-Sequenzen sind als „tandem repeats“ (Satelliten-DNA: SINGER 1982, BROUN & TANKSLEY 1993), als „dispersed repeats“ (FLAVELL 1980) oder „interspersed repeats“ (ZHAO & KOCHERT 1993) im Genom organisiert. Sie können in Höheren Pflanzen mehr als 50% des Gesamt-DNA-Gehaltes einnehmen (RIEGER et al. 1991). *In*

EINLEITUNG

situ-Hybridisierungsexperimente zur chromosomalen Lokalisierung von Satelliten-DNA-Sequenzen haben demonstriert, dass diese häufig eine Komponente des konstitutiven Heterochromatins darstellen (MALUSZYNSKA & HESLOP-HARRISON 1991, ANAMTHAWAT-JÓNSSON & HESLOP-HARRISON 1993, CHEUNG et al. 1994, IRIFUNE et al. 1995, BADAIEVA et al. 1996a, DE JEU et al. 1997), welches während der Interphase kondensiert bleibt und in telomerischen Positionen (BEDBROOK et al. 1980), in interstitiellen Blöcken (FUCHS et al. 1994) oder in parazentromerischen Regionen (HARRISON & HESLOP-HARRISON 1995) lokalisiert sein kann. Aus den Genomen von *Helictotrichon*-Arten wurden durch GREBENSTEIN (1995, 1996) Satelliten-DNAs isoliert und sequenziert. Das Vorkommen unterschiedlicher Satelliten-DNAs differenziert innerhalb der Gattung *Helictotrichon* z.T. die Untergattungen (GREBENSTEIN et al. 1996). Eine gemeinsam vorkommende Satelliten-DNA (CON1) ist innerhalb der Gattung *Helictotrichon* mengenmäßig am stärksten in den Taxa des subg. *Helictotrichon* vertreten. Sie ist entwicklungs geschichtlich offenbar sehr alt, denn sie ist in der Familie der Gräser weit verbreitet und wurde auch in anderen Unterfamilien, z. B. den Ehrhartoideae LINK, Chloridoideae KUNTH ex BEILSCHM. und Panicoideae LINK nachgewiesen (GREBENSTEIN et al. 1995, ALIX et al. 1998).

Für die vorliegende Untersuchung wurden die ribosomalen DNAs sowie die bisher molekular charakterisierten Satelliten-DNAs als Proben für Fluoreszenz-DNA-*in situ*-Hybridisierung verwendet. Zusätzlich wurden die Chromosomenmorphologie und die Lage aktiver NORs durch Silberimprägnierung (vgl. STACK et al. 1991, STACK 1991) analysiert sowie die Verteilung und cytochemische Zusammensetzung des konstitutiven Heterochromatins durch Bänderungstechniken untersucht (vgl. SCHWEIZER 1976, SCHWARZ-

ACHER et al. 1980, SUMNER 1990, SCHWEIZER & AMBROS 1994).

Anhand der Ergebnisse dieser Untersuchungen sollten Aussagen zu folgenden Fragestellungen getroffen werden:

- Bestehen Regelmäßigkeiten im Vorkommen und der Verteilung ribosomaler DNAs, von Satelliten-DNAs und des Heterochromatins in den Chromosomen bzw. den Chromosomensätzen?
- Besitzen die untersuchten Taxa jeweils individuelle chromosomale Merkmale, z.B. Markerchromosomen und/oder charakteristische Karyotypen, die ihre Unterscheidung auf ausschließlich chromosomalen Niveau erlaubt?
- Können innerhalb von engeren Verwandtschaftsgruppen die Karyotypen diploider Taxa auch in den Polyploiden identifiziert werden?
- Kommen bei den Taxa innerhalb der Selben systematischen Kategorie, z.B. einer Untergattung, Gattung, Tribus oder Unterfamilie gemeinsame chromosomale Merkmale vor, die sie gegenüber anderen abgrenzen und damit eine Beurteilung der systematischen Stellung von Taxa ermöglichen?
- Ergeben sich Hinweise auf phylogenetisch ursprüngliche bzw. abgeleitete chromosomale Merkmale und gibt es „Trends“ in der Karyotypevolution?
- Können Prozesse der Karyotypedifferenzierung auf Diploidniveau nachvollzogen und die Entstehung der z.T. hochpolyploiden Taxa rekonstruiert werden?
- Steht chromosomale Differenzierung im Zusammenhang mit Artbildungsprozessen und mit chorologisch-ökologischen Mustern der Taxa?

DANK

Bedanken möchte ich mich bei allen, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben. Herausragender Dank gilt meinem Betreuer, Prof. Dr. Martin Röser, der sich dafür besonders engagierte. Darüber hinaus unterstützten mich Dr. Bärbel Grebenstein (Tübingen), Konstanze Schubert (Halle), Dr. Bernhard von Hagen (Halle) sowie Ilka Weingart (Leipzig). Die Friedrich-Ebert-Stiftung förderte mich durch ein großzügiges, mehrjähriges Stipendium. Die Druckkosten zur Veröffentlichung meiner Dissertationsarbeit übernahm die Mehl-Mülhens-Stiftung. Beiden fühle ich mich zu herzlichem Dank verpflichtet.

MATERIAL und METHODEN

2.1 MATERIAL

2.1.1 Herkünfte der untersuchten Pflanzen

Die untersuchten Pflanzen sind fast ausschließlich Wildherkünfte, die am natürlichen Standort als Lebendpflanzen ausgegraben oder aus reifen Karyopsen angezogen wurden. Sie entstammen mehrheitlich den langjährigen Aufsammlungen von Prof. Dr. M. Röser. Zur Beschaffung weiterer Taxa wurden eigene Sammelreisen nach Norditalien, Sizilien, Kreta und Südspanien durchgeführt. Material von *Helictotrichon armeniacum*, *H. planiculme* und *H. blaii* stammt aus Kulturen des Botanischen Gartens der Universität Tübingen (H-Nummern). Alle übrigen Pflanzen werden unter den Rö- bzw. W- Sammelnummern im Botanischen Garten der Universität Halle kultiviert. Material von *H. sempervirens* kommt von einer Pflanze im Freiland des Botanischen Gartens der Universität Leipzig (Herkunft unbekannt). *Arrhenatherum elatius* und *Festuca rubra* stammen aus einem Kulturrasen. *Avena macrostachya* und *Ammophila arenaria* wurden über Samentausch bezogen. Belegexemplare für alle untersuchten Herkünfte befinden sich in den Herbarien von M. Röser (HAL), W. Sauer (TUB) und G. Winterfeld (HAL).

In der folgenden Liste sind die untersuchten Taxa und deren Herkünfte eingetragen. Ihre systematische Gliederung folgt WATSON & DALLWITZ (1999), die Gliederung innerhalb der Gattung *Helictotrichon* folgt weitgehend RÖSER (1989, 1996). Autornamen sind den jeweiligen aktuellen wissenschaftlichen Veröffentlichungen der Taxa oder den Internetseiten "Classification of New World Grasses" (<http://mobot.mobot.org/W3T/Search/nwclass.html>) und „Indices Nominum Supragenericorum Plantarum Vascularium“ (http://www.inform.umd.edu/PBIO/fam/sgpi_pok.html) entnommen. Die Abkürzung der Autornamen folgt BRUMMITT & POWELL (1992). Autoren aller weiteren in dieser Arbeit diskutierten Taxa der Gräser werden nur bei ihrer ersten Nennung im Text verzeichnet.

Subfam. Pooideae BENTH. trib. Aveneae DUMORT.

Helictotrichon* BESSER subg. *Helictotrichon

***H. sedenense*-Gruppe**

H. sedenense* (CLARION EX DC.) HOLUB subsp. *sedenense

Frankreich, Dépt. Pyrénées-Orientales, Massif du Canigou, zwischen dem Pic Joffre und dem Pic du Canigou, alpine Rasen und Felsspalten, W-exponiert, Granit, 2400-2700 m, 09.08.1997, M. Röser (Rö 10545).

***H. sedenense* (CLARION EX DC.) HOLUB subsp. *gervaisii* ROMERO ZARCO**

Spanien, Prov. Huesca, Maladeta-Gebiet, zwischen dem Rifugio la Renclusa und dem Lago de Paderna, alpine Rasen und Felsvegetation, basenreicher Granit und Kalk, 2150-2350 m, 15.08.1997, M. Röser (Rö 10588).

***H. parlatoresi*-Gruppe**

H. setaceum* (VILL.) HENRARD subsp. *setaceum

Frankreich, Dépt. Vaucluse, Mt. Ventoux, zwischen der Fontaine de la Brave und dem Gipfel, Kalkgerölle und -felsspalten, 1600-1800 m, 20.08.1997, M. Röser (Rö 10631).

***H. setaceum* (VILL.) HENRARD subsp. *petzense* (H. MELZER) RÖSER**

Österreich, Kärnten, Karawanken, nahe Bleiburg, Petzen, Westseite des Trebnikkars, Kalkfelsen, ca. 1800 m, 07.09.1998, M. Röser (Rö 10646).

***H. parlatoresi* (WOODS) PILG.**

Österreich, Kärnten, Karawanken, nahe Bleiburg, Petzen, Westseite des Trebnikkars, Schutthalden, Kalk, ca. 1800 m, 07.09.1998, M. Röser (Rö 10647).

Italien, Prov. Verona, M. Baldo, SE-Hang an der Straße ca. 5 km nördl. von Ferrara, Rasen im subalpinen *Pinus mugo*-Gebüsch, Kalk, ca. 1400 m, 21.07.1998, G. Winterfeld (W 11).

***H. ×krischae* H. MELZER (= *H. parlatoresi* × *H. setaceum* subsp. *petzense*)**

Österreich, Kärnten, Karawanken, nahe Bleiburg, Petzen, Westseite des Trebnikkars, Fuß der Kalkfelsen, ca. 1800 m, 07.09.1998, M. Röser (Rö 10648).

H. cf. ×krischae

Österreich, Kärnten, Karawanken, nahe Bleiburg, Petzen, Westseite des Trebnikkars, Fuß der Kalkfelsen, ca. 1800 m, 07.09.1998, M. Röser (Rö 10649).

***H. sempervirens* (VILL.) PILG.**

Kultur im Botanischen Garten Leipzig (BGL).

***H. convolutum*-Gruppe**

***H. sarracenorum* (GAND.) HOLUB**

Spanien, Prov. Granada, zwischen Guadix und Granada, östlich des Puerto de la Mora, Seitental an der Gaststätte 'El Alcázar', Kalkfelsen im hochwüchsigen Hartlaubwald, humusreiche Felsspalten, 13.06.1985, M. Röser (Rö 3266).

***H. convolutum* (C. PRESL) HENRARD**

Italien, Sizilien, Prov. Palermo, südöstl. der Rocca Busambra, oberhalb der Schotterstraße von Ficuzza nach Prizzi, Kalk mit Terra rossa, 1050 m, 21.09.2000, G. Winterfeld (W 34).

MATERIAL und METHODEN

—, —, —, Contrada Giardinella, Tal südöstlich C. Nouva, Kalkfelsen, 880 m, 24.10.1987, M. Röser (Rö 6005), – nur Giemsa-C-Bänderung.

Griechenland, Epirus, Nomós Igumenitsa, wenig östl. des Dorfes Ag. Cyriaki, *Abies cephalonica*-Wälder am Nordhang des Oros Paramithias, Kalk, ca. 1200-1600 m, 31.07.1990, M. Röser (Rö 7316).

—, Peloponnes, Nom. Arkadia, am Westfuß des Menalon oberhalb von Nimfassia, unterhalb der *Abies cephalonica*-Wälder, *Quercus coccifera*-Gebüsch, ehemalige kleine Ackerflächen, Kalk mit Terra rossa, 08.10.1998, M. Röser (Rö 10697).

H. filifolium (LAG.) HENRARD subsp. *filifolium*

Spanien, Prov. Castellón, Berge ca. 2 km südwestl. Segorbe, Macchie, Kalk, 500 m, 07.06.1985, M. Röser (Rö 3026).

H. filifolium (LAG.) HENRARD subsp. *arundanum* ROMERO ZARCO

Spanien, Prov. Cádiz, Sa. de Grazalema, wenig nördl. des Pto. de las Palomas, nordexponierte Kalkfelshänge, ca. 1100 m, 27.09.1995, M. Röser (Rö 10271).

H. cantabricum (LAG.) GERVAIS

Spanien, Prov. Huesca, zwischen Jaca und Puente de la Reina, 1,7 km westl. Ascara, Mergelhänge am ‚Hotel Aragon‘, 11.08.1997, M. Röser (Rö 10570).

H. desertorum-Gruppe

H. desertorum (LESS.) NEVSKI ex KRASCH. subsp. *basalticum* (PODP.) HOLUB

Österreich, Niederösterreich, Hundsheimer Berg nahe Hainburg, oberhalb der Ortschaft Hundsheim, Trockenrasen auf Kalk, ca. 300 m, 27.12.1997, M. Röser (Rö 10641).

subg. *Tricholemma* RÖSER

H. jahandiezii (LITARD. in JAHAND. & MAIRE) POTZTAL

Marokko, Prov. Ifrane, Mittlerer Atlas, von Ifrane abwärts nach El-Hajeb, am Beginn des Oued Ifrane, nahe der Abzweigung zur Source Vitelle, *Adenocarpus boudyi*-Polsterformation auf Kalk, ca. 1600 m, 04.10.1995, M. Röser (Rö 10297).

—, —, —, am südlichen Ortsrand von Ifrane, 33°30'30"N, 05°07'20"W, *Adenocarpus boudyi*-Polsterformationen auf Kalk, ca. 1600 m, 04.10.1995, M. Röser (Rö 10304), – nur Fluoreszenzfärbung.

subg. *Pubavenastrum* (VIERH.) HOLUB

H. pubescens (HUDS.) PILG.

England, Surrey, zwischen Sutton und Reigate, SW oberhalb Banstead Downs, Mesobrometen am Rande des Golfplatzes, 26.06.1994, M. Röser (Rö 10206).

subg. *Pratavenastrum* (VIERH.) HOLUB

H. bromoides-Gruppe

H. bromoides (Gouan) C. E. Hubb.

Spanien, Prov. Granada/Málaga, Sierra de Tejeda, Nordrand, nordexponierte, überweidete Berghänge bei Ventas de Zaffaraya, Kalksandstein, ca. 980 m, 25.04.2001, G. Winterfeld (W 58).

Frankreich, Dépt. Hautes-Alpes, Col de Montgenèvre, erodierte Skipiste nördl. des Ortes, Kalk, 1900 m, 15.08.1984, M. Röser (Rö 11039).

H. cincinnatum (TEN.) RÖSER

Italien, Sizilien, Prov. Palermo, Madonie nördl. Petralia, östl. der P.lla Mandarini, an der Straße von Petralia nach Piano Battaglia, Kalk, ca. 1250 m, 14.09.2000, G. Winterfeld (W 31).

—, —, Prov. Agrigento, nördl. des M. Iazzo Vecchio, nordwestl. Raffaldali, Westende der Montagna de Perani, brandgeschädigte Macchie auf Kalk, 480m, 27.10.1987, M. Röser (Rö 6024) – nur Tafelabbildung.

H. gervaisii (HOLUB) RÖSER subsp. *gervaisii*

Spanien, Prov. Málaga, Küstengebiet östlich von Málaga, 500 m westl. des Zementwerkes im Osten von Rincón de la Victoria, *Thymus-Ulex*-Macchie, Kalk, 30 m, 17.06.1985, M. Röser (Rö 3418).

H. gervaisii (HOLUB) RÖSER subsp. *arundanum* (ROMERO ZARCO) RÖSER

Spanien, Prov. Málaga, Serrania de Ronda, von der Küste nach Ronda, oberhalb des *Quercus ilex*-Waldes im Talboden, Kalk, ca. 1200 m, 29.04.2001, G. Winterfeld (W 71).

Spanien, Prov. Cádiz, Sa. de Grazalema, zwischen Pto. del Boyar und dem Pto. de las Palomas, lückiges Gebüsch, ostexponiert, Kalk, ca. 1200 m, 27.09.1995, M. Röser (Rö 10270).

H. pruinosum (HACK. & TRAB.) HENRARD

Marokko, zentraler Mittlerer Atlas, zwischen Azrou und Midelt, 32°59'00"N, 05°04'00"W, vom Col du Zad ca. 500 m nach Südosten (Moulouya-Hochtal), Schutthalden im *Cedrus atlantica*-Wald, Kalk, ca. 2100 m, 05.10.1995, M. Röser (Rö 10318).

H. agropyroides (BOISS.) HENRARD

Griechenland, Kreta, Nom. Iráklion, Archánes, Júchtas, SE-Hang, Mergel, ca. 800 m, 19.04.1999, G. Winterfeld (W 20).

—, Peloponnes, Nom. Arkadia, am Westfuß des Menalon oberhalb von Nimfassia, unterhalb der *Abies cephalonica*-Wälder, *Quercus coccifera*-Gebüsch, ehemalige kleine Ackerflächen, Kalk mit Terra rossa, 08.10.1998, M. Röser (Rö 10698).

H. marginatum-Gruppe

H. marginatum (LOWE) RÖSER

Portugal, Prov. Beira Alta, Sa. da Estrela, zwischen Sao Romao und dem Torre, um die Barragem Covao do Currall, SW- und W-exponierte Felshänge, Granit, ca. 1000 m, 12.07.1992, M. Röser (Rö 9421).

H. compressum (HEUFF.) HENRARD

Griechenland, Makedonien, Nom. Drama, Orvilos-Gebiet, nahe der Straße Nevrikopi-Chrysokephalos/Lefkogia, 1 km in Richtung Exochi, Trockenrasen mit *Chrysopogon*, sandig verwitternder Granit, 16.08.1998, M. Röser (Rö 10707).

H. leve (HACK.) POTZTAL

Spanien, Prov. Granada, Sierra Nevada, Nordseite des Pico del Veleta, an der Gipfelstraße von Granada zum Pico del Veleta nahe der Albergue Universitario, karge, trittbelastete Zwergstrauchvegetation, Schiefer, ca. 2600 m, 23.04.2001, G. Winterfeld (W 48).

H. albinerve (BOISS.) HENRARD

Spanien, Prov. Málaga, Sierra Bermeja, zwischen Estepona und dem Puerto de Peñas Blancas, lichter *Pinus pinaster*-Forst, Peridotit und Glimmerschiefer, ca. 700 m, 20.06.1985, M. Röser (Rö 3459).

—, Prov. Cádiz/Málaga, zwischen Ronda und Grazalema, 5 Straßenkilometer auf der C334 in Richtung Grazalema, Korkeichenwald und *Cistus ladanifer*-*C. populifolius*-Macchie, Mergel, 29.04.2001, G. Winterfeld (W 72).

***H. cintranum* RÖSER**

Portugal, Prov. Estremadura, Südrand der Serra da Sintra, bei der Siedlung Ribeira da Penha Longa, niedrige Macchie westlich des Flusses, 20.07.1992, M. Röser (Rö 9525).

***H. hackelii* (HENRIQ.) HENRRAD**

Portugal, Prov. Baixo Alentejo, Vila Nova de Milfontes, *Pinus pinaster*-Wald 200 m nördlich des Campingplatzes, spärliche Grasvegetation auf Sand, 10 m, 27.06.1985, M. Röser (Rö 3521).

H. aetolicum*-Gruppe**H. aetolicum* (RECH. F.) HOLUB**

Griechenland, Epirus, Nom. Ioannina, nördlich des Sees von Ioannina, Oros Mitsekli, nördlich des Hauptgipfels, Kalkfelsen und Felsspalten östlich der großen Doline, ca. 1700 m, 27.07.1990, M. Röser (Rö 7266).

***H. armeniacum* (SCHISCHK.) GROSSH.**

Nord-Türkei, Vilayet Erzurum, Kop Geçidi, NW Askale, NO-exponierte subalpine Steppenrasen mit *Juniperus* und *Astragalus*-Polstern, ton- und humusreicher Boden über Kalk und Tertiär, 2400 m, 16.07.1991, G. & W. Sauer (H 471).

H. versicolor*-Gruppe**H. versicolor* (VILL.) PILG. subsp. *versicolor***

Österreich, Salzburg, Großglockner-Gebiet, nahe der Hochalpenstraße, oberhalb des Mittertörl-Tunnels, Rasen, ca. 2400 m, 19.08.1999, M. Röser (Rö 10965).

H. blaii*-Gruppe**H. blaii* (ASCH. & JANKA) C. E. HUBB. subsp. *blaii***

Bosnien, Maglic, Gesteinsfluren, 19.07.1970, W. Sauer (H 344).

H. pratense* (L.) BESSER subsp. *pratense

England, Surrey, zwischen Sutton und Reigate, südwestlich oberhalb Banstead Downs, Mesobrometen, 26.06.1994, M. Röser (Rö 10207).

H. pratense* (L.) BESSER subsp. aff. *pratense

Frankreich, Dépt. Pyrénées-Orientales, Grenzgebiet zu Andorra, zwischen dem Col de Puymorens und Porté-Puymorens, durch Brände entstandenes Genisteengesträuch, Schiefer, 1800 m, 24.08.1985, M. Röser (Rö 3998).

***H. pratense* (L.) BESSER subsp. *ibericum* comb. ined.**

Spanien, Prov. Oviedo, Picos de Europa, zwischen Tielve und Sotres, westexponierte Kalkhänge mit *Festuca-Sesleria*-Rasen, oberhalb 1000 m, 10.08.1985, M. Röser (Rö 3774).

—, —, —, westlich des Dorfes Sotres, Kalkhänge und überbeweidete subalpine Rasenflächen, 11.08.1985, M. Röser (Rö 3814).

—, Prov. Huesca, Tal des Rio Aragon, kleiner Seitenfluss westl. Abay, Mergelhänge, 11.08.1997, M. Röser (Rö 10568).

***H. pratense* (L.) BESSER subsp. *amethysteum* comb. ined.**

Andorra, Tal der Valira del Orient, 700 m südwestl. Canillo, vegetationsarme, schwarze Mergelrücken, südexponiert, 1450 m, 24.08.1985, M. Röser (Rö 3990).

Spanien, Prov. Girona, Enklave von Llivia, Hügel am westl. Ortsrand von Llivia, süd-exponierte Trockenrasen, amphibolitisches Gestein, ca. 1200 m, 26.08.1985, M. Röser (Rö 4013).

Frankreich, Dépt. Pyrénées-Orientales, zwischen Mont-Louis und Fetges, (wenig unterhalb Mont-Louis) an der Abzweigung nach Le Pla de L'ous, Grasgesellschaften, Schiefer, 1550 m, 27.08.1985, M. Röser (Rö 4015).

***H. pratense* (L.) BESSER s.l.**

Frankreich, Dépt. Vaucluse, Mt. Ventoux, zwischen der Fontaine de la Brave und dem Gipfel, Kalkgerölle und -fesspalten, 1600-1800 m, 20.08.1997, M. Röser (Rö 10633).

H. praeustum* (RCHB.) TZVELEV subsp. *praeustum

Italien, Trentino-Alto Adige, Prov. Bolzano (Bozen), an der Straße von Canazei zum Pass Pordoi, Kalk, ca. 2000-2100 m, 13.07.1998, G. Winterfeld (W 10).

—, Prov. Verona, M. Baldo, Südostflanke des M. Maggiore zwischen dem Val Campione und dem Gipfel, Rasen im subalpinen *Pinus mugo*-Gebüsch, Kalk, 1700-1900 m, 17.08.1994, M. Röser (Rö 10232).

H. adsurgens*-Gruppe**H. adsurgens* (SIMONK.) CONERT**

Rumänien, Jud. Hunedoara, Retezat-Gebirge, Südabdachung des Retezat-Gipfels, westlich oberhalb der Station der Rumänischen Akademie der Wissenschaften, artenreiche Wiesen zwischen *Pinus mugo*-Gebüsch, Granodiorit, 1750 m, 30.07.1992, M. Röser (Rö 9575).

***H. planiculme* (SCHRAD.) PILG.**

Tschechien, Hochgesenke, Velka Kotlina. Ex Hort. Bot. Prag-Pruhonice, W. Sauer (H 401).

incertae sedis***H. lusitanicum* (ROMERO ZARCO) RÖSER**

Portugal, Prov. Trás-os-Montes e Alto Douro, Serra de Nogueira, südwestl. Bragança, von Cruzes (Kreuzung der N206 mit d. Gipfelstraße) ca. 2 km nach NNW, in Richtung des Berges Mosqueiro, Peridotit, 1050 m, 06.08.1985, M. Röser (Rö 3710).

Agrostis* L.**Agrostis capillaris* L.**

Deutschland, Sachsen, Oberlausitz, östl. von Rietschen und dem Schloss Niederspree, Sandrasen, ca. 151 m, 30.07.1998, M. Röser (Rö 10660).

Ammophila* Host**Ammophila arenaria* (L.) LINK subsp. *arundinacea* H. LINDB.**

Portugal, Odemira (Vila Nova de Milfontes), 1991, VIII Nr. 742, Samenversand durch HB Lisboa.

Amphibromus* NEES**Amphibromus nervosus* (J.D. HOOK.) BAILL.**

Australien, Victoria, Gebiet des Murray River NE Echuca, Barmah State Park, 300 m nördl. von Barmah, feuchte Schlammböden mit *Juncus*-Beständen, 15.09.1998, M. Röser (Rö 10764).

—, New South Wales, Great Dividing Range, zwischen Goulburn und Canberra, am Federal Highway, SE-Rand von Rowe's Lagoon, Flachufer mit Rasenflächen, grober Sand, 17.09.1998, M. Röser (Rö 10770).

Arrhenatherum* P. BEAUV.**Arrhenatherum elatius* (L.) P. BEAUV. EX J. & C. PRESL**

Deutschland, Leipzig, angesäte Wiese vor dem Bot. Institut, Johannisallee 21-23, 13.06.1997, G. Winterfeld (W 77).

MATERIAL und METHODEN

***Avena* L.**

***Avena macrostachya* COSS. & DURIEU**

Erhalten von Dr. J. M. Leggett, Institute of Grassland and Environmental Research, Wales (CC 7068).

***Deschampsia* P. BEAUV.**

***Deschampsia cespitosa* (L.) P. BEAUV.**

Deutschland, Sachsen, Oberlausitz, östl. von Rietschen und dem Schloss Niederspree, Erlenbruchwald östl. des Neuwiesenteiches, ca. 150 m, 30.07.1998, M. Röser (Rö 10734).

***Holcus* L.**

Holcus mollis* L. subsp. *mollis

Deutschland, Sachsen, Oberlausitz, östl. von Rietschen und dem Schloss Niederspree, Sandrasen, ca. 151 m, 30.07.1998, M. Röser (Rö 10658).

***Koeleria* PERS.**

***Koeleria cristata* (L.) PERS.**

Griechenland, Epirus, Nom. Ioannina, westlicher Teil des Tomaros-Gebirges, westlich von Variades, oberer Teil eines genau nach W gerichteten Tales, obere subalpine Stufe, W-exponierte, steile Hänge mit Kalkschutt, 25.08.1998, M. Röser (Rö 10727).

***Lagurus* L.**

***Lagurus ovatus* L.**

Portugal, Prov. Minho, Küstengebiet bei Esposende, zwischen Fao und dem Dünengebiet an der Mündung des Rio Cavado, Pinus pinaster-Forstre auf Sand, ca. 6 m, 02.07.1992, M. Röser (Rö 9271).

***Pseudarrhenatherum* ROUY**

***Pseudarrhenatherum longifolium* (THORE) ROUY**

Portugal, Prov. Minho, Hügelland nördl. Viana do Castelo, an der Passhöhe bei Outeiro, lichter Pinus pinaster-Eucalyptus-Wald, Granit, weniger als 500 m, 04.07.1992, M. Röser (Rö 9322).

***Trisetum* PERS.**

Trisetum flavescens* (L.) BEAUV. subsp. *flavescens

Griechenland, Epirus, Nom. Ioannina, westlicher Teil des Tomaros-Gebirges, westlich von Variades, oberer Teil eines genau nach W gerichteten Tales, obere subalpine Stufe, W-exponierte, steile Hänge mit Kalkschutt, 25.08.1998, M. Röser (Rö 10728).

Subfam. Pooideae BENTH. trib. Poeae R. BR.

***Festuca* L.**

***Festuca rubra* subsp. *rubra* L.**

Deutschland, Leipzig, Probstheida, Rasen am Rand des Dorfangers, 10.08.1998, G. Winterfeld (W 78).

***Cynosurus* L.**

***Cynosurus echinatus* L.**

Griechenland, Peloponnes, Nom. Achaia, zwischen Zachlorou und Ano Diakofto, Straßengraben, sandig-mergeliger Boden, 11.08.1998, M. Röser (Rö 10700).

Subfam. Pooideae BENTH. trib. Triticeae DUMORT.

***Elymus* L.**

Elymus farctus* (VIV.) RUNEMARK ex MELDERIS subsp. *farctus

Portugal, Prov. Minho, Küste nahe Esposende, Weißdünengebiet am Südufer des Mündungsbereiches des Rio Cavado, Sand, ca. 5-10 m, 07.07.1992, M. Röser (Rö 9387).

Subfam. Pooideae BENTH. trib. Seslerieae W. D. J. KOCH

***Sesleria* Scop.**

Sesleria albicans* KIT. ex SCHULTES subsp. *albicans

Frankreich, Dépt. Vaucluse, Mt. Ventoux, zwischen der Fontaine de la Brave und dem Gipfel, Kalkgerölle und Felsspalten, 1600-1800 m, 20.08.1997, M. Röser (Rö 11040).

Subfam. Arundinoideae BURMEIST. trib. Danthonieae ZOTV

***Danthonia* DC.**

***Danthonia alpina* VEST**

Griechenland, Makedonien, Nom. Drama, Orvilos-Gebiet, nahe der Straße Nevrikopi-Chrysokephalos/Lefkogia, 1 km in Richtung Exochi, Trockenrasen mit *Chrysopogon*, sandig verwitternder Granit, 16.08.1998, M. Röser (Rö 10712).

—, Epirus, Nom. Ioannina, Katara-Pass (Straße Ioannina-Trikala) nahe Metsovo, zwischen den Abzweigungen nach Grevena und zum Pigai-Aoos-Damm, Serpentin Hügel mit karger Vegetation, ca. 1600 m, 26.08.1998, M. Röser (Rö 10732).

***Danthonia decumbens* (L.) DC.**

Griechenland, Makedonien, Nom. Drama, Orvilos-Gebiet, nahe der Straße Nevrikopi-Chrysokephalos/Lefkogia, 1 km in Richtung Exochi, Trockenrasen mit *Chrysopogon*, sandig verwitternder Granit, 16.08.1998, M. Röser (Rö 10711).

Deutschland, Sachsen, Oberlausitz, östl. von Rietschen und dem Schloss Niederspree, Sandrasen, ca. 151 m, 30.07.1998, M. Röser (Rö 10659).

Subfam. Arundinoideae BURMEIST. trib. Arundineae BURMEIST.

***Arundo* L.**

***Arundo plinii* TURRA**

Portugal, Prov. Estremadura, Sa. da Arrabida, Sesimbra, Ruderalfluren am nördlichen Ortsrand, Kalk, S-exp. ca. 100 m, 16.07.1992, M. Röser (Rö 9502).

Subfam. Stipoideae BURMEIST. trib. Stipeae DUMORT.

***Stipa* L.**

***Stipa gigantea* LINK**

Portugal, Prov. Beira Alta, Sa. da Estrela, Talboden des Rio Zêzere-Tales, ca. 4 km SSW Caldas de Manteigas, W-exponierte, aufgelassene Weidflächen und Genisteen-Heiden, 12.07.1992, M. Röser (Rö 9476).

incertae sedis

Danthoniastrum (HOLUB) HOLUB**Danthoniastrum compactum (BOISS. & HELDR.) HOLUB**

Griechenland, Thessalien, Nom. Trikala, Katarrachias-Gebirge (im Norden des Tzoumerka), von Kalarites aus 7 km nach ENE, mittlerer Teil des U-förmig gebogenen Gebirgskammes, nahe der Kammlinie, S-expon., steile Felsrasen, Kalk, ca. 2100 m, 23.08.1998, M. Röser (Rö 10724).

2.1.2 Puffer und Lösungen**Bariumhydroxid-Lösung (gesättigt)**

6,3 g Bariumhydroxid-Octahydrat (Merck)

- in 100 ml kochendem, deionisiertem Wasser lösen und auf 21°C abkühlen

0,01 M Citronensäure-Natriumcitrat-Puffer pH 4,8

0,1 M Citronensäure-Monohydrat-Lösung (Merck 244)

0,1 M Tri-Natriumcitrat-2-Hydrat-Lösung (Merck 6448)

- im Verhältnis 4:6 mischen und 10x mit deionisiertem Wasser verdünnen

Chromomycin A₃-Färbelösung (CMA)

0,5 mg Chromomycin A₃ (Serva 17148 oder Sigma C2659)

- in 1 ml McILVAINE-Puffer pH 7,0 (5 mM MgCl₂ enthaltend) lösen und 1:1 mit deionisiertem Wasser versetzen

Dextransulfat-Stammlösung

50% (w/v) Dextransulfat

- in Wasser lösen und durch einen Mikrofilter (0,22 µm) filtrieren

0,2 M EDTA (pH 8,0)**Fixierungsgemisch für Pflanzenmaterial**

100%iger Ethanol

100%ige Essigsäure

- im Verhältnis 3:1 mischen

70%iges Formamid

70 ml Formamid (deionisiert, Roth)

20 ml 10x SSC

10 ml deionisiertes Wasser

Giensa-Färbelösung

3-4% der Giensa-Stammlösung (Gurr R66)

in Sörensen-Phosphatpuffer pH 6,8

4 M Lithiumchlorid**Karmin-Propionsäure**

2 g Karmin

- in 100 ml 45%iger Propionsäure unter Rückflusskühlung 45 min kochen

4%iges Paraformaldehyd pH 7,5

4 g Paraformaldehyd

100 ml deionisiertes Wasser

- auf 80°C erhitzen, mit 6 µl 8 M NaOH sowie 1000 µl PBS auf pH 7,5 einstellen und auf Raumtemperatur (RT) abkühlen

Pektinase-Cellulase-Enzymgemisch

1% Cellulase (Calbiochem 21497)

10% Pectinase (Sigma P5146)

- in 0,01 M Citronensäure-Natriumcitratpuffer pH 4,8

RNase A-Stammlösung

10 mg/ml DNase-freie RNase

- in 10 mM Tris/HCl (pH 7,5), 15 mM NaCl lösen, 15 min kochen, nach dem Abkühlen einfrieren und vor Gebrauch auf 100 µg/ml in 2 x SSC verdünnen

SDS Stammlösung

20% (w/v) Natriumdodecylsulfat in deionisiertem Wasser

Silbernitrat-Lösung 50%

5 g Silbernitrat

- in 10 ml deionisiertem Wasser durch 0,2 µm Millipore-Filter filtrieren und lichtgeschützt im Kühlschrank aufbewahren

Sörensen-Phosphatpuffer pH 6,8

9,08 g/l di-Kaliumhydrogenphosphat-Trihydrat (Merck)

11,88 g/l Natriumdihydrogenphosphat-Dihydrat (Merck)

- im Verhältnis 1:1 mischen

10x SSC Stammlösung

1,5 M Natriumchlorid-Lösung

0,15 M Tri-Natriumcitrat-2-Hydrat-Lösung

TE pH 8

10 mM Tris-HCl (pH 8,0)

1 mM EDTA

2.2 METHODEN**2.2.1 Pflanzenanzucht**

Die Anzucht aus Samen erfolgte in Petrischalen auf feuchtem Filterpapier bei Raumtemperatur. Entwickelte Keimlinge sowie vom natürlichen Standort ausgegrabene Lebendpflanzen wurden in Tontöpfe mit einem Substratgemisch aus gleichen Teilen Normalerde, Kompost und Rohhumus verpflanzt. Die Topfpflanzen wurden im Sommer bei 23°C, im Winter bei 17°C in Versuchsgewächshäusern kultiviert, halbjährlich umgetopft und im Sommer alle vier Wochen mit NPK-Flüssigdünger (8% N, 8% P₂O₅, 8% K₂O) gedüngt.

2.2.2 Arretierung der Mitosen und Fixierung der Wurzelspitzen

Die Wurzelspitzen wüchsiger Pflanzen wurden abgenommen, gesäubert und für 24 h in Eiswasser (± 1°C) zur Hemmung des Mitosevorgangs überführt. Die Fixierung erfolgte 3 h in einem frisch hergestellten Gemisch aus Ethanol (99%) und Eisessig im Verhältnis 3:1 bei Raumtemperatur (RT). Die fixierten Wurzelspitzen wurden in Ethanol (99%) bei -20°C bis zur Weiterverarbeitung aufbewahrt.

2.2.3 Vorbehandlung der Wurzelspitzen

Die Lockerung des Gewebeverbandes zur Präparation geeigneter Metaphaseplatten erfolgte mittels Enzymvorbehandlung nach SCHWARZACHER et al. (1980). Die fixierten Wurzelspitzen wurden zunächst auf 3-4 mm verkürzt und zur

MATERIAL und METHODEN

Entfernung der Fixierungslösung 3 x 5 min in 0,01 M Citronensäure-Natriumcitratpuffer pH 4,8 gespült. Nach zweistündiger Inkubation der Wurzelspitzen in einem Enzymgemisch aus 1% Cellulase und 10% Pectinase bei 37°C wurden diese 5 min mit 0,01 M Citronensäure-Natriumcitratpuffer pH 4,8 gewaschen und bei 4°C in diesem Puffer bis zur Präparation aufbewahrt (maximal 24 h).

2.2.4 Chromosomenpräparation

Die Wurzelspitzen wurden einzeln auf gereinigte Objektträger überführt, die Kalyptra unter dem Binokular mit einem Skalpell entfernt und nach Zugabe von ± 20 µl 2%-iger Karmin-Propionsäure mittels eines Messingstabes zerkleinert. Nach Auflegen eines 18x18 mm Deckglases wurde der Objektträger etwa 3 sec über einer Alkoholflamme erhitzt, das Präparat anschließend zwischen saugfähigem Filterpapier gequetscht und zur Vermeidung der Austrocknung mit Gummilösung umrandet. Unter dem Mikroskop konnte das Präparat im Phasenkontrast auf geeignete Metaphaseplatten durchgemustert werden. Diese Stellen wurden an einem ZEISS-Axioskop 2-Mikroskop im Hellfeld mit Schwarz-Weiß-Negativfilm fotografiert (Kodak Technical Pan, belichtet bei 25 ASA). Danach wurde das Präparat auf einer Tiefkühlmaschine (DHS Europe) bei -90°C eingefroren, das Deckglas mit einer Rasierklinge abgesprengt und der Objektträger für 30 min in 99%igen Alkohol überführt. Die weitere Aufbewahrung erfolgte in geschlossenen Behältern mit Silika-Gel bei -20°C.

2.2.5 Silberfärbung der aktiven Nukleolus-Organisatoren

Die Darstellung der Nukleolusproteine in den aktiven NORs erfolgte nach einer etwas modifizierten Methode von STACK et al. (1991). Objektträger wurden 10 min in 2x SSC bei 40°C vorbehandelt, mit Wasser abgespült, luftgetrocknet, mit einem Tropfen 50%iger wässriger Silbernitrat-Lösung versehen und mit einem Polyamidgewebe (Maschenweite 100 µm) abgedeckt. Die Inkubation erfolgte in einer feuchten Kammer 1 h bei 50°C. Nachdem das Gewebe mit deionisiertem Wasser abgespült, die Präparate luftgetrocknet und mit einem Tropfen Immersionsöl unter einem Deckglas abgedeckt waren, erfolgte die Zählung der aktiven NORs unter dem Mikroskop und die fotografische Dokumentation der geeigneten Metaphaseplatten. Zur weiteren Färbung der Präparate mit Fluoreszenzfarbstoffen bzw. zur Verwendung für die *in situ*-Hybridisierung sollten die Deckgläser vorsichtig entfernt, das Immersionsöl mit Chloroform vollständig abgespült, das gebundene Silber mit 1%iger Perjodsäure entfernt (DENTON 1989) und die Präparate luftgetrocknet werden.

Während Silberfärbungen ohne vorangegangene Inkubation in 2x SSC bei 40°C überhaupt keine Differenzierungen auf den Gräserchromosomen zeigten, konnte nach SSC-

Behandlung zumindest für einige v.a. diploide Taxa eine positive Silberfärbung der NORs nachgewiesen werden (Tafeln 1-5). Für einen Teil der Taxa ergaben sich jedoch erhebliche Schwierigkeiten bei der Reproduzierbarkeit der Ergebnisse (siehe Kap. 4.3.1).

2.2.6 Giemsa-C-Bänderung

Zur Darstellung des konstitutiven Heterochromatins der Chromosomen wurde nach einer teilweise veränderten Methode von SCHWARZACHER et al. (1980) wie folgt vorgegangen: Nachdem die Präparate über Nacht bei 40°C vollständig getrocknet waren, erfolgte die Denaturierung der Chromosomen durch Übertragung der Objektträger für 5 min in 45%ige Essigsäure bei 60°C in Färbetrögen. Anschließend wurden sie zweimal in deionisiertem Wasser (60°C) gespült und für 10 min in eine gesättigte Bariumhydroxid-Lösung bei Raumtemperatur überführt. Unter fließendem Leitungswasser wurde solange gespült, bis sämtliche Bariumhydroxidreste entfernt waren. Die Objektträger wurden mit einem Hand-Blasebalg getrocknet, 2 h in 2x SSC bei 60°C inkubiert, wiederum mit deionisiertem Wasser gewaschen und getrocknet. Die differentielle Färbung erfolgte 1-2 h mit frisch hergestellter 3%iger Giemsa-Lösung in Sörensen-Phosphatpuffer unter einem Deckglas in einer feuchten Kammer bei 37°C. Die Färbelösung wurde mit deionisiertem Wasser entfernt, die Präparate vollständig getrocknet und zur Entfernung unspezifisch gebundenen Farbstoffs (Differenzierung) über Nacht in Xylol gestellt. Am nächsten Tag wurden die Objektträger unter dem Abzug getrocknet und mit Euparal dauerhaft gemacht.

Da die C-Bänderung keine Anschlussbehandlungen ermöglicht und zur Reproduzierbarkeit der Ergebnisse häufig eine sehr große Anzahl an Präparaten notwendig gewesen wäre, konnte diese Methode nur bei einigen Taxa durchgeführt werden (Kap. 4.2.6; Tafeln 1, 2, 5, 6).

2.2.7 Fluoreszenz-DNA-*in situ*-Hybridisierung (FISH)

Die Methode der Fluoreszenz-*in situ*-Hybridisierung folgte LEITCH et al. (1994). Sie wurde allerdings dahingehend modifiziert, dass dasselbe Objektträgerpräparat in bis zu vier aufeinanderfolgenden Hybridisierungsschritten mit unterschiedlichen DNA-Sonden eingesetzt werden konnte (Mehrfachhybridisierung).

2.2.7.1 Sequenzspezifische DNA-Proben („Molekulare Sonden“)

Als spezifische DNA-Proben zur Lokalisierung bestimmter DNA-Abschnitte in den Chromosomen, wurden aus der genomischen DNA Bereiche der ribosomalen DNAs durch

spezifische Primer für konservierte Abschnitte ihrer Gene mit Hilfe der PCR (polymerase chain reaction) isoliert und amplifiziert. Die Proben der 5S rDNA aus *Helictotrichon marginatum* umfassen das Gen und den intergenischen Spacer mit einer Gesamtlänge von 286 bp (GenBank/EMBO AJ390195; RÖSER et al. 2001; <http://www.biologie.uni-halle.de/bot/data.html>). Aus der 45S rDNA (18S-ITS1-5,8S-ITS2-26S rDNA), die den 45S rRNA-Precursor der ribosomalen 18S-, 5,8S- und 26S RNA-Untereinheiten kodiert (siehe SUMNER 1990), wurden Abschnitte der 18S-5,8S und der 5,8S-26S rDNA von *H. armeniacum* isoliert (vgl. GenBank/EMBO Z96856, Z96857; GREBENSTEIN et al. 1998). Zusätzlich wurden drei hochrepetitive DNAs (Satelliten-DNAs) auf Vorkommen und Lokalisation in den Chromosomen getestet: CON1 (\pm 365 bp; GenBank/EMBO/DDBJ pCON1_1-pCON1_5, Z68761-68765) und CON2 (\pm 562 bp; GenBank/EMBO/DDBJ pCON2_1-pCON2-4, Z68772-Z68775) aus *H. convolutum* sowie COM2 (\pm 576 bp; GenBank/EMBO/DDBJ pCOM2_1-pCOM2_4, Z68783-68786) aus *H. compressum* (GREBENSTEIN et al. 1995, 1996). Diese DNA-Proben wurden durch Frau Dr. B. Grebenstein (Institut für Genetik der Universität Tübingen) bereitgestellt.

2.2.7.2 Markierung der DNA-Sonden

Die Markierung dieser DNA-Proben mit Fluorescein-11-dUTP erfolgte durch die Random Priming Reaktion nach FEINBERG UND VOGELSTEIN (1984) mit dem „Random Primed Labelling Kit“ (Roche Diagnostics) weitgehend nach den Anweisungen des Herstellers. Rund 1 μ g linearisierte DNA wurde in 16 ml sterilem H₂O im kochenden Wasserbad 5 min denaturiert und dann 5 min auf Eis gestellt. Nach Zugabe von 4 μ l Fluorescein-High Prime und guter Durchmischung folgte die Inkubation 1 h bei 37°C. Die Reaktion wurde durch Zugabe von 2 μ l 0,2 M EDTA (pH 8,0) und Erwärmung 10 min auf 65°C abgestoppt. Die anschließende Präzipitation der markierten DNA erfolgte durch Zugabe von 2,5 μ l 4 M LiCl und 75 μ l eisgekühltem (-20°C) 100%igem Ethanol 2 h bei -20°C. Nach Zentrifugation 15 min bei 13000 g bei 4°C wurde der Überstand entfernt und das Pellet mit 50 ml eiskaltem 70%igem (v/v) Ethanol gewaschen. Nach nochmaliger Zentrifugation 5 min bei 13000 g bei 4°C wurde der Überstand verworfen und das Pellet bei 37°C getrocknet. Die Resuspendierung des DNA-Pellets erfolgte in 20 ml TE-Puffer.

2.2.7.3 Vorbehandlung und Denaturierung der Chromosomenpräparate

Die Chromosomenpräparate wurden 1h mit einer DNase-freien RNase (100 μ g/ml) in 2x SSC bei 37°C inkubiert, anschließend zweimal in 2x SSC gewaschen und mit deionisiertem Wasser abgespült. Die Fixierung der Chromosomen

erfolgte 10 min in einer 4%igen Lösung von frisch depolymerisiertem Paraformaldehyd in Wasser bei pH 7,5 und Raumtemperatur. Nach gründlichem Waschen in 2x SSC, wurden die Präparate in einer Ethanolserie (70%, 95%, 100%) jeweils 5 min dehydriert und anschließend luftgetrocknet. Die Denaturierung der chromosomalen DNA erfolgte durch Übertragung der Objektträger für 10 min in 70%iges Formamid (v/v) in 0,2x SSC bei 70°C. Zur Verhinderung der vorzeitigen Renaturierung wurden die Präparate in einer aufsteigenden Alkoholreihe (70%, 95%, 100%) jeweils 5 min bei -20°C dehydriert und anschließend luftgetrocknet.

2.2.7.4 Denaturierung der DNA-Probe, Hybridisierung und Nachbehandlung

Der Hybridisierungsansatz enthielt 2 ng/ μ l Fluorescein-dUTP-markierte DNA, 2x SSC, 50% deionisiertes Formamid, 10% Dextransulfat, 0,1% (w/v) SDS und 3 ng/ μ l – durch Ultraschall – fragmentierte Lachssperma-DNA. In diesem Gemisch wurde die DNA 5 min bei 70°C denaturiert und anschließend rasch auf Eis überführt. Pro Objektträgerpräparat wurden 20 μ l Hybridisierungsprobe aufgetragen und mit einem Deckglas abgedeckt. Die Hybridisierung erfolgte in einer feuchten Kammer über Nacht bei 37°C. Die nach LEITCH et al. (1994) errechneten Hybridisierungsstringenzen liegen damit für die verwendeten Proben der Satelliten-DNAs CON2 und COM2 bei $75 \pm 4\%$, bei der Satelliten-DNA CON1 und der 5S rDNA bei $76 \pm 4\%$, bei der 45S rDNA bei $77 \pm 4\%$.

Zur Nachbehandlung wurden die Objektträger zunächst zum Lösen der Deckgläser 5 min in 2x SSC bei RT gespült. Nach der stringenten Waschung mit 20% (v/v) deionisiertem Formamid in 0,1x SSC für 10 min bei 42°C, 3 x 5 min in 2x SSC bei RT, 1 x 3 min in 2x SSC mit 0,2% Tween20 und letztlich in deionisiertem Wasser wurden die Präparate luftgetrocknet. Diese Waschung entfernt Sequenzen mit weniger als $85 \pm 4\%$ Homologie zur Targetsequenz bei allen verwendeten DNA-Sonden.

Nicht hybridisierte DNA der Chromosomen wurde mit dem nicht basenspezifischen Fluorochrom Propidiumjodid (1,5 μ g/ml) gelöst in VECTASHIELD Mounting Medium (Vector Laboratories) gefärbt, die Präparate mit einem Deckglas verschlossen und im Dunkeln 1-24 h bei 4°C bis zur mikroskopischen Auswertung aufbewahrt.

2.2.8 Fluoreszenzfärbung

Zur Darstellung hinsichtlich ihrer Basenzusammensetzung unterschiedlicher heterochromatischer Chromosomenabschnitte wurde im Anschluss an die *in situ*-Hybridisierung eine sequentielle Färbung mit Chromomycin (CMA) und DAPI durchgeführt (vgl. SCHWEIZER 1976, SUMNER 1990,

MATERIAL und METHODEN

SCHWEIZER & AMBROS 1994). Die Präparate wurden mit Chromomycin-Färbelösung unter einem Deckglas 90 min in einer feuchten Kammer im Dunkeln gefärbt, anschließend mit deionisiertem Wasser gespült, luftgetrocknet und mit 1,5 µg/ml 4,6-Diamidino-2-phenylindol (DAPI) in VECTA-SHIELD Mounting Medium (Vector Laboratories) gegengefärbt und eingebettet. Vor der mikroskopischen Beobachtung wurde überschüssiges Einbettungsmittel mittels saugfähigem Filterpapier herausgequetscht. GC-reiche Chromosomenabschnitte zeichnen sich hierbei durch intensive Chromomycin-Fluoreszenz aus, AT-reiche durch verstärkte DAPI-Fluoreszenz (SCHWEIZER 1976, DEUMLING & GREIL-HUBER 1982).

2.2.9 Mikroskopische Auswertung

Die Präparate der *in situ*-Hybridisierung wurden am ZEISS-Axioskop 2-Mikroskop in Auflicht-UV-Fluoreszenz mit dem ZEISS-Filtersatz 09 (Anregung 450-490 nm, Farbteiler 510 nm, Sperrfilter 520 nm) für die simultane Detektion von Fluorescein und Propidiumjodid ausgewertet. Die mit den Fluorochromen Chromomycin und DAPI gefärbten Präparate wurden ebenfalls in Auflicht-UV-Fluoreszenz untersucht, unter Verwendung der folgenden Filterkombinationen: für Chromomycin Filtersatz 05 (Blauviolett-Anregung 395-440 nm, Farbteiler 460 nm, Sperrfilter 470 nm) und für DAPI Filtersatz 02 (UV-Anregung 365 nm, Farbteiler 395 nm, Sperrfilter 420 nm). Die Dokumentation erfolgte anfangs durch Fotografie mit einem Tageslicht-Farbdiafilm (Kodak Ektachrome 400 ASA), später durch digitale Aufnahmen an einer AxioCam HRC-Kamera und elektronischer Weiterbearbeitung mit der ZEISS-Axiovision-Software sowie Adobe Photoshop 6.0.

2.2.10 Karyotyp-Analyse

Zur Beschreibung der Karyotypen wurden die Chromosomenzahlen und die Anzahl der Satellitenchromosomen (SAT, siehe dazu Kap. 4.3.1) ermittelt, die Armlängen vermessen und die Ausdehnung und Lokalisationen von hybridisierten DNA-Sequenzen sowie der Chromomycin- bzw. DAPI-Bänder an Hand der Fotografien bzw. der digitalisierten Bilder festgestellt. Die rechnerische Auswertung erfolgte mit Hilfe des EXCEL-Kalkulationsprogramms. Die Berechnungen der Arm-Verhältnisse (r-Werte) sowie die Terminologie zur Zentromerposition folgen LEVAN et al. (1964). Aufgrund der Zugehörigkeit der chromosomalen Satelliten zum jeweiligen Chromosomenarm wurden diese bei der Berechnung der r-Werte einbezogen. Die Karyotypformeln (Kap. 3, Tabelle 3) geben die Anzahl von metazentrischen, submetazentrischen und subtelozentrischen Chromosomen sowie von Satelliten (SAT)- und Nicht-Satellitenchromosomen im Überblick an. Die Größengradient (Gi)- und

Symmetrie (Si)-Indizes wurden z.T. verändert nach SAUER & LEEP (1979), der Satelliten-Index (SATi) nach GREBENSTEIN (1992) berechnet. Die CMA-, DAPI-, 45S-, 5S-, CON1-, CON2- und COM2-Indizes [Hi(C), Hi(D), 45Si, 5Si, CON1i, CON2i, COM2i] geben Auskunft über die Ausdehnung der jeweiligen Bänder in Beziehung zur Mittleren Chromosomenlänge (Lm). Die einzelnen Parameter, deren Abkürzungen und Berechnungsformeln sind in Tabelle 2 dargestellt.

2.2.11 Grafische Darstellung

Die Chromosomen jeder Metaphaseplatte wurden zunächst ihrer Gesamtlänge nach sortiert und erhielten dabei eine Nummer, die in der graphischen Darstellung unter jedem Chromosom als arabische Ziffer erscheint. Die Idiogramme (Abb. 1-76) wurden mit Hilfe des COREL DRAW-Zeichenprogramms konstruiert. Zur besseren Übersichtlichkeit wurden hierbei vermutlich homologe oder homöologe Chromosomen mit übereinstimmenden Größen bzw. ähnlichen Morphologien, Einschnürungen, Bänderungsmustern von CMA und DAPI sowie der rDNA- (45S, 5S) und der Satelliten-DNA-Sonden (CON1, CON2, COM2) zu Paaren zusammengestellt und nach der mittleren Größe (µm) des jeweiligen Chromosomenpaares (römische Ziffern) angeordnet. In der Horizontalen erfolgte eine Einteilung entsprechend der Zentromerposition metazentrisch (m), submetazentrisch (sm) bzw. subtelozentrisch (st) sowie nach Satelliten-(SAT)- bzw. Nicht-Satellitenchromosomen (Nicht-SAT).

Die Angabe von Zahl und Lokalisation der hybridisierten Sequenzen sowie der Heterochromatinbänder basiert auf der Auswertung möglichst vieler Chromosomenspreitungen, deren Zahl in der Legende der Idiogramme mit M (für Metaphasen) angegeben ist. Die Ermittlung von Längen sowohl der karyologischen Daten, der mustergebenden Sequenzen als auch der Fluorochrombänder erfolgte anhand der jeweiligen Spreitung mit der stärksten Chromosomenkondensation. Hochgestellte Ziffern an den Abkürzungen für die DNA-Sonden (45S, 5S, CON1, CON2, COM2) sowie der Fluorochrom-Bänder (CMA, DAPI) in der Legende der Idiogramme verweisen auf die Reihenfolge, in der die *in situ*-Hybridisierungen bzw. Bänderungsverfahren durchgeführt wurden. Weiße Kästchen mit einem Kreuz in der Legende der Idiogramme geben an, dass die Hybridisierung bzw. Färbung durchgeführt wurde, jedoch die Sequenz bzw. der Farbstoff nicht nachgewiesen werden konnte. Ursache dafür kann einerseits auf dem realen Fehlen der jeweiligen Strukturen beruhen oder aber methodisch bedingt sein.

Wenn verschiedene Satellitensequenzen, ribosomale DNAs und differentiell angefärbte Heterochromatinabschnitte im mikroskopischen Bild an der selben Stelle im Chromosom nachgewiesen wurden, erfolgte die Eintragung der Bänder in den Idiogrammen in folgender Reihenfolge: 45S, CMA, DAPI, 5S, CON2, CON1, COM2 (für Satellitenchromosomen) und DAPI, 5S, 45S, CMA, CON2, CON1, COM2 (für

Tab. 2. Parameter der Karyotypanalyse, Abkürzungen und Berechnungsformeln.

Abk.	Parameter	Berechnungsformel
Einzelchromosom		
p	Länge des kurzen Armes	
q	Länge des langen Armes	
s	Länge des chromosomalen Satelliten innerhalb von q oder p	
l	totale Länge des Chromosoms	$l = p + q$
l _{min}	Länge des kürzesten Chromosoms	
l _{max}	Länge des längsten Chromosoms	
r	Armindex	$r = q / p$
sati	Satelliten-Index	$sati = (p - s) / s$ bzw. $(q - s) / s$
h(C)	Länge des Chromomycin (CMA)-Bandes	
h(D)	Länge des DAPI-Bandes	
45s	Länge des 45S rDNA-Bandes	
5s	Länge des 5S rDNA-Bandes	
con1	Länge des Satelliten-DNA CON1-Bandes	
con2	Länge des Satelliten-DNA CON2-Bandes	
com2	Länge des Satelliten-DNA COM2-Bandes	
loc	Abstand der Bande vom Telomer des jeweiligen Armes	
Chromosomensatz		
2n	Chromosomenzahl somatischer Zellen	
P	Gesamtlänge der kurzen Arme	$P = \text{Summe aller } p$
Q	Gesamtlänge der langen Arme	$Q = \text{Summe aller } q$
S	Gesamtlänge der chromosomalen Satelliten innerhalb von q oder p	$S = \text{Summe aller } s$
L	Gesamtlänge des Chromosomensatzes	$L = P + Q$
L _m	mittlere Chromosomenlänge	$L_m = L / 2n$
Si	Symmetrie-Index	$Si = P \times 100 / Q$
Gi	Gradienindex	$Gi = l_{\min} \times 100 / l_{\max}$
SATI	durchschnittlicher sati aller Satelliten-Chromosomen (SAT)	$SATI = \text{Summe aller sati} / \text{Anzahl der Satelliten}$
H(C)	Gesamtlänge der Chromomycin (CMA)-Bänder	$H(C) = \text{Summe aller } h(C)$
H(D)	Gesamtlänge der DAPI-Bänder	$H(D) = \text{Summe aller } h(D)$
45S	Gesamtlänge der 45S rDNA-Bänder	$45S = \text{Summe aller } 45s$
5S	Gesamtlänge der 5S rDNA-Bänder	$5S = \text{Summe aller } 5s$
CON1	Gesamtlänge der Satelliten-DNA CON1-Bänder	$CON1 = \text{Summe aller } con1$
CON2	Gesamtlänge der Satelliten-DNA CON2-Bänder	$CON2 = \text{Summe aller } con2$
COM2	Gesamtlänge der Satelliten-DNA COM2-Bänder	$COM2 = \text{Summe aller } com2$
Hi(C)	CMA-Index	$Hi(C) = H(C) \times 100 / L$
Hi(D)	DAPI-Index	$Hi(D) = H(D) \times 100 / L$
45Si	45S-Index	$45Si = 45S \times 100 / L$
5Si	5S-Index	$5Si = 5S \times 100 / L$
CON1i	CON1-Index	$CON1i = CON1 \times 100 / L$
CON2i	CON2-Index	$CON2i = CON2 \times 100 / L$
COM2i	COM2-Index	$COM2i = COM2 \times 100 / L$

Nicht-Satellitenchromosomen). Die Satellitensequenzen CON1, CON2 und COM2 sowie die subtelerischen 45S rDNA-Bänder in Nicht-Satellitenchromosomen wurden aufgrund der besseren Übersicht immer außerhalb der Chromosomen dargestellt. In metazentrischen Chromosomen mit einem Arm-Index von $r = 1$ wurden die Bänder, wenn kein homologes Chromosom mit deutlichen Bändern im kurzen Arm gefunden wurde, grundsätzlich entsprechend der oben genannten Reihenfolge im unteren Arm eingezeichnet.

Die hier verwendete Kombination von differenzieller Chromosomenfärbung mit *in situ*-Hybridisierung bringt Benennungsprobleme für die Konstruktion von Idiogrammen nach einem traditionellem ‚karyotyping‘ mit sich: Als Satellitenchromosomen werden traditionellerweise jene Chromoso-

men bezeichnet, die sich morphologisch durch eine sekundäre Einschnürung („secondary constriction“) auszeichnen, distal derer sich ein Chromosomenabschnitt anschließt, der ‚chromosomale Satellit‘. Solche Einschnürungen sind die Nukleolenbildungsorte (NORs = nucleolar organising regions). Sie enthalten die Gene, die für die ribosomale DNA kodieren (z.B. SHI et al. 1996, XU & EARLE 1996b, HANSON et al. 1996). Die rDNA-Gene sind GC-reich (KING et al. 1993) und zeichnen sich bei den höheren Pflanzen üblicherweise durch starke Chromomycin-Fluoreszenz aus (SCHWEIZER 1976, PLADER et al. 1998). Aktive NORs können mit Silberimprägnierung durch AgNO₃ dargestellt werden (vgl. STACK et al. 1991, STACK 1991).

Während die Lage der sekundären Einschnürungen in der Mehrzahl der untersuchten diploiden und mäßig polyploiden

MATERIAL und METHODEN

Arten unmittelbar erkennbar war, trat sie bei hochpolyploiden Arten, vor allem bei stark kondensierten Metaphasechromosomen z.T. nur undeutlich oder überhaupt nicht hervor. Da Silberfärbungen in vielen Fällen keine reproduzierbaren Ergebnisse lieferten (s.o.), war die Position der NORs in den meisten Fällen nur durch Fluorochromfärbungen und DNA-Hybridisierungen mit der 45S rDNA nachweisbar. Derartige Chromosomen wurden in den Karyotypformeln und den Idiogrammen ebenfalls als Satellitenchromosomen aufgeführt. Bei gelegentlich auftretenden zusätzlichen Hybridisierungsorten der 45S rDNA in Form von schmalen Banden handelt es sich wahrscheinlich nicht um Nukleolenbildungsorte (siehe Kap. 4.2.2).

DAPI-Färbungen, die nach einer oder mehreren *in situ*-Hybridisierungen durchgeführt wurden, ergaben deutliche Bänder in Bereichen von ausgedehnten Chromomycin-positiven Regionen (NORs), während sie ohne vorangegangene Hybridisierungen dort nicht festzustellen waren. Diese

Beobachtungen wurden zwar nicht generell, aber bei einzelnen Arten der Untergattungen *Helictotrichon* und *Pratavenastrum* wiederholt gemacht. Wenn solche artifiziellen DAPI-Bänder in den NORs auftraten, die ohne vorangegangene Hybridisierung nicht nachzuweisen waren (siehe Kap. 4.2.6), werden sie bei der Berechnung der Anteile des DAPI-positiven Heterochromatins (DAPI-Indizes; Tabelle 3) nicht mit berücksichtigt. In den Grafiken werden sie als weißes DAPI-Band mit schwarzem Stern eingezeichnet.

2.2.12 Zitate

Die Abkürzungen der Literaturzitate folgen "Frontiers in Bioscience: journal name abbreviation, ISSN number and coverage" (<http://www.bioscience.org/atlas/jourabbr/list.htm>).

ERGEBNISSE

3.1 *Helictotrichon*

Die Gattung *Helictotrichon* zeigt mit Ausnahme von Australien und Südamerika eine fast weltweite Verbreitung. Gegenwärtig schließt sie etwa 100 Arten ein, was aufgrund der starken Differenzen in den Artkonzepten unterschiedlicher Autoren sowie der fehlenden Revision afrikanischer und südostasiatischer Arten nur eine Schätzung ist. Mit 45-50 Arten ist die Gattung in Eurasien weit verbreitet. In Ost- und Südostasien kommen etwa 15 Arten vor. In Nordamerika ist die Gattung nur mit zwei indigenen Arten [*H. mortonianum* (SCRIBN.) HENRARD und *H. hookeri* (SCRIBN.) HENRARD] und dem synanthropen *H. pubescens* vertreten. In Afrika dringt sie von Nordafrika (ca. 12 Arten) über die Gebirge Zentral-, Ost- und Westafrikas bis Südafrika (ca. 25-30 Arten) vor (LANGE 1995b). *Helictotrichon* wird in die Subgenera *Helictotrichon* (ca. 60-65 Arten), *Pratavenastrum* (28-32 Arten), *Pubavenastrum* (1 Art) und *Tricholemma* (1-2 Arten) gegliedert (RÖSER 1989).

3.1.1 *H. subg. Helictotrichon*

Das Subgenus *Helictotrichon* zeigt die ausgedehnteste geographische Verbreitung aller Untergattungen. Besondere Entfaltungsschwerpunkte liegen im Mediterrangebiet und den eurasischen Gebirgen. Es umfasst aber auch tropisch-südostasiatische, tropisch-afrikanische und südafrikanische Vertreter sowie die nordamerikanische Art *H. mortonianum* (HONDA 1930, SAINT-YVES 1931, HUBBARD 1936, SCHWEICKERDT 1937, TZVELEV 1976, MA 1983, WU & KUO 1987). Das Subgenus *Helictotrichon* zeichnet sich im Bereich der Blätter und Infloreszenzen durch die stärkste Konzentration entwicklungs- und anatomischer Merkmale aus ('Stipavena'-Blatttyp, z.T. geschlossene Blattscheiden, unspezialisierte Grannenanatomie, etc.). Bei all diesen Merkmalsbildungen handelt es sich um Plesiomorphien, so dass es - im Gegensatz zu den anderen Subgenera - fraglich ist, ob es sich beim subg. *Helictotrichon* um eine monophyletische Gruppe handelt (LANGE 1995a, RÖSER 1996). Innerhalb dieses Subgenus lassen sich mehrere Gruppen von einander ähnlichen Arten unterscheiden.

3.1.1.1 *H. sedenense*-Gruppe

Die extrem weitverbreitete *H. sedenense*-Gruppe (= *H. decorum*-Gruppe) kommt von Nordafrika über West- und Ost-

europa sowie Zentralasien bis nach Nordamerika (*H. mortonianum*) vor. Das Häufigkeitszentrum liegt in Mittel- bis Zentralasien, wo offensichtlich die Aufsplitterung in zahlreiche, z.T. nur kleinräumig an die jeweiligen klimatischen und edaphischen Bedingungen angepassten Arten stattgefunden hat. Ihre Vertreter zeigen deutliche Ost-West-Disjunktionen, welche z.T. durch eiszeitliche Vorgänge verursacht worden sein können. Von den zwei europäischen - in Gebirgsvegetationen vorkommenden Arten - ist die hier untersuchte *H. sedenense* mit ihren zwei Unterarten in den Westmediterraneis (GERVAIS 1973b, ROMERO ZARCO 1984b, RÖSER 1989) und *H. decorum* in den Karpaten und in Siebenbürgen (LANGE 1995a) verbreitet.

3.1.1.1.1 *H. sedenense* subsp. *sedenense*

Verbreitung: Die weitverbreitete subsp. *sedenense* kommt in den (Hoch-)Gebirgen der Westmediterraneis vor und erreicht im Nordosten den Alpenhauptkamm der Westalpen. Isolierte Fundpunkte liegen in den französischen Voralpen am Mt. Ventoux, im Zentralmassiv im Mt. Dore-Gebiet (BRAUN-BLANQUET 1923), den Picos de Europa, der Cordillera Cantábrica und der Sa. Nevada (RÖSER 1989).

Ökologie: Die Unterart ist subalpin bis alpin zwischen 1800 und 2800 m verbreitet. In der Auvergne kommt sie bis unter 1300 m hinab vor (BRAUN-BLANQUET 1923), in den südlichen Hochgebirgen (Sa. Nevada, Mittlerer und Hoher Atlas) liegen die Vorkommen zwischen 2300 und 3300 m, im Hohen Atlas sogar bis oberhalb von 4000 m. Sie wächst in Geröllgesellschaften, der Zwergstrauchstufe sowie in Rasengesellschaften offenbar ohne besondere Bodenansprüche.

Chromosomenzahlen: Diploide Zahlen von $2n = 2x = 14$ wurden von LITARDIÈRE (1950; französische Westalpen), GERVAIS (1966, 1968a, 1973b; französische Westalpen, Zentralmassiv, Zentral- und Ostpyrenäen, Kantabrien, Sa. Nevada), TOMBAL (1968; französische Westalpen), KÜPFER (1974; Zentralmassiv, südliche Vorberge der Pyrenäen), GALLAND (1988; marokkanischer Atlas) sowie RÖSER (1989, 1996; Westalpen, See-Alpen, französische Ostpyrenäen, Zentralpyrenäen) notiert.

Karyologie: Im Chromosomensatz von *H. sedenense* subsp. *sedenense* aus den Ost-Pyrenäen (Rö 10545) wurden unter den $2n = 14$ metazentrischen Chromosomen vier Satellitenchromosomen ermittelt, entsprechend der früheren Angabe

ERGEBNISSE

Tab. 3. Ergebnisse der Karyotypanalysen. Die Symbole sind in Tabelle 2 und Kap. 2.2.10 erklärt. ¹ B-Chromosomen bei der Berechnung nicht berücksichtigt, ² Wert basiert auf der Auswertung unvollständig kondensierter Pro-Metaphasechromosomen, ³ Wert konnte präparatebedingt nicht oder nicht reproduzierbar erfasst werden, n.u. nicht untersucht.

Taxon	Herkunft	2n =	Karyotypformel	L [µm]	Lm [µm]	lmax [µm]	lmin [µm]	Gi [%]	Si [%]	Hi(C) [%]	Hi(D) [%]	SATi	45Si [%]	5Si [%]	CON1i [%]	CON2i [%]	COM2i [%]
H. subg. Helictotrichon																	
H. sedenense-Gruppe																	
<i>H. sedenense</i> subsp. <i>sedenense</i>	R 10545	2x = 14 + 1B	10m SAT: 4m + 1B	82,8	5,5	6,5	2,0	30,8	88,1	2,7	10,7	4,5	3,8	2,1	12,4	8,8	n.u.
<i>H. sedenense</i> subsp. <i>gervaisii</i>	R 10588	4x = 28	18m 2sm SAT: 8m	80,8 ¹	5,8 ¹	6,5 ¹	5,0 ¹	76,9 ¹	87,8 ¹	2,2 ¹	11,0 ¹	5,4 ¹	3,3 ¹	2,2 ¹	12,1 ¹	8,4	n.u.
				189,3	6,8	8,0	5,5	68,8	86,5	2,4	7,5	4,0	4,1	1,1	0,0 ³	0,0 ³	n.u.
H. parlatorei-Gruppe																	
<i>H. setaceum</i> subsp. <i>setaceum</i>	R 10631	2x = 14	11m SAT: 3m	108,8	7,8	10,3	6,5	63,4	83,4	2,3	6,6	2,9	2,3	0,9	4,7	5,6	n.u.
<i>H. setaceum</i> subsp. <i>petzense</i>	R 10646	2x = 14 + 4B	10m SAT: 4m + 4B	103,4	5,7	8,0	2,0	25,0	91,4	2,8	7,3	5,0	2,8	0,8	5,8	5,4	n.u.
				95,4 ¹	6,8 ¹	8,0 ¹	6,1 ¹	76,6 ¹	90,8 ¹	1,4 ¹	7,3 ¹	8,4 ¹	1,4 ¹	0,9 ¹	6,3 ¹	5,9 ¹	n.u.
<i>H. parlatorei</i>	R 10647	2x = 14	10m SAT: 4m	98,0 ²	7,0 ²	7,8 ²	6,5 ²	83,9 ²	91,2 ²	2,3 ²	2,8 ²	5,4 ²	2,3 ²	1,4 ²	1,3 ²	5,4 ²	n.u.
	W 11	2x = 14	10m SAT: 4m	65,0	4,6	6,3	4,0	64,0	85,7	4,2	6,7	2,0	5,2	1,5	7,1	6,9	n.u.
<i>H. xkrischae</i>	R 10648	2x = 14 + 2B	10m SAT: 4m + 2B	92,5	5,8	7,3	2,0	28,6	92,7	3,5	4,7	3,0	3,5	1,6	1,6	4,6	n.u.
				88,5 ¹	6,3 ¹	7,3 ¹	5,5 ¹	75,9 ¹	92,4 ¹	2,8 ¹	4,7 ¹	3,6 ¹	2,8 ¹	1,7 ¹	1,7 ¹	4,8 ¹	n.u.
<i>H. cf. xkrischae</i>	R 10649	2x = 14	10m 2sm SAT: 2m	90,0	6,4	7,8	5,5	71,0	76,9	1,1	6,0	4,5	1,8	1,3	3,6	2,5	n.u.
<i>H. sempervirens</i>	BGL	6x = 42	31m SAT: 11m	205,0	4,9	5,8	4,0	69,6	84,7	0,0 ³	7,7	1,9	4,5	0,7	0,0 ³	3,7	n.u.
H. convolutum-Gruppe																	
<i>H. sarrazenorum</i>	R 3266	2x = 14	10m SAT: 4m	117,5	8,4	9,0	7,7	86,1	91,1	2,1	8,9	5,2	n.u.	n.u.	n.u.	n.u.	n.u.
<i>H. convolutum</i>	W 34	2x = 14	10m SAT: 4m	100,3	5,6	8,3	5,0	60,6	79,8	2,7	8,0	4,1	2,7	1,1	5,5	8,0	n.u.
	R 7316	2x = 14	10m SAT: 4m	173,3 ²	12,4 ²	14,0 ²	10,3 ²	73,2 ²	80,5 ²	2,0 ²	8,4 ²	4,6 ²	2,0 ²	2,0 ²	6,2 ²	8,2 ²	n.u.
	R 10697	2x = 14	10m SAT: 4m	81,3	5,8	7,5	4,8	63,3	84,7	4,0	5,7	4,2	4,3	1,8	8,2	9,4	n.u.
<i>H. filifolium</i> subsp. <i>filifolium</i>	R 3026	13x = 91	77m 4sm SAT: 8m 2sm	686,0	7,5	9,5	3,8	39,5	78,8	0,8	2,2	4,6	1,1	0,4	0,8	2,4	n.u.
<i>H. filifolium</i> subsp. <i>arundanum</i>	R 10271	10x = 70	56m 6sm SAT: 8m	507,5	7,3	9,3	5,0	54,1	77,1	0,4	6,0	10,8	0,4	0,7	4,9	0,0 ³	n.u.
<i>H. cantabricum</i>	R 10570	12x = 81	71m SAT: 10m	634,5	7,8	11,0	8,0	54,5	80,6	1,0	1,3	4,4	1,2	0,8	0,0 ³	0,9	n.u.
H. desertorum-Gruppe																	
<i>H. desertorum</i> subsp. <i>basalticum</i>	R 10641	2x = 14	10m SAT: 4m	108,5	7,8	9,0	6,3	69,4	88,7	1,8	0,0	5,3	1,8	0,5	0,0	5,3	n.u.
H. subg. Tricholemma																	
<i>H. jahandiezii</i>	R 10297	4x = 28	20m SAT: 8m	266,8	9,5	12,3	7,3	59,2	86,9	2,4	1,4	11,0	1,7	1,3	n.u.	n.u.	n.u.
H. subg. Pubavenastrum																	
<i>H. pubescens</i>	R 10206	2x = 14	10m SAT: 4m	115,3	8,2	10,0	6,5	65,0	88,2	0,0 ³	0,0	1,5	1,3	1,3	0,0	0,0	n.u.
H. subg. Pratavenastrum																	
H. bromoides-Gruppe																	
<i>H. bromoides</i> subsp. <i>bromoides</i>	W 58	2x = 14	10m 2sm SAT: 2m	131,0	7,3	10,5	8,3	78,6	70,7	1,0	0,0	4,8	1,0	0,6	n.u.	n.u.	1,8
	R 11039	2x = 14	12m SAT: 2m	121,6	8,7	10,0	7,5	75,0	87,5	0,8	0,0	9,0	n.u.	0,7	n.u.	n.u.	4,1
<i>H. cincinnatum</i>	W 31	4x = 28 + 1B	22m SAT: 6m + 1B	156,8	5,4	6,5	3,3	50,0	83,9	1,8	2,2	6,2	1,8	1,4	n.u.	n.u.	1,2
				153,5 ¹	5,5 ¹	6,5 ¹	4,3 ¹	65,4 ¹	83,8 ¹	1,5 ¹	2,2 ¹	6,9 ¹	1,5 ¹	1,5 ¹	n.u.	n.u.	1,2 ¹
<i>H. gervaisii</i> subsp. <i>gervaisii</i>	R 3418	8x = 56	28m 22sm SAT: 6sm	421,5	7,5	10,3	5,3	51,2	62,5	0,6	12,5	6,4	n.u.	2,3	n.u.	n.u.	2,5
<i>H. gervaisii</i> subsp. <i>arundanum</i>	W 71	4x = 28	14m 10sm SAT: 4m	194,3	6,9	8,0	5,0	62,5	71,1	1,4	2,6	4,6	1,4	1,3	n.u.	n.u.	6,3
	R 10270	6x = 42	24m 12sm SAT: 4m 2sm	292,0	7,0	8,5	5,3	61,8	71,3	0,9	6,0	6,4	n.u.	1,9	n.u.	n.u.	5,6
<i>H. pruinatum</i>	R 10318	15x = 105	67m 28sm SAT: 10m	416,9	4,0	5,3	2,8	52,4	70,6	0,7	10,2	6,3	0,7	1,5	n.u.	n.u.	0,0 ³
<i>H. agropyroides</i>	R 10698	10x = 70	48m 12sm SAT: 10m	355,0	5,1	6,3	4,0	64,0	75,7	2,1	6,2	3,2	1,9	2,1	n.u.	n.u.	9,1
	W 20	10x = 65	52m 3sm SAT: 10m	264,5	4,1	5,8	2,8	47,8	78,4	2,1	2,6	3,5	1,7	2,0	n.u.	n.u.	9,3
H. marginatum-Gruppe																	
<i>H. marginatum</i>	R 9421	2x = 14	10m 2sm SAT: 2m	101,9	7,3	8,8	6,3	71,4	85,2	1,1	3,3	4,1	n.u.	1,5	n.u.	n.u.	0,0 ³
<i>H. compressum</i>	R 10707	2x = 14	10m SAT: 2m	113,8	8,1	9,5	5,3	55,3	84,2	0,9	17,5	2,0	n.u.	2,3	n.u.	n.u.	11,3
<i>H. leve</i>	W 38	2x = 14	12m SAT: 2m	130,5	7,3	10,8	7,5	73,9	84,5	1,1	0,0	5,2	1,1	0,8	n.u.	n.u.	1,3
<i>H. albinerve</i>	R 3459	2x = 14 + 1B	12m SAT: 2m + 1B	88,0	5,9	6,8	3,0	44,4	85,3	1,7	0,0	4,2	2,0	1,4	n.u.	n.u.	3,7
				85,0 ¹	6,1 ¹	6,8 ¹	5,5 ¹	81,5 ¹	84,8 ¹	1,2 ¹	0,0 ¹	5,3 ¹	1,2 ¹	1,5 ¹	n.u.	n.u.	3,8 ¹
	W 72	4x = 28	24m SAT: 4m	166,8	6,0	6,8	5,0	74,1	85,3	1,5	0,0	3,5	1,6	1,6	n.u.	n.u.	2,8
<i>H. cintranum</i>	R 9525	6x = 42	32m 4sm SAT: 6m	254,5	6,1	8,0	5,3	65,6	77,7	1,7	3,2	5,9	1,3	2,7	n.u.	n.u.	7,1
<i>H. hackelii</i>	R 3521	6x = 42	28m 8sm SAT: 6m	374,0	8,9	7,0	5,8	65,1	73,5	0,0 ³	6,6	5,9	1,2	1,9	n.u.	n.u.	4,1
H. aetolicum-Gruppe																	
<i>H. aetolicum</i>	R 7266	2x = 14	8m 2sm SAT: 4m	102,5	7,3	8,3	6,8	81,8	79,8	2,2	5,9	5,7	n.u.	1,0	n.u.	n.u.	n.u.
<i>H. ameniacum</i>	H 471	12x = 84	62m 10sm SAT: 10m 2sm	650,8	6,6	9,5	5,5	57,9	72,7	0,8	6,1	7,9	n.u.	n.u.	n.u.	n.u.	n.u.
H. versicolor-Gruppe																	
<i>H. versicolor</i> subsp. <i>versicolor</i>	R 10965	2x = 14	10m SAT: 4m	69,5	5,0	6,0	4,3	70,8	89,1	9,5	0,4	3,8	2,9	1,3	n.u.	n.u.	0,0 ³
H. blaii-Gruppe																	
<i>H. blaii</i> subsp. <i>blaii</i>	H 344/b	14x = 98	74m 12sm SAT: 10m 2sm	487,5	5,0	6,5	3,8	57,7	72,8	0,6	3,5	9,8	0,6	0,6	n.u.	n.u.	1,3
<i>H. pratense</i> subsp. <i>pratense</i>	R 10207	18x = 126	92m 20sm SAT: 14m	656,8	5,2	6,5	3,3	50,0	76,2	1,2	7,0	3,5	1,2	1,5	n.u.	n.u.	1,5
<i>H. pratense</i> subsp. aff. <i>pratense</i>	R 3998	14x = 98	64m 24sm SAT: 10m	748 ²	7,6 ²	11,8 ²	5,3 ²	44,7 ²	71,5 ²	0,5 ²	3,2 ²	7,9 ²	0,6 ²	0,9 ²	n.u.	n.u.	0,4 ²
<i>H. pratense</i> subsp. <i>ibericum</i>	R 3774	15x = 105	81m 10sm SAT: 14m	412,0	3,9	5,0	3,0	60,0	79,9	1,1	4,9	4,8	1,2	1,5	n.u.	n.u.	4,6
	R 3814	15x = 104 + 2B	75m 18sm + 2B SAT: 12m 2sm	552,8	5,2	8,5	2,3	26,5	73,7	1,8	4,0	2,2	1,8	1,4	n.u.	n.u.	2,1
				548,3 ¹	5,3 ¹	8,5 ¹	4,0 ¹	47,1 ¹	73,6 ¹	1,8 ¹	3,9 ¹	2,2 ¹	1,8 ¹	1,4 ¹	n.u.	n.u.	2,1 ¹
	R 10568	14x = 98	80m 10sm SAT: 4m 4sm	578,8	5,9	8,0	4,3	53,1	71,8	0,6	4,6	7,8	0,4	1,1	n.u.	n.u.	3,8
<i>H. pratense</i> subsp. <i>amethysteum</i>	R 3990	18x = 126	102m 10sm SAT: 10m 4sm	537,5	4,3	6,0	2,5	41,7	79,0	0,8	0,0	5,5	1,0	1,1	n.u.	n.u.	0,5
	R 4013	18x = 126	102m 12sm SAT: 8m 4sm	596,3	4,7	6,0	2,3	37,5	79,1	0,0 ³	0,0	4,0	1,0	0,7	n.u.	n.u.	0,0 ³
	R 4015	18x = 130	101m 14sm SAT: 9m 6sm	630,5	4,9	7,5	2,0	26,7	77,0	0,9	1,1	4,3	1,1	1,4	n.u.	n.u.	0,0 ³
<i>H. pratense</i> s.l.	R 10633	18x = 130	85m 35sm SAT: 6m 4sm	714,8	5,5	7,5	3,5	46,7	69,9	0,0 ³	1,2	5,5	0,6	0,6	n.u.	n.u.	0,4
<i>H. praestum</i> subsp. <i>praestum</i>	W 10	16x = 112	81m 16sm SAT: 7m 8sm	512,5	4,6	6,5	3,0	46,2	71,0	1,6	8,9	2,0	1,8	0,9	n.u.	n.u.	2,5
	R 10232	18x = 124	80m 32sm SAT: 12m	548,4	4,4	6,3	3,3	52,0	70,3	1,2	6,3	3,1	1,2	1,2	n.u.	n.u.	3,0
H. adsurgens-Gruppe																	
<i>H. adsurgens</i> subsp. <i>adsurgens</i>	R 9575	18x = 126	92m 20sm SAT: 14m	1045,8 ²	8,3 ²	10,8 ²	6,3 ²	58,1 ²	75,2 ²	0,0 ³	3,1 ²	6,2 ²	0,9 ²	0,8 ²	n.u.	n.u.	1,1 ²

Taxon	Herkunft	2n =	Karyotypformel	L [µm]	Lm [µm]	lmax [µm]	lmin [µm]	Gi [%]	Si [%]	Hi(C) [%]	Hi(D) [%]	SATi	45Si [%]	5Si [%]	CON1i [%]	CON2i [%]	COM2i [%]
Pooideae / Aveneae																	
<i>Agrostis capillaris</i>	R 10660	4x = 28	22m SAT: 3m 3sm	115,5	4,1	5,5	3,3	59,1	79,1	0,0 ³	9,0	0,9	3,0	1,5	n.u.	3,8	n.u.
<i>Ammophila arenaria</i> subsp. <i>arundinacea</i>	HB Lisboa 742	4x = 28	18m 4sm SAT: 6m	164,3	5,9	10,0	4,0	40,0	78,0	2,5	5,0	0,5	2,5	0,4	n.u.	0,0	n.u.
<i>Amphibromus nervosus</i>	R 10764	6x = 42	34m 4sm SAT: 2m 2sm	151,6	3,6	5,3	2,4	45,2	68,9	1,0	0,7	1,3	1,0	0,7	0,0	n.u.	n.u.
	R 10770	6x = 42	38m SAT: 4sm	193,8	4,5	6,8	2,6	38,9	73,0	1,4	0,0	1,4	1,4	0,3	n.u.	0,0	n.u.
<i>Arrhenatherum elatius</i>	W 77	4x = 28	24m SAT: 4m	191,8	6,8	9,0	6,3	69,4	85,7	1,6	6,8	1,5	1,6	2,2	0,0	n.u.	n.u.
<i>Avena macrostachya</i>	CC 7068	4x = 28	20m SAT: 8m	235,5	8,4	9,8	6,8	69,2	88,4	1,8	0,0	6,1	2,0	1,0	n.u.	0,0	n.u.
<i>Deschampsia cespitosa</i> subsp. <i>cespitosa</i>	R 10734	4x = 26	8m 8sm 4st SAT: 4m 2st	118,6	4,6	6,3	3,0	48,0	53,3	0,0 ³	13,5	0,8	2,5	1,9	n.u.	0,0	n.u.
<i>Holcus mollis</i> subsp. <i>mollis</i>	R 10658	4x = 28	18m 6sm SAT: 4m	215,8	7,7	11,0	4,5	40,9	72,9	0,8	4,6	4,3	1,9	0,7	n.u.	1,7	n.u.
<i>Koeleria cristata</i>	R 10727	8x = 56	47m 4sm SAT: 5m	263,0	4,7	6,3	2,8	44,0	81,1	1,0	3,3	3,5	1,0	1,5	n.u.	1,5	n.u.
<i>Lagurus ovatus</i>	R 9271	2x = 14	9m 1sm SAT: 4m	75,0	5,4	6,8	4,3	63,0	85,2	2,7	1,8	2,9	2,7	0,0 ³	0,0 ³	0,0 ³	n.u.
<i>Pseudarrhenatherum longifolium</i>	R 9322	2x = 14 + 2B	8m 4sm SAT: 2m + 2B	81,5	5,1	7,5	2,3	30,0	75,3	2,8	3,8	4,0	1,4	2,0	0,0	0,0	n.u.
				76,8 ¹	5,5 ¹	7,5 ¹	4,4 ¹	58,3 ¹	74,4 ¹	2,4 ¹	4,1 ¹	8,0 ¹	1,0 ¹	2,1 ¹	0,0 ¹	0,0 ¹	n.u.
<i>Trisetum flavescens</i> subsp. <i>flavescens</i>	R 10728	6x = 36	30m SAT: 2m 4sm	169,8	4,7	6,0	3,5	58,3	77,3	0,0 ³	13,3	1,3	1,2	1,0	n.u.	2,8	n.u.
Pooideae / Poaeae																	
<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>rubra</i>	W 78	6x = 41	29m SAT: 12m	222,5	5,4	6,5	4,0	61,5	82,8	2,8	6,8	4,0	3,1	0,6	n.u.	3,0	n.u.
<i>Cynosurus echinatus</i>	R 10700	2x = 18	12m 2sm SAT: 4m	134,3	7,5	12,3	3,3	26,5	82,0	1,5	1,1	2,9	1,5	0,4	n.u.	0,4	n.u.
Pooideae / Triticeae																	
<i>Elymus farctus</i> subsp. <i>farctus</i>	R 9387	4x = 27	23m SAT: 4m	251,5	9,3	11,8	7,3	61,7	83,2	3,8	6,0	2,2	0,8	0,4	n.u.	n.u.	n.u.
Pooideae / Seslerieae																	
<i>Sesleria albicans</i> subsp. <i>albicans</i>	R 11040	8x = 55	45m 2sm SAT: 8m	328,5	6,0	7,3	4,8	65,5	82,8	1,3	3,3	1,3	1,4	1,1	n.u.	n.u.	n.u.
Arundinoideae / Danthoneae																	
<i>Danthonia alpina</i>	R 10712	4x = 36	32m 2sm SAT: 2m	128,5	3,6	5,0	2,8	55,0	77,9	1,0	0,0	3,6	1,0	0,4	n.u.	n.u.	n.u.
<i>Danthonia alpina</i>	R 10732	4x = 36	30m 4sm SAT: 2m	111,9	3,1	4,5	2,0	44,4	75,5	0,9	0,0	3,3	0,9	0,6	n.u.	n.u.	n.u.
<i>Danthonia decumbens</i>	R 10711	4x = 36	30m 4sm SAT: 2m	95,6	2,7	4,0	1,8	43,8	80,0	0,7	0,0	2,9	0,7	0,5	n.u.	n.u.	n.u.
<i>Danthonia decumbens</i>	R 10659	4x = 36	30m 4sm SAT: 2m	89,8	2,5	3,3	1,9	57,7	82,2	1,1	0,0	1,5	1,1	0,6	n.u.	n.u.	n.u.
Arundinoideae / Arundineae																	
<i>Arundo plinii</i>	R 9052	4x = 48	46m SAT: 2m	134,1	2,8	3,5	1,5	42,9	82,5	0,4	4,8	0,0	0,4	0,0 ³	n.u.	n.u.	n.u.
Stipoideae / Stipeae																	
<i>Stipa gigantea</i>	R 9476	7x = 84	68m 8sm SAT: 8m	151,1	1,8	2,5	1,3	50,0	81,5	2,6	0,0	0,8	2,6	0,2	n.u.	n.u.	n.u.
incertae sedis																	
<i>Danthoniastrum compactum</i>	R 10724	2x = 24	18m 4sm SAT: 2m	48,5	2,0	3,1	1,3	40,0	77,2	1,3	0,0	1,0	1,3	0,0 ³	n.u.	0,0 ³	n.u.

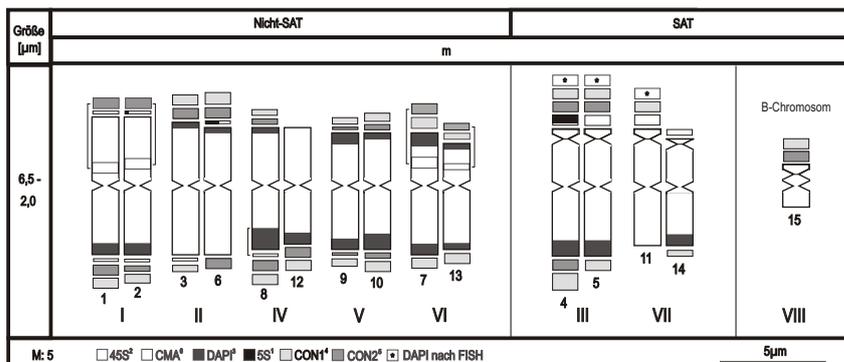
für eine Population aus den Westalpen (RÖSER 1989). Zudem enthält der Satz ein B-Chromosom, welches im Bereich der 45S rDNA-Hybridisierungsstelle eine sekundäre Einschnürung enthält und damit auch eine NOR besitzt (10m SAT: 4m + 1B – Tabelle 3; Abb. 1; Tafel 1: A). In anderen Chromosomenspreitungen konnten auch zwei B-Chromosomen nachgewiesen werden. Durch Silberfärbung wurde gezeigt, dass alle vier NORs der A-Chromosomen aber auch die NORs der B-Chromosomen aktive NORs sind (Tafel 1: A7).

Aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von L = 80,8 µm ergibt sich, auch bei Vernachlässigung des B-Chromosoms, eine im Vergleich zu den anderen diploiden Arten dieser Gattung niedrige Mittlere Chromosomenlänge von Lm = 5,8 µm. Die Längenunterschiede l = 6,5-5,0 µm (ohne B-Chromosom) zwischen den Chromosomen sind relativ gering, woraus der hohe Größengradient-Index von Gi = 76,9% resultiert. Die vergleichsweise hohen Symmetrie-

Indizes von Si = 87,8 (ohne B-Chromosom) bzw. 88,1% (mit B-Chromosom) sind typisch für diploide und niedrig polyploide Arten der gesamten Gattung *Helictotrichon*.

Die chromosomalen Satelliten zeigen eine moderate Ausdehnung. Daraus ergeben sich die für diploide Arten dieser Untergattung typischen Werte für die Satelliten-Indizes von SATi = 5,4 bzw. 4,5. Das gesamte Chromomycin-positive Heterochromatin befindet sich an diesen Orten. Die CMA-Indizes betragen Hi(C) = 2,2 bzw. 2,7%. Die 45S rDNA hybridisierte außerhalb der fünf NORs als sehr schmale Bänder (< 0,2 µm) auch in fünf Nicht-Satellitenchromosomen, bei den Chromosomen 1 und 2 sogar in beiden Armen. Die 45S-Indizes mit 45Si = 3,3 bzw. 3,8% sind dadurch höher als die CMA-Indizes. Verglichen mit denen der anderen hier untersuchten diploiden Arten liegen sie jedoch im mittleren Bereich. Diese kleinen Stellen der 45S rDNA sind weder Chromomycin-positiv noch besitzen sie eine sekundäre Einschnürung (siehe Kap. 4.2.2).

Abb. 1. Idiogramm für *H. sedenense* subsp. *sedenense* (Rö 10545). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.1.1.1.



ERGEBNISSE

DAPI-positive Heterochromatinbänder liegen in den Chromosomenenden der Nicht-Satellitenchromosomen 7, 8, 9, 10 und 13 in beiden Armen, bei allen anderen jeweils nur in einem Arm. Die Satellitenchromosomen 4, 5 und 14 zeigen DAPI-Bänder in den langen Armen. Aus diesen insgesamt 18 ausgesprochen breiten DAPI-Bändern ergeben sich hohe Werte der DAPI-Indizes von $Hi(D) = 11,0$ bzw. $10,7\%$.

Verhältnismäßig ausgedehnte, interkalare Bänder der 5S rDNA in den vier Nicht-Satellitenchromosomen 1, 2, 7 und 13 bedingen die hohen 5S-Indizes ($5Si = 2,2$ bzw. $2,1\%$). Das 5S rDNA-enthaltende Chromosomenpaar VI ist durch DAPI-Bänder in beiden Armen charakterisiert. Die 5S rDNA-enthaltenden Chromosomen des Paares I besitzen DAPI-Bänder nur im Arm ohne 5S rDNA.

An den Chromosomenenden konnten insgesamt 23 ausgedehnte Regionen mit der Satelliten-DNA CON1 und 16 mit CON2 nachgewiesen werden. Die Satelliten-DNA CON2 kommt außerdem in allen vier 5S rDNA-Regionen vor (Abb. 1; Tafel 1: A1, A4; Kap. 4.2.5). An den Enden der Chromosomen 3, 7, 13 und 14 sowie im Satelliten des Chromosoms 11 liegt nur die Satelliten-DNA CON1, im langen Arm des Chromosoms 6 nur die Satelliten-DNA CON2. An 15 Positionen kommen beide Satelliten-DNAs gemeinsam im selben Chromosomenabschnitt vor. Aus der vergleichsweise starken Ausdehnung dieser Bänder resultieren hohe Werte für die CON1- ($CON1i = 12,1$ bzw. $12,4\%$) und die CON2-Indizes ($CON2i = 8,8$ bzw. $8,4\%$).

Alle Abschnitte, in denen beide Satelliten-DNAs gemeinsam vorkommen, besitzen DAPI-positives Heterochromatin. Dagegen weisen die Bereiche der CON1-Bänder im Chromosom 3 sowie in den Satelliten der Chromosomen 4, 5, 11 (zumindest ohne vorherige *in situ*-Hybridisierung) und 15 keine DAPI-Bänder auf. In gleicher Weise zeigen auch die CON2-Bänder im subtelomerischen Bereich des Chromosoms 6, in den Bereichen der 5S rDNA-Bänder als auch in den Satelliten der Chromosomen 4, 5 (zumindest ohne vorherige *in situ*-Hybridisierung) und 16 keine DAPI-Bänder. Da somit in nur 95% der CON1-Bänder und 82% der CON2-Bänder DAPI-positives Heterochromatin nachzuweisen ist, wird deutlich, dass das konstitutive Heterochromatin aus verschiedenen Typen repetitiver DNA zusammengesetzt sein kann (vgl. FUCHS et al. 1994, KUIPERS et al. 2002, siehe Kap. 4.2.6). Dieses Ergebnis wurde in diesen Untersuchungen auch in zahlreichen anderen Taxa gefunden (s.u.).

3.1.1.1.2 *H. sedenense* subsp. *gervaisii*

Verbreitung: Die subsp. *gervaisii*, endemisch in den Zentral- und Westpyrenäen, ersetzt westlich von Andorra zunehmend die subsp. *sedenense*. Im Überlappungsgebiet der Areale beider Unterarten (z.B. Panticosa, Prov. Huesca) kommt die subsp. *gervaisii* oft in größerer Höhe als subsp. *sedenense* vor, bis über 3200 m.

Ökologie: Die Unterart kommt an lichten Stellen subalpiner Nadelwälder (*Pinus nigra*, *P. uncinata*), in der Zwergstrauchstufe, in Rasen und auf Felsen der alpinen Stufe bis in die hochalpine Stufe (Monte Perdido) vor. Sie besitzt offenbar keine besonderen Bodenansprüche.

Chromosomenzahlen: Tetraploide Chromosomenzahlen von $2n = 4x = 28$ ermittelten GERVAIS (1966, 1968a, 1973b; spanische und französische Seite der Pyrenäen), ROMERO ZARCO (1985a) und RÖSER (1989; Pyrenäen-Vorgebirge Huescas und Navarras).

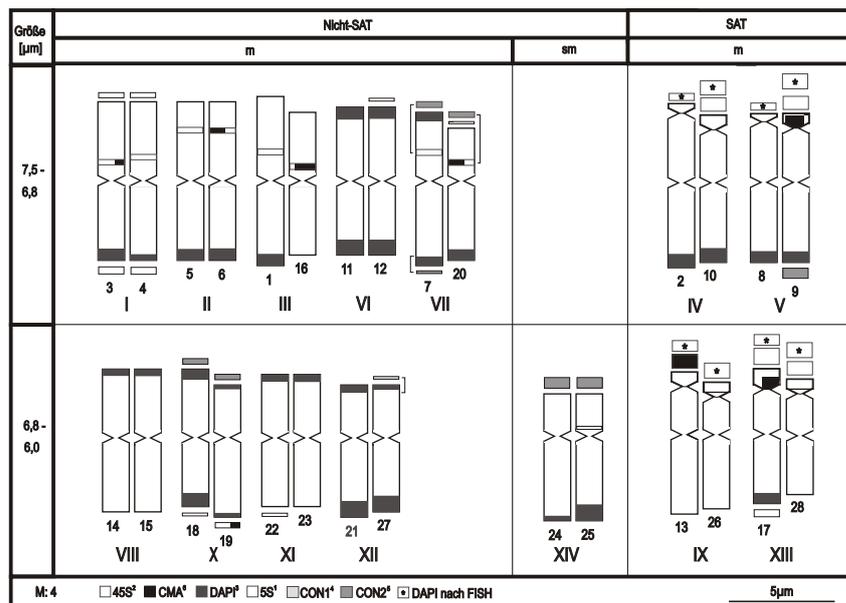
Karyologie: Für die tetraploide subsp. *gervaisii* aus Spanien, Prov. Huesca (Rö 10588) konnten unter den $2n = 28$ acht Satellitenchromosomen ermittelt werden, deren NORs durch Silberfärbung bestätigt wurden. In den bisherigen Arbeiten mit klassischen Chromosomenfärbungen wurden nur vier von ihnen gefunden (Gervais 1973b, Romero Zarco 1985a, Röser 1989). Zwei Nicht-Satellitenchromosomen sind submetazentrisch ($18m\ 2sm\ SAT: 8m -$ Tabelle 3; Abb. 2).

Aus der Gesamtchromosomenlänge von $L = 189,3\ \mu m$ ergibt sich eine Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 6,8\ \mu m$. Bezüglich der Längenunterschiede zwischen den Chromosomen ($Gi = 68,8\ \%$) und der Verhältnisse von langen zu kurzen Armen (hoher $Si = 86,5\ \%$) zeigt diese tetraploide Art stärkere Ähnlichkeiten zu den diploiden als zu den sonstigen polyploiden Vertretern dieser Untergattung. Trotz der zwei submetazentrischen Chromosomen entspricht der Symmetrie-Index weitgehend dem der subsp. *sedenense*.

Aus der Länge der chromosomalen Satelliten resultiert ein $SATi$ von 4,0. In den NORs der Chromosomen 8 und 26 konnte präparationsbedingt kein Chromomycin-positives Heterochromatin nachgewiesen werden. Der CMA-Index beträgt $Hi(C) = 2,4\%$. 45S rDNA-Bänder lassen sich auch bei dieser Unterart in Nicht-Satellitenchromosomen lokalisieren. In den Chromosomen 17, 18, 19, und 22 liegen sie im subtelomerischen Bereich von jeweils einem, in den Chromosomen 3 und 4 von beiden Armen, im Chromosom 25 zentromernah im kurzen Arm. Wahrscheinlich handelt es sich bei solchen Bändern nicht um Orte der Nukleolenbildung (siehe Kap. 4.2.2). Der 45S-Index ist durch das zusätzliche Vorkommen dieser Sequenzen außerhalb der NORs relativ hoch ($45Si = 4,1\%$).

Im Chromosomensatz wurden insgesamt 31 DAPI-Bänder im Bereich der Chromosomenenden nachgewiesen. Daraus resultiert der hohe Wert für den DAPI-Index von $Hi(D) = 7,5\%$. Sieben der Nicht-Satellitenchromosomen besitzen DAPI-positives Heterochromatin in beiden Chromosomenarmen. In den Chromosomen 14, 15, 22 und 23 liegen die DAPI-Bänder nur in den kurzen, in den submetazentrischen Chromosomen 24 und 25 eindeutig nur in den langen Armen. Die Chromosomen 1, 3, 4, 5 und 6 mit jeweils gleichlangen Armen ($r = 1$) besitzen ebenfalls nur ein DAPI-Band. Fünf der acht Satellitenchromosomen zeigen DAPI-Bänder im Chromosomenarm ohne Satellit.

Abb. 2. Idiogramm für *H. sedenense* subsp. *gervaisii* (Rö 10588). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.1.1.2.



Entsprechend den Verhältnissen bei der subsp. *sedenense* hybridisiert auch hier die 5S rDNA-Probe interkalar in den kurzen Chromosomenarmen. Die Längen der insgesamt acht vorkommenden 5S rDNA-Bänder ergeben einen Index von $5Si = 1,1\%$. In sechs dieser acht Chromosomen mit 5S rDNA-Bändern wurden im gegenüberliegenden Chromosomenarm subtelermerische DAPI-Bänder nachgewiesen. Das Chromosom 7 besitzt in beiden Armen DAPI-Bänder, das Chromosom 16 jedoch gar keine, was auf einer Translokation beruhen dürfte. Die Anzahl und Lage der NORs und der 5S rDNA-Loci entsprechen einem Vielfachen der subsp. *sedenense*. Einzelne Chromosomen – z.B. der Paare I – bei der Unterarten zeigen auch in anderen chromosomenmorphologischen Merkmalen (u.a. Symmetrie, Lage der DAPI-Bänder) deutliche Übereinstimmungen.

In den folgenden Hybridisierungsschritten ließen sich nur sechs subtelermerische Chromosomenabschnitte nachweisen, welche die Satelliten-DNA CON2 enthalten, nur ein Abschnitt mit der Satelliten-DNA CON1. Aufgrund des schlechten Zustands der Präparate nach der ersten Hybridisierung sind vermutlich nicht alle Loci detektiert worden, so dass die Ausdehnung dieser Satelliten-DNA Abschnitte im Genom in Tabelle 3 nicht angegeben wird. In den Chromosomen 7 und 20 war die Satelliten-DNA CON2 interessanterweise wiederum in der Region der 5S rDNA nachweisbar (siehe Kap. 4.2.5).

3.1.1.2 *H. parlatoarei*-Gruppe

Die Arten der *H. parlatoarei*-Gruppe, *H. parlatoarei*, *H. setaceum* (incl. *H. petzense*) und *H. sempervirens*, sind endemisch in den Alpen. Sie sind vor allem südalpin verbreitet und zeigen sich hauptsächlich an die eiszeitlichen Refugial-

gebiete gebunden (vgl. MERXMÜLLER 1952), lediglich *H. parlatoarei* erreicht an einigen Stellen der bayerischen und österreichischen Alpen die Nordkette der Alpen. Sämtliche Arten sind basi- und thermophil und in montanen bis alpinen Rasen- und Felsspaltengesellschaften zu finden (RÖSER 1989, 1996). Ähnlich wie bei der *H. sedenense*-Gruppe lässt sich auch innerhalb der *H. parlatoarei*-Gruppe eine West-Ost-Disjunktion in der Verbreitung feststellen (Unterarten von *H. setaceum*).

3.1.1.2.1 *H. setaceum* subsp. *setaceum*

Verbreitung: Die subsp. *setaceum* ist auf die südwestlichen Kalkalpen, insbesondere auf die Refugialgebiete der Drôme- und See-Alpen beschränkt.

Ökologie: Die Pflanzen besiedeln Kalkfelsen der (hoch-) montanen bis alpinen Stufe.

Chromosomenzahlen: Für *H. setaceum* subsp. *setaceum* wurden in früheren Untersuchungen Chromosomenzahlen von $2n = 2x = 14$ und $2n = 4x = 28$ gefunden (LITARDIÈRE 1950; GERVAIS 1965, 1972, 1973b; RÖSER 1989). Abweichende Angaben der älteren Literatur gehen vermutlich auf Verwechslungen mit anderen *Helictotrichon*-Arten zurück (vgl. GERVAIS 1973b).

Karyologie: Für *H. setaceum* subsp. *setaceum* vom Mt. Ventoux (Rö 10631) wurden unter den $2n = 14$ metazentrischen Chromosomen insgesamt drei Satellitenchromosomen nachgewiesen (11m SAT: 3m – Tabelle 3; Abb. 3; Tafel 1: B). Die Aktivität der drei NORs wurde durch Silberfärbung bestätigt (Tafel 1: B1).

ERGEBNISSE

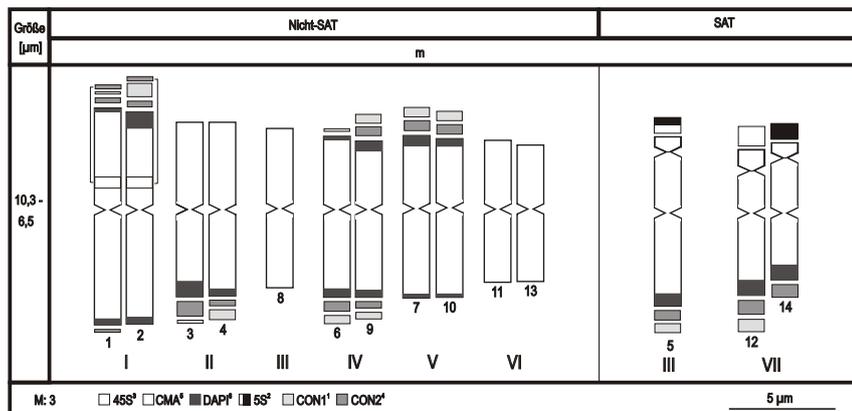


Abb. 3. Idiogramm für *H. setaceum* subsp. *setaceum* (Rö 10631). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.1.2.1.

Sowohl bezüglich der Mittleren Chromosomenlänge von $L_m = 7,8 \mu\text{m}$ als auch des Symmetrie-Indexes von $S_i = 83,4\%$ entsprechen die Chromosomen den üblichen Werten bei den anderen Diploiden der Untergattung *Helictotrichon*. Die großen Längenunterschiede zwischen den Einzelchromosomen von $l = 6,5-10,3 \mu\text{m}$ ergeben einen niedrigen Größengradient-Index von $G_i = 63,4\%$.

Aufgrund der sehr ausgedehnten chromosomalen Satelliten berechnet sich der niedrige Satelliten-Index von $SAT_i = 2,9$. Da außerhalb der NORs keine weiteren Hybridisierungsstellen der 45S rDNA nachgewiesen und insgesamt nur drei chromosomale Satelliten und NORs (sonst gewöhnlich vier in dieser Untergattung) nachgewiesen wurden, liegen die Indizes für 45S rDNA mit $45S_i = 2,3\%$ und Chromomycin mit $Hi(C) = 2,3\%$ dennoch im mittleren Bereich der Diploiden dieser Untergattung.

Insgesamt wurden 17 subtelomerische DAPI-Bänder nachgewiesen. Davon befinden sich zwölf jeweils in beiden und fünf in jeweils einem Arm betreffender Chromosomen. Die drei Satellitenchromosomen besitzen DAPI-Bänder im subtelomerischen Bereich des Chromosomenarms ohne Satellit. Die Menge an nachweisbarem DAPI-positives Heterochromatin, deren Höhe sich durch den DAPI-Index von $Hi(D) = 6,6\%$ ausdrückt, liegt wiederum im mittleren Bereich für die diploiden Arten dieser Untergattung.

Die 5S rDNA liegt interkalar in nur zwei Positionen der kurzen Arme der Nicht-Satellitenchromosomen 1 und 2. Daraus resultiert der sehr niedrige 5S-Index ($5S_i = 0,9\%$). Beide 5S rDNA-enthaltenden Chromosomen zeigen DAPI-Bänder in beiden Chromosomenarmen.

Zusätzlich zu 13 ausgedehnten subtelomerischen Regionen hybridisierte die Satelliten-DNA CON2 auch bei diesem Taxon im Bereich der 5S rDNA. Die Satelliten-DNA CON1 war in zwölf Regionen nachweisbar. In elf dieser 13 bzw. zwölf Positionen kommen beide Sequenzen gemeinsam vor. In den Regionen beider Satelliten-DNAs befindet sich DAPI-positives Heterochromatin. Auch die Werte für den CON1-Index ($CON1_i = 4,7\%$) und den CON2-Index ($CON2_i = 5,6\%$) liegen verglichen mit den anderen Diploiden der Untergattung *Helictotrichon* im mittleren Bereich.

3.1.1.2.2 *H. setaceum* subsp. *petzense*

Verbreitung: Mit einer Areallücke von ca. 600 km zur subsp. *setaceum* kommt die subsp. *petzense* mit nur wenigen Fundpunkten in den Kalkalpen des kärntnerisch-slowenischen Grenzgebietes vor (MELZER 1967, HARTL et al. 1992).

Ökologie: Die Pflanzen wachsen von der (hoch-)montanen bis zur alpinen Stufe als dichte Horste hauptsächlich in Felsspalten steiler Kalkwände (Petzen, Kärntner Storschitz), aber auch an Dolomithfelsen (Südseite der Uschowa, vgl. CONERT 1979-1998).

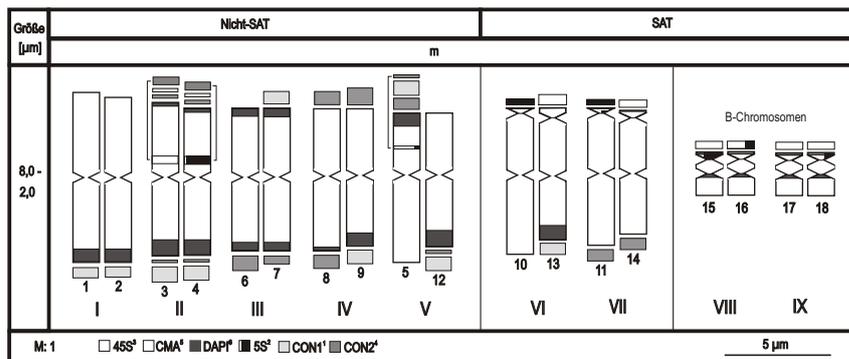
Chromosomenzahlen: Diploide Chromosomenzahlen von $2n = 2x = 14$ nennt SAUER (1971) von Pflanzen des Trebnikars.

Karyologie: Im Chromosomensatz der subsp. *petzense* aus den Karawanken (Rö 10646) hybridisierte die 45S rDNA in vier der 14 metazentrischen und in allen vier B-Chromosomen. Diese Hybridisierungsstellen enthalten zudem Chromomycin-positives Heterochromatin. Offenbar besitzen neben den vier A-Chromosomen auch die vier B-Chromosomen jeweils eine NOR (10m SAT: $4m + 4B$ – Tabelle 3; Abb. 4; siehe Kap. 4.3.3).

Auch bei Vernachlässigung der B-Chromosomen ergibt sich aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 95,4 \mu\text{m}$ eine relativ niedrige Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 6,8 \mu\text{m}$. Die für diploide Arten dieser Untergattung charakteristische geringe Größenvarianz zwischen längstem und kürzestem Chromosom von $l = 8,0-6,1 \mu\text{m}$ (ohne B-Chromosomen) bedingt den relativ hohen Größengradient-Index von $G_i = 76,6\%$. Durch die annähernd gleichen Längen von kurzen und langen Armen resultieren die für die meisten Vertreter der *H. parlatorei*-Gruppe typischen, überdurchschnittlich hohen Werte für die Symmetrie-Indexes von $S_i = 90,8$ (ohne B-Chromosomen) bzw. $91,4\%$ (mit B-Chromosomen).

Aufgrund der relativ geringen Ausdehnung der chromosomalen Satelliten kommen die hohen Satelliten-Indexes

Abb. 4. Idiogramm für *H. setaceum* subsp. *petzense* (Rö 10546). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.1.2.2.



von SAT_i = 8,4 (ohne B-Chromosomen) bzw. 5,0 (mit B-Chromosomen) zustande. Ohne Berücksichtigung der B-Chromosomen ergeben sich daraus niedrige Werte für die 45S- und CMA-Indizes mit 45Si = Hi(C) = 1,4%. Zieht man die B-Chromosomen in die Berechnung ein, so liegen die 45S- und CMA-Indizes mit 45Si = Hi(C) = 2,8% im mittleren Bereich.

Neben insgesamt 15 DAPI-Bändern in subtelerischen Bereichen der Chromosomen des normalen Satzes kommen auch in allen vier B-Chromosomen im parazentromerischen Bereich DAPI-positive Bänder vor. DAPI-positives Heterochromatin ist anteilmäßig – mit oder ohne Berücksichtigung der B-Chromosomen – stark vertreten; es ergibt sich ein vergleichsweise hoher DAPI-Index von Hi(D) = 7,3%. Die vier Nicht-Satellitenchromosomen 3, 4, 6 und 7 besitzen DAPI-Bänder in beiden Armen. Die anderen sechs Nicht-Satellitenchromosomen 1, 2, 5, 8, 9 und 12 besitzen DAPI-Bänder in jeweils nur einem Arm. Das Satellitenchromosom 13 hat im langen Chromosomenarm ein DAPI-Band.

Drei z.T. sehr schmale interkalare Bänder der 5S rDNA in den kurzen Armen der Chromosomen 3, 4 und 5 ergeben die relativ niedrigen 5S-Indizes von 5Si = 0,9 bzw. 0,8%. Ein 5S rDNA-enthaltendes Chromosomenpaar (II) besitzt, wie in der subsp. *setaceum*, DAPI Bänder in beiden Armen, das weitere Chromosom mit 5S rDNA (5) besitzt ein DAPI-Band im kurzen Arm.

Bei der Hybridisierung der Satelliten-DNA CON1 konnten elf Hybridisierungsstellen nachgewiesen werden. Alle diese Positionen sind zugleich DAPI-positiv. Die CON1-Indizes zeigen moderate Werte (CON1_i = 6,3 bzw. 5,8%). Die Satelliten-DNA CON2 liegt an 13 Positionen in subtelerischen Bereichen. Sie kommt nur in den drei 5S rDNA-enthaltenden Chromosomen und im Chromosom 12 gemeinsam mit der Satelliten-DNA CON1 an denselben Loci vor. Vier der zwölf CON2-Bänder sind DAPI-negativ, d.h. 69% der CON2-Bänder sind DAPI-positiv. Die CON2-Indizes liegen mit CON2_i = 5,9 bzw. 5,4% ebenfalls im üblichen Bereich. Wie bei *H. sedenense* und der Schwester-Unterart subsp. *setaceum* ließ sich die Satelliten-DNA CON2 außer in den genannten subtelerischen Positionen auch in allen drei 5S rDNA-Regionen nachweisen.

3.1.1.2.3 *H. parlatoresi*

Verbreitung: Das Verbreitungsgebiet von *H. parlatoresi* ist auf die Alpen beschränkt. Es erstreckt sich von einzelnen isolierten Vorkommen in den Westalpen über die nördlichen und südlichen Kalkalpen - nordöstlich bis zum Wiener Schneeberg und südöstlich bis zu den Steiner Alpen und den Karawanken (VOLLMANN 1914, AICHINGER 1933, GERVAIS 1973b, PIGNATTI 1982).

Ökologie: *Helictotrichon parlatoresi* ist basiphil und gedeiht auf Schutt und Geröll der hochmontanen Stufe, in subalpinen Lärchenwäldern bis zur Zwergstrauchstufe und in alpinen Rasen (OBERDORFER 1983).

Chromosomenzahlen: Diploide Populationen mit $2n = 2x = 14$ wurden durch POLATSCHKE (1966), SAUER (1971), GERVAIS (1966, 1973b) und RÖSER (1989, 1996) für unterschiedliche Regionen der Alpen angegeben. Tetraploide Populationen mit $2n = 4x = 28$ sind von drei Populationen aus dem Chisone-Tal im Piemont (GERVAIS 1973b; RÖSER 1989, 1996) bekannt.

Karyologie: Von *H. parlatoresi* wurden zwei Herkünfte, eine aus Kärnten in Österreich (Rö 10647) und eine vom M. Baldo in Italien (W 11) untersucht. In beiden wurden unter den $2n = 14$ metazentrischen Chromosomen vier Satellitenchromosomen nachgewiesen (10m SAT: 4m – Tabelle 3; Abb. 5, 6; Tafel 1: F).

Die Chromosomen der Population aus Kärnten (Rö 10647) besitzen eine mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 7,0 \mu\text{m}$ ($L = 98,0 \mu\text{m}$). Sie zeigen moderate Längenvarianzen ($l = 7,8-6,5 \mu\text{m}$), woraus ein Größengradient-Index von $G_i = 83,9\%$ resultiert. Die Chromosomen sind sehr symmetrisch ($S_i = 91,2\%$).

Die Ausdehnung der chromosomalen Satelliten ergibt einen Satelliten-Index von SAT_i = 5,4 sowie Werte für den CMA- und den 45S-Index von Hi(C) = 45Si = 2,3%, welche für diploide Vertreter der Untergattung typisch sind.

Es wurden nur acht, z.T. sehr schmale subtelerische DAPI-Bänder nachgewiesen, woraus sich der sehr geringe Wert für Hi(D) = 2,8% ergibt. Die DAPI-Bänder kommen im

ERGEBNISSE

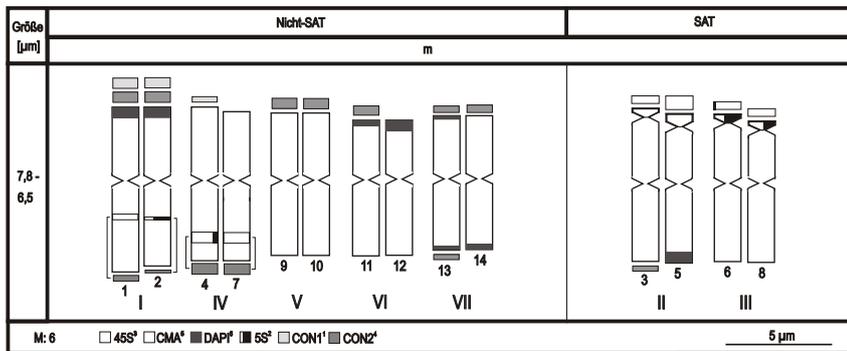


Abb. 5. Idiogramm für *H. parlatoresi* (Rö 10647). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.1.2.3.

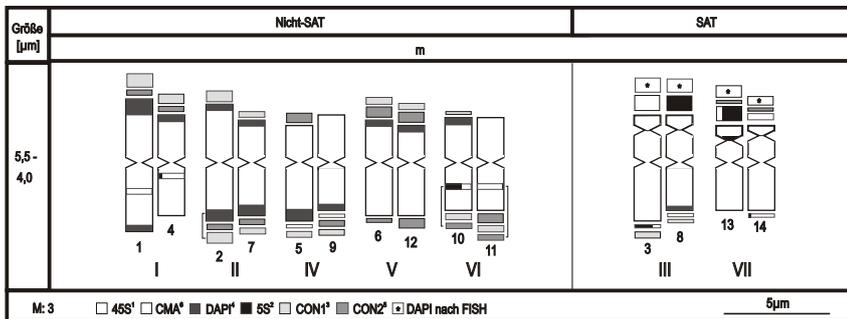


Abb. 6. Idiogramm für *H. parlatoresi* (W 11). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.1.2.3.

Chromosom 13 in beiden Armen, in den Chromosomen 1, 2, 11 und 12 in den kurzen Armen, im Satellitenchromosom 5 im langen Arm und im Chromosom 14, welches gleichlange Arme hat, in einem Arm vor.

Die 5S rDNA befindet sich in den langen Armen von vier Nicht-Satellitenchromosomen. Der 5S-Index liegt mit $5Si = 1,4\%$ im mittleren Bereich für die diploiden Arten dieser Untergattung. Das 5S rDNA-enthaltende Chromosomenpaar IV besitzt kein Fluorochrom-positives Heterochromatin, lediglich am kurzen Arm des Chromosoms 4 hybridisierte die Satelliten DNA CON1. In allen vier 5S rDNA-Loci kommt wiederum Satelliten-DNA CON2 vor. Sie befindet sich zusätzlich in neun weiteren subtelerischen Regionen der Chromosomen, von denen fünf DAPI-positiv sind (56%). Der CON2-Index liegt mit $CON2i = 5,4\%$ im mittleren Bereich für die Untergattung. Aufgrund von nur drei Stellen mit der CON1-Satelliten DNA ist der CON1-Index mit $CON1i = 1,3\%$ sehr niedrig.

Aufgrund stärkerer Chromosomenkondensation ergibt sich für die untersuchte Population vom M. Baldo (W 11) eine niedrigere mittlere Chromosomenlänge von $Lm = 4,6 \mu m$ als bei der kärntner Herkunft. Aufgrund eines großen Nicht-Satellitenchromosoms ist jedoch die Varianz der Chromosomenlängen mit $l = 6,3-4,0 \mu m$ wesentlich stärker, so dass der Größengradient-Index nur $Gi = 64\%$ beträgt. Die annähernd gleichen Längen von langen und kurzen Armen, welche sich in dem hohen Symmetrie-Index von $Si = 85,7\%$ widerspiegeln, zeichnet beide hier untersuchten Herkünfte aus und wurde zuvor auch in Populationen aus den Westalpen festgestellt (RÖSER 1989).

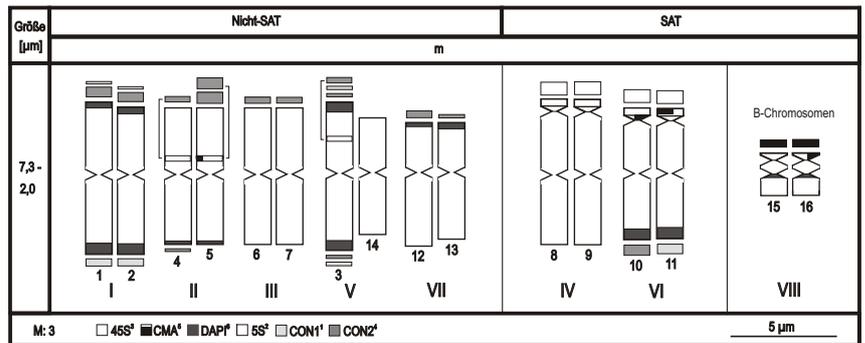
Die weite Ausdehnung der chromosomalen Satelliten ergibt auch hier einen sehr niedrigen Satelliten-Index von $SATi = 2,0$

sowie sehr hohe Werte für den CMA-Index von $Hi(C) = 4,2\%$ und den 45S-Index von $45Si = 5,2\%$. Letzterer sehr hoher Wert wird durch die Hybridisierung von 45S rDNA in fünf weiteren, nicht in den NORs lokalisierten Positionen mitbedingt. Diese liegen jeweils in einem Arm der Nicht-Satellitenchromosomen 5 und 9 sowie der Satellitenchromosomen 3, 8 und 14 (Abb. 6). Aufgrund dessen, dass diese 45S rDNA-Hybridisierungsstellen nicht Chromomycin-positiv sind und lichtmikroskopisch auch keine sekundäre Einschnürung zu sehen ist, werden sie nicht als NORs angesehen (siehe Kap. 4.2.2). In den Chromosomen der Population aus den österreichischen Karawanken wurden solche 45S rDNA-Hybridisierungsstellen außerhalb der NORs nicht gefunden.

Im Gegensatz zur Population aus Kärnten, deren Chromosomensatz nur wenige und z.T. sehr schmale DAPI-Bänder enthält, zeichnet sich der Chromosomensatz der italienischen Population vom M. Baldo durch insgesamt $13 \pm$ ausgedehnte DAPI-Bänder aus (infraspezifischer Polymorphismus von Heterochromatinbändern, siehe Kap. 4.2.6). Mit $Hi(D) = 6,7\%$ liegt der DAPI-Index dementsprechend höher. Die DAPI-Bänder liegen in den Chromosomen 1, 2 und 7 in beiden Armen, in den Chromosomen 4, 6, 10 und 12 in den kurzen, im Chromosom 5 im langen Arm und in den Chromosomen 8 und 9, die gleiche Armlängen haben ($r = 1$), in jeweils einem Arm.

In beiden Populationen hybridisierte die 5S rDNA in den langen Armen von vier Nicht-Satellitenchromosomen. Der 5S-Index liegt mit $5Si = 1,5\%$ auch in dieser Herkunft von *H. parlatoresi* im mittleren Bereich der diploiden Arten dieser Untergattung. Das 5S rDNA-enthaltende Chromosomenpaar I beider Chromosomensätze zeigt in subtelerischen Regionen

Abb. 7. Idiogramm für *H. xkrischae* (Rö 10548). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.1.2.4.



der kurzen Arme DAPI-Bänder sowie die Satelliten-DNAs CON1 und CON2. In den 5S rDNA-Abschnitten der Chromosomen 10 und 11 hybridisierte die Satelliten-DNA CON2. Vom 5S rDNA-enthaltenden Chromosomenpaar VI besitzt nur das Chromosom 10 ein DAPI-Band im kurzen Arm. Die langen Arme sind im subtelerischen Bereich durch die Satelliten-DNA CON1 im Chromosom 10 und 11 und durch die Satelliten-DNA CON2 im Chromosom 11 gekennzeichnet.

Die Satelliten-DNA CON2 wurde insgesamt an 13 Positionen (64% DAPI-positiv) im subtelerischen Bereich nachgewiesen. Davon befinden sich zwei in den Satellitenchromosomen 13 und 14. Der CON2-Index liegt auch hier mit $CON2i = 6,9\%$ im mittleren Bereich. Insgesamt 15 Hybridisierungsstellen der Satelliten-DNA CON1 (80% DAPI-positiv) führen zu einem hohen CON1-Index mit $CON1i = 7,1\%$.

Die Lage und Anzahl der NORs und der 5S rDNA-Loci in den Chromosomensätzen sowie die Lage der DAPI-Bänder in den Chromosomen mit Satelliten und 5S rDNA-Loci zeigen deutliche Übereinstimmungen beider Herkünfte. Sie unterscheiden sich jedoch in der Anzahl und Lokalisation weiterer DAPI-Bänder sowie der CON1- und CON2-Bänder.

3.1.1.2.4 *H. xkrischae* (= *H. parlatoarei* × *H. setaceum* subsp. *petzense*)

Verbreitung: Der morphologisch zwischen *H. parlatoarei* und *H. setaceum* subsp. *petzense* stehende Hybrid *H. xkrischae* (MELZER 1967) kommt auf der Petzen im Trebnikkar und der Krischa in den Gebieten vor, wo die Elternsippen nahe beieinander wachsen.

Ökologie: Die Pflanzen besiedeln vornehmlich die basalen Felswände sowie die oberen Teile der Schutthalden und stehen somit auch standörtlich zwischen den Elternsippen.

Chromosomenzahlen: Diploide Zahlen mit $2n = 2x = 14$ gibt SAUER (1971) an.

Karyologie: Im diploiden Chromosomensatz von *H. xkrischae* (Rö 10648) hybridisierte die 45S rDNA im Bereich der sekundären Einschnürung von sechs Chromosomen.

Zwei davon sind B-Chromosomen. Alle Chromosomen sind metazentrisch (10m SAT: $4m + 2B$ – Tabelle 3; Abb. 7).

Auch bei Vernachlässigung der B-Chromosomen ergibt sich aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 88,5 \mu\text{m}$ eine für Diploide dieser Gattung relativ niedrige Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 6,3 \mu\text{m}$. Der vergleichsweise hohe Größengradient-Index von $G_i = 75,9\%$ resultiert aus den geringen Unterschieden der Chromosomenlängen im gesamten Satz von $l = 7,3\text{--}5,5 \mu\text{m}$ (ohne B-Chromosomen). Da alle Chromosomen metazentrisch sind, ergeben sich die für diploide Arten dieser Untergattung charakteristischen, vergleichsweise hohen Symmetrie-Indizes von $S_i = 92,4$ (ohne B-Chromosomen) bzw. $92,7\%$ (mit B-Chromosomen). Ohne Einbeziehung der B-Chromosomen in die Berechnung sind die Chromosomen von *H. xkrischae* bezüglich ihrer mittleren Länge, ihrer Größenvarianzen und ihrer Symmetrieverhältnisse den Elternarten sehr ähnlich.

Die weite Ausdehnung der chromosomalen Satelliten, ähnlich wie bei *H. parlatoarei*, bedingen einerseits die niedrigen Satelliten-Indizes von $SAT_i = 3,6$ bzw. $3,0$, desweiteren die relativ hohen Werte für die 45S-Indizes von $45S_i = 2,8$ bzw. $3,5\%$ und die CMA-Indizes von $Hi(C) = 2,8$ bzw. $3,5\%$.

Neben zwölf z.T. sehr schmalen subtelerischen DAPI-Bändern, davon sieben in langen und fünf in kurzen Armen, besitzen auch die B-Chromosomen entsprechend denen von *H. setaceum* subsp. *petzense* im parazentromerischen Bereich DAPI-positives Heterochromatin. DAPI-Bänder kommen bei den Chromosomen 1, 2 und 3 in beiden Armen, bei den Chromosomen 12 und 13 in den kurzen Armen und bei den Chromosomen 4 und 5, die gleiche Armlängen besitzen ($r = 1$), in jeweils einem Arm vor. Zudem zeigen zwei der vier Satellitenchromosomen im langen Arm DAPI-positives Heterochromatin. Der DAPI-Index ist mit $Hi(D) = 4,7\%$ (mit und ohne Einbeziehung der B-Chromosomen) sowohl gegenüber den Arten dieser *H. parlatoarei*-Gruppe als auch gegenüber den sonstigen diploiden Arten dieser Untergattung relativ gering.

In den Chromosomen 3, 4 und 5 wurden interkalare Bänder der 5S rDNA nachgewiesen. Die 5S-Indizes betragen $5S_i = 1,7$ bzw. $1,6\%$. Sie liegen im mittleren Bereich für die Diploiden dieser Untergattung. Das Chromosom 3 besitzt entsprechend den 5S rDNA-enthaltenden Chromosomen von *H. setaceum* subsp. *petzense* DAPI-Bänder und die Satel-

ERGEBNISSE

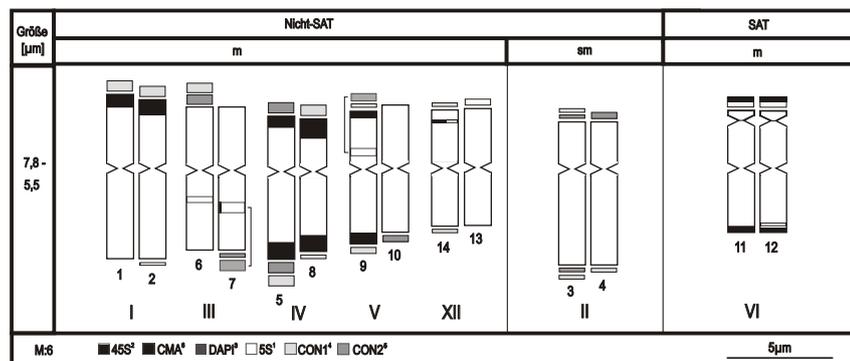


Abb. 8. Idiogramm für *H. cf. xkrischae* (Rö 10549). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.1.2.5.

liten-DNAs CON1 und CON2 in den subtelerischen Bereichen beider Chromosomenarme. In den Chromosomen 4 und 5 dagegen wurden DAPI-Bänder in subtelerischen Bereichen der Nicht-5S rDNA-enthaltenden Chromosomenarme, vergleichbar denen von *H. parlatoresi*, nachgewiesen.

Für die Satelliten-DNA CON1 wurden lediglich sieben z.T. sehr schmale Hybridisierungsstellen nachgewiesen. Daraus resultieren die niedrigen Werte für $CON1i = 1,7$ bzw. $1,6\%$. Auch die CON2-Indizes liegen durch den Nachweis von elf subtelerischen Bändern mit $CON2i = 4,8$ bzw. $4,6\%$ im unteren Bereich dieser Artengruppe. Beide Sequenzen kommen an vier Positionen, die zudem DAPI-positiv sind, gemeinsam vor. Von den sieben CON1-Bändern sind alle und von den elf subtelerischen CON2-Bändern acht (64%) DAPI-positiv. Die Satelliten-DNA CON2 befindet sich auch in *H. xkrischae* zusätzlich zu den genannten subtelerischen Positionen an allen drei 5S rDNA-Loci.

3.1.1.2.5 *H. cf. xkrischae*

Verbreitung: Zwischen den typischen Pflanzen von *H. xkrischae* finden sich im Trebnikkar auf der Petzen auch einzelne, die zwischen *H. xkrischae* und dem Elter *H. setaceum* subsp. *petzense* sowie *H. parlatoresi* morphologisch vermitteln (RÖSER, persönl. Mitteil.). Falls es sich bei *H. xkrischae* um einen fertilen Hybrid handelt, könnten solche Individuen aus Kreuzungen von *H. xkrischae*-Pflanzen untereinander oder durch Rückkreuzungen zwischen *H. xkrischae* und *H. setaceum* subsp. *petzense* bzw. *H. parlatoresi* entstanden sein. Ist *H. xkrischae* steril, muss gefolgert werden, dass aus der Hybridisierung zwischen *H. setaceum* subsp. *petzense* und *H. parlatoresi* nicht nur jene morphologisch intermediären Individuen entstehen können, die als *H. xkrischae* beschrieben worden sind.

Ökologie: Wie *H. xkrischae*.

Chromosomenzahlen: Keine Angaben.

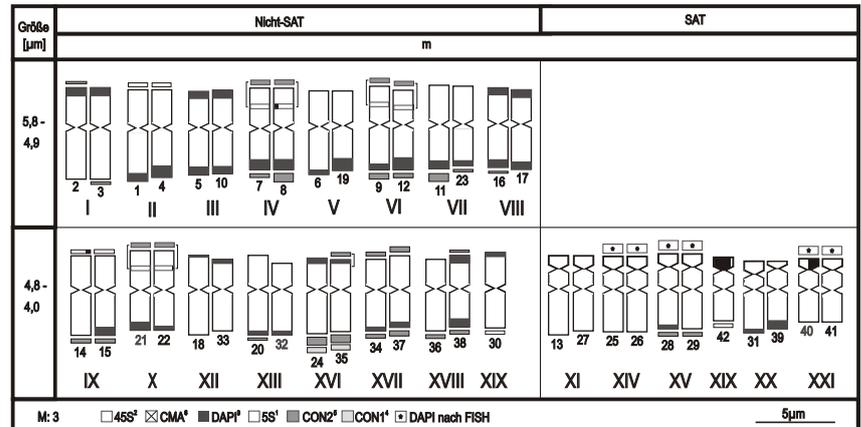
Karyologie: Der diploide Chromosomensatz der untersuchten Pflanze von *H. cf. xkrischae* (Rö 10649) besitzt zehn metazentrische und zwei submetazentrische Nicht-Satel-

litenchromosomen. Es konnten lediglich zwei Satellitenchromosomen nachgewiesen werden. Da die mutmaßlichen parental Taxa dieser Hybriden immer vier NORs besitzen, ist es möglich, dass es sich bei den subtelerischen 45S rDNA-Bändern in den Chromosomen 13 und 14 eventuell auch um NORs handelt. An diesen Orten befindet sich jedoch weder Chromomycin-positives Heterochromatin noch eine sekundäre Einschnürung, so dass beide Chromosomen nicht als Satellitenchromosomen angesehen werden können: 10m 2sm SAT: 2m (Tabelle 3; Abb. 8).

Die mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 6,4 \mu\text{m}$ ($L = 90,0 \mu\text{m}$) ähnelt jener der anderen Arten der *H. parlatoresi*-Gruppe. Hingegen ist die Längenvarianz zwischen den Chromosomen von $l = 7,8\text{-}5,5 \mu\text{m}$ ($Gi = 71,0\%$) größer als bei *H. xkrischae* und seinen Elternarten. Durch das Vorkommen von zwei submetazentrischen Chromosomen 3 und 4 liegt der Symmetrie-Index zudem etwas niedriger ($Si = 76,9\%$). Die Ausdehnung der zwei chromosomalen Satelliten bedingt einen, im Vergleich zu den diploiden Arten dieser Untergattung moderaten Satelliten-Index von $SATi = 4,5$. Da einschließlich der zwei NORs insgesamt nur sechs \pm schmale 45S rDNA-Bänder nachgewiesen wurden, ist der 45S-Index sehr niedrig ($45Si = 1,8\%$). Weil Chromomycin-positives Heterochromatin nur in den zwei Satelliten vorkommt, ist der CMA-Index mit $Hi(C) = 1,1\%$ ebenfalls sehr niedrig.

Im Chromosomensatz wurden nach differentieller Fluoreszenzfärbung insgesamt zehn DAPI-positiv Heterochromatinbänder nachgewiesen. Sie ergeben einen DAPI-Index von $Hi(D) = 6,0\%$. DAPI-Bänder kommen in den Chromosomen 5, 8 und 9 in beiden Armen, in den Chromosomen 1 und 2 in den kurzen und in den Satellitenchromosomen 11 und 12 in den langen Armen vor. Die Ausdehnung dreier interkalärer Hybridisierungsstellen der 5S rDNA ergibt den 5S-Index von $5Si = 1,3\%$. Zwei Stellen liegen in den langen Armen der Chromosomen 6 und 7, das dritte Band liegt im kurzen Arm von Chromosom 9. Letzteres zeigt DAPI-Bänder und Satelliten-DNA CON1 in beiden Chromosomenarmen, ähnlich dem 5S rDNA-enthaltenden Chromosomenpaar II von *H. setaceum* subsp. *petzense* (Rö 10646). Die beiden anderen 5S rDNA-enthaltenden Chromosomen besitzen keine DAPI-Bänder, vergleichbar dem 5S rDNA-enthaltenden Chromosomenpaar IV von *H. parlatoresi* (Rö 10647).

Abb. 9. Idiogramm für *H. sempervires* (BGL). Zeichenerklärung siehe Kap 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.1.2.6.



Es konnten 13 Regionen mit der Satelliten-DNA CON1 (davon 54% DAPI-positiv) und acht mit der Satelliten-DNA CON2- (davon 25% DAPI-positiv) in subtelomerischen Bereichen nachgewiesen werden. Daraus ergeben sich die niedrigen Werte für den CON1-Index ($CON1i = 3,6\%$) und den CON2-Index ($CON2i = 2,5\%$). Beide Sequenzen kommen in vier Positionen gemeinsam vor. Die Satelliten-DNA CON2 liegt auch hier zusätzlich in zwei der drei 5S rDNA-enthaltenden Regionen. Ähnlichkeiten im Bänderungsmuster von DAPI sowie der Satelliten-DNAs CON1 und CON2 zeigen die Chromosomen der Paare I und IV jeweils zu den Chromosomen der Paare I und III von *H. setaceum* subsp. *petzense* (Abb. 4).

3.1.1.2.6 *H. sempervires*

Verbreitung: Endemische Art der Westalpen und der französischen Voralpen. Das Areal ähnelt dem von *H. setaceum* subsp. *setaceum*, was auch die vermutliche Verbreitungslücke im Massiv des Ecrins und dem Gebiet zwischen Durance und Verdon verdeutlicht (vgl. RÖSER 1989).

Ökologie: *Helictotrichon sempervires* kommt in Trockenrasen und auf Karststandorten der montanen Stufe, in subalpinen Lärchenwäldern, der Zwergstrauchstufe bis zu wärmebegünstigten alpinen Rasen, stets auf Kalkgestein, vor.

Chromosomenzahlen: Hexaploide Chromosomenzahlen mit $2n = 42$ werden durch LITARDIÈRE (1950; Drôme-Alpen), GERVAIS (1966, 1973b; Westalpen) und RÖSER (1989, 1996; Dauphiné, Alpes-Maritimes) angegeben. Tetraploide Zahlen mit $2n = 28$ ermittelte SOROKIN (1991, 1993; Lettland, BG Riga), aber sie beruhen wahrscheinlich ebenso wie die diploide Zahl bei TOMBAL (1968) auf einer Fehlbestimmung.

Karyologie: Bei *H. sempervires* (BGL) wurden unter $2n = 42$ metazentrischen Chromosomen insgesamt elf Satellitenchromosomen nachgewiesen. Möglicherweise befindet sich eine weitere NOR oder Reste einer ehemals aktiven NOR in

den Bereichen der 45S rDNA-Hybridisierungsstellen, z.B. des Chromosoms 30, die jedoch keine sekundäre Einschnürung besitzen. Da in diesem Präparat kein Chromomycin-positives Heterochromatin nachgewiesen werden konnte, werden sie nicht als NOR bezeichnet. Somit würde dieser hexaploide Chromosomensatz insgesamt zwei Satellitenchromosomen pro haploiden Chromosomensatz besitzen, was ein typisches Merkmal für die Taxa der Untergattung *Helictotrichon* ist. Es ergibt sich folgende Karyotypformel von 31m SAT: 11m (Tabelle 3; Abb. 9; Tafel 2: A).

Die Mittlere Chromosomenlänge ist mit $L_m = 4,9 \mu\text{m}$ sehr niedrig. Bezüglich der Längenunterschiede von $l = 5,8\text{-}4,0 \mu\text{m}$ und dem daraus folgenden Größengradient-Index von $G_i = 69,6\%$ zeigt diese hexaploide Art – ebenso bezüglich des stark symmetrischen Chromosomensatzes (vgl. RÖSER 1989) mit einem $S_i = 84,7\%$ – Ähnlichkeiten zu *H. parlatoresi* vom M. Baldo (siehe Tabelle 3 und Kap. 4.5.1).

Die chromosomalen Satelliten, die sich ausschließlich in den kurzen Chromosomenarmen befinden, sind sehr ausgezehnt. Daraus ergibt sich – entsprechend *H. parlatoresi* (W 11) – ein sehr kleiner Satelliten-Index von $SAT_i = 1,9$. Da außer den Orten der chromosomalen Satelliten weitere sechs 45S rDNA-Hybridisierungsstellen nachgewiesen wurden, ist der 45S-Index mit $45Si = 4,5\%$ vergleichsweise hoch.

Die hohe Zahl von insgesamt 37 DAPI-positiven Heterochromatinbändern an den Chromosomenenden und deren z.T. starke Ausdehnung bedingen den hohen Wert von $Hi(D) = 7,7\%$. In den fünf Chromosomen 5, 10, 16, 17 und 38 kommen die DAPI-Bänder in beiden Armen, in den anderen Chromosomen jeweils in nur einem Arm vor. Von den elf Satellitenchromosomen besitzen drei DAPI-positives Heterochromatin im Chromosomenarm ohne Satellit. Die Anzahl der DAPI-Bänder entsprechen weitgehend einem Vielfachen der DAPI-Bänder der diploiden Art *H. parlatoresi* der Herkunft vom M. Baldo, was sich auch in einem annähernd gleichen DAPI-Index [$Hi(D) = 6,7\%$] widerspiegelt.

Schmale interkalare Bänder der 5S rDNA in sechs Nicht-Satellitenchromosomen bedingen den für die polyploiden Arten charakteristischen sehr niedrigen Wert für den 5S-

ERGEBNISSE

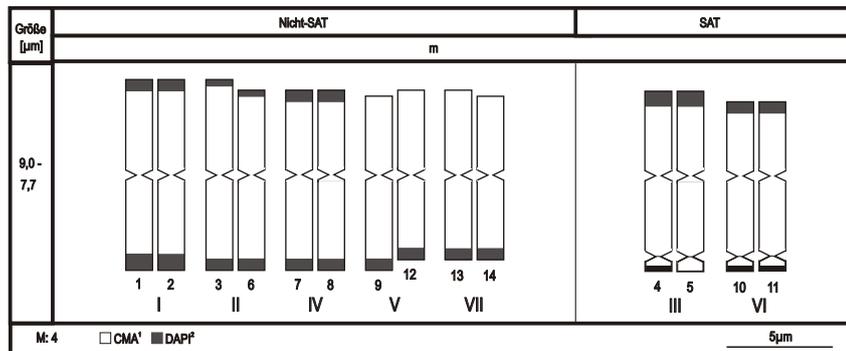


Abb. 10. Idiogramm für *H. sarracenorum* (Rö 3266). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.1.3.1.

Index von 5Si = 0,7%. In den Chromosomen 7, 8, 9 und 12 befinden sie sich in den kurzen Armen. Die Chromosomen 21 und 22 – ebenfalls mit 5S rDNA-Bändern – haben gleiche Armlängen ($r = 1$). Alle diese Chromosomen besitzen DAPI-Bänder im Nicht-5S rDNA-enthaltenden Arm.

Die Satelliten-DNA CON1 konnte – möglicherweise versuchsbedingt – lediglich an zwei Positionen in den langen Armen der Chromosomen 24 und 35 nachgewiesen werden. Die Satelliten-DNA CON2 dagegen befindet sich an 24 Positionen. Zudem hybridisierte auch bei dieser Art die Satelliten-DNA CON2 an den Orten der 5S rDNA-Bänder. Der CON2-Index beträgt $CON2i = 3,7\%$. In den langen Armen der Chromosomen 24 und 35 überlagern sich die beiden Satelliten-DNAs. Bis auf acht Positionen in den Chromosomen 3, 14, 24, 29, 34, 35, 36 und 37 sind die Hybridisierungsorte der Satelliten-DNA CON2 durch DAPI-positives Heterochromatin charakterisiert (71%).

3.1.1.3 *H. convolutum*-Gruppe

Bei der *H. convolutum*-Gruppe (= *H. sarracenorum*-Gruppe) handelt es sich um einen ausschließlich mediterran verbreiteten Formenkreis mit disjunkter Verbreitung. Den westmediterranen, iberisch oder ibero-mauretanischen Arten (*H. sarracenorum*, *H. filifolium*, *H. cantabricum*) steht mit *H. convolutum* eine weitverbreitete zentral- bis ostmediterran verbreitete Art gegenüber. Die Arten der *H. convolutum*-Gruppe sind basiphil und stellen charakteristische Vertreter der mediterranen Hartlaub- und der halbbimmergrünen mediterran-montanen Vegetation dar. Mit Ausnahme von *H. sarracenorum* dringen die Vertreter dieser Artengruppe nicht in die eigentliche Hochgebirgsvegetation des Mittelmeergebietes vor (mediterran-alpine oder oromediterrane Stufe).

3.1.1.3.1 *H. sarracenorum*

Verbreitung: *Helictotrichon sarracenorum* ist eine endemische Art Südspaniens und kommt in den zentralen bis östlichen Teilen des Bätischen Gebirgssystems vor. Das Gesamtareal umfasst kaum 100 km x 100 km.

Ökologie: Die Art kommt über Kalk- und Dolomitgestein vor, ihre Vertikalverbreitung reicht von 900-2200 m. *Helictotrichon sarracenorum* ist ein charakteristischer Vertreter der mediterranen Dornpolsterstrauch-Vegetation der Hochgebirge (v.a. Sa. Nevada, Sa. Tejada). Die Art ist edaphisch ziemlich anspruchsvoll und kommt nur auf tiefgründigen Böden vor.

Chromosomenzahlen: Frühere Untersuchungen der Chromosomenzahlen zeigten, dass es neben diploiden Populationen aus dem Umkreis der Sa. Nevada (GERVAIS 1968a, 1972, 1973a, b; TALAVERA 1978; RÖSER 1989; GREBENSTEIN 1992), in der Sa. Tejada auch tetraploide (GERVAIS 1973a) und in der Sa. de Rute, Prov. Córdoba auch oktaploide (ROMERO ZARCO 1985a) Populationen gibt ($2n = 14, 28, 56$). Dabei besitzen die polyploiden Populationen eine anscheinend nur lokale Verbreitung. Eine dekaploide Chromosomenzahl aus der Sa. de las Nieves in der Prov. Malaga (GERVAIS 1972) bezieht sich vermutlich auf *H. filifolium* subsp. *arundanum* (vgl. ROMERO ZARCO 1984b).

Karyologie: Der Chromosomensatz der untersuchten Herkunft von *H. sarracenorum* (Rö 3266) aus dem nördlichen Vorland der Sa. Nevada (Andalusien) besteht aus 14 metazentrischen Chromosomen, von denen vier eine sekundäre Einschnürung im Bereich der NOR besitzen. Alle vier chromosomalen Satelliten sind Chromomycin-positiv und DAPI-negativ (10m SAT: 4m – Tabelle 3; Abb. 10). Die Anzahl von vier NORs im Chromosomensatz von *H. sarracenorum* lässt sich auch durch Silberfärbungen bestätigen (Tafel 1: D1).

Die mittlere Chromosomenlänge beträgt $Lm = 8,4 \mu\text{m}$. Die Unterschiede zwischen den Chromosomenlängen ($l = 9,0-7,7 \mu\text{m}$) sind sehr gering. Daraus resultiert der außerordentlich hohe Größengradient-Index G_i von 86,1%. Die Chromosomen besitzen geringe Längenunterschiede zwischen langen und kurzen Armen (sehr hoher $Si = 91,1\%$).

Alle Chromosomen zeigen ausgedehnte DAPI-positive subtelomerische Heterochromatinbänder, woraus ein vergleichsweise hoher DAPI-Index von $Hi(D) = 8,9\%$ folgt. Sechs der Nicht-Satellitenchromosomen besitzen in beiden Armen, die vier anderen Nicht-Satellitenchromosomen hingegen nur am langen Arm sichtbare DAPI-Bänder. Die chro-

mosomalen Satelliten zeigen eine durchschnittliche Ausdehnung, woraus sich die mittleren Werte für den Satelliten-Index von $SATi = 5,2$ und den CMA-Index von $Hi(C) = 2,1\%$ ergeben. Die Lokalisierung der ribosomalen- und Satelliten-DNAs konnte bei *H. sarracenorum* nicht untersucht werden, da die Untersuchungspflanzen abstarben.

Die Auswertung einer Giemsa-C-Bänderung (Tafel 1: D2) zeigte, dass in 11 Chromosomen subtelomerische C-Bänder in beiden Armen, in drei Chromosomen C-Bänder jeweils nur in einem Arm vorkommen. Von den 28 subtelomerischen Regionen einer diploiden Art mit $2n = 14$ Chromosomen besitzen somit 25 Giemsa-C-Bänder und 24 Fluoreszenz-Bänder, womit die Mehrheit der C-Bänder DAPI- bzw. Chromomycin-positiv ist. Zentromernahe Giemsa-C-Bänder von acht Chromosomen sind jedoch weder DAPI- noch Chromomycin-positiv.

3.1.1.3.2 *H. convolutum*

Verbreitung: Das weite Verbreitungsgebiet von *H. convolutum* reicht von Istrien, Kampanien, Kalabrien, Sizilien über weite Teile der Balkanhalbinsel. Weitere Einzelvorkommen liegen in Süd- (Taurus) und Ost-Anatolien, sowie in Syrien und dem Libanon (MOUTERDE 1966, DOĞAN 1985, LANGE 1995a). Die Art fehlt in Ostgriechenland, den Kykladen und auf Kreta, eine offensichtlich vegetationsgeschichtlich bedingte Areallücke (LANGE 1995a).

Ökologie: *Helictotrichon convolutum* kommt von Meeresebene bis ca. 1000 m, in einigen Gebirgen Griechenlands bis 1700 m Höhe vor (vgl. LANGE 1991a). Die Art besiedelt offene Macchiengesellschaften und Phryganen; in höheren Lagen kommt sie in Gebirgsnadelwäldern vor (*Pinus nigra*, im Osten *Cedrus libani*).

Chromosomenzahlen: Für *H. convolutum* sind nur $2n = 14$ Chromosomenzahlen bekannt: Italien, Kalabrien (GERVAIS 1968a, 1973b; RÖSER 1996), Griechenland (GERVAIS 1968a, 1973a; STRID & FRANZÉN 1981; LANGE 1995a; RÖSER 1996), Türkei (DOĞAN 1983, SAUER 1984, LANGE 1995a) und Jugoslawien, Dalmatien (GREBENSTEIN 1992, LANGE 1995a).

Karyologie: Von *H. convolutum* wurden drei Populationen, eine aus Sizilien (W 34) sowie zwei aus Griechenland, aus Epirus (Rö 7316) und vom Peloponnes (Rö 10697) untersucht. Übereinstimmend mit Karyotypuntersuchungen an Herkünften aus Dalmatien (Greibenstein 1992) wurden in allen drei Sätzen vier Satellitenchromosomen nachgewiesen. Alle Chromosomen sind metazentrisch (10m SAT: 4m – Tabelle 3; Abb. 11-13; Tafel 1: C). Durch Silberfärbungen konnten für *H. convolutum* vier aktive NORs bestätigt werden (Tafel 1: C1)

Für die sizilianische Population (W 34) beträgt die Mittlere Chromosomenlänge $Lm = 5,6 \mu m$. Aufgrund des kleinen Satellitenchromosoms 14 ist der Größengradient-

Index ($Gi = 60,6\%$) relativ gering. Der Symmetrie-Index von $Si = 79,8\%$ verdeutlicht, hauptsächlich bedingt durch die Chromosomen 8, 9 und 12 mit r-Werten von $r = 1,5-1,6$ einen asymmetrischeren Karyotyp gegenüber den anderen diploiden Arten dieser Untergattung.

Die chromosomalen Satelliten, die durch eine deutlich sichtbare sekundäre Einschürung von den kurzen Armen der vier Chromosomen 2, 3, 13 und 14 abgetrennt sind, zeigen eine moderate Ausdehnung ($SATi = 4,1$). An diesen Orten wurden mittels FISH ausgedehnte Hybridisierungsstellen der 45S rDNA-Sequenz sichtbar gemacht, die nach Färbung mit Chromomycin eindeutig GC-reiche DNA aufweisen. Deshalb entspricht der CMA-Index dem 45S-Index $Hi(C) = 45Si = 2,7\%$. Im Chromosom 14 befindet sich distal zur NOR ein breites DAPI-Band.

Weitere ausgedehnte 14 DAPI-Bänder im subtelomerischen Bereich von zehn Chromosomen bedingen einen relativ hohen DAPI-Index von $Hi(D) = 8,0\%$. Die Chromosomen 1, 5, 10 und 11 besitzen in beiden Chromosomenarmen DAPI-Bänder.

Die 5S rDNA hybridisierte interkalar in den kurzen Armen der drei Chromosomen 1, 5 und 6. Der 5S-Index liegt mit $5Si = 1,1\%$ im mittleren Bereich. An den Orten der 5S rDNA-Bänder wurde wiederum die Satelliten-DNA CON2 nachgewiesen. Außer den Chromosomen 7, 12, 13 und 14 besitzen alle Chromosomen zudem CON2-Bänder an beiden Chromosomenarmen. Der CON2-Index ist mit $CON2i = 8,0\%$ relativ hoch. Mit Ausnahme der 5S rDNA-Bänder, der Satellitenregionen, sowie jeweils eines Chromosomenendes der Chromosomen 4 und 7 entsprechen die Hybridisierungsstellen der Satelliten-DNA CON2 denen der Satelliten-DNA CON1. Nur im langen Arm des Chromosoms 11 befindet sich ein CON1-Band, an dem keine Satelliten-DNA CON2 nachgewiesen wurde. Der CON1-Index liegt mit $CON1i = 5,5\%$ im mittleren Bereich bezüglich der diploiden Arten dieser Untergattung.

Die Mittlere Chromosomenlänge der nordgriechischen Population (Rö 7316) ist mit $Lm = 12,4 \mu m$ sehr hoch, wobei die Chromosomen allerdings nicht vollständig kondensiert waren. Die Längenunterschiede zwischen den Chromosomen sind geringer als bei der sizilianischen Population, woraus ein höherer Größengradient-Index von $Gi = 73,2\%$ resultiert. Verglichen mit den Taxa der *H. sedenense*- und der *H. parlatoarei*-Gruppe zeigen die Chromosomensätze der nordgriechischen Population mit einem $Si = 80,5\%$ ebenso wie die der sizilianischen Population eine etwas stärkere Asymmetrie.

Die relative Ausdehnung der chromosomalen Satelliten liegt mit einem Satelliten-Index von $SATi = 4,6$ auch hier im mittleren Bereich bezogen auf die Untergattung. In allen vier chromosomalen Satelliten wurden 45S rDNA-Bänder und Chromomycin-Bänder nachgewiesen. Somit entspricht wiederum der CMA- auch dem 45S-Index $Hi(C) = 45Si = 2,0\%$. Wie bei der sizilianischen Population unterscheiden sich auch in der nordgriechischen die beiden Satellitenchromosomenpaare deutlich in ihrer Größe.

Wie beim Chromosom 14 der sizilianischen Population zeigt hier das Chromosom 11 ein ausgedehntes DAPI-Band

ERGEBNISSE

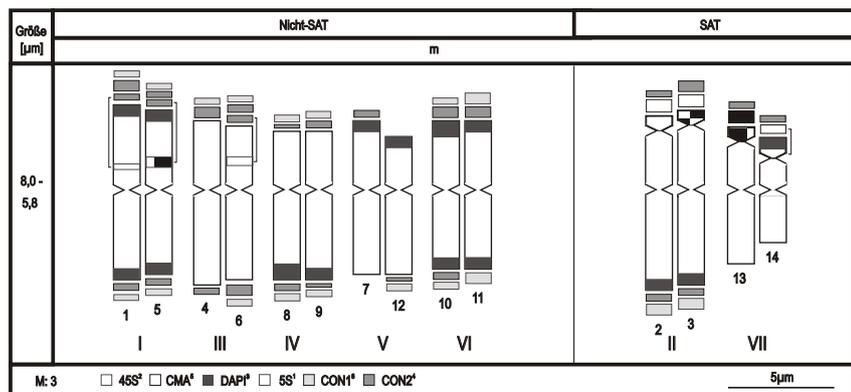


Abb. 11. Idiogramm für *H. convolutum* (W 34). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.1.3.2.

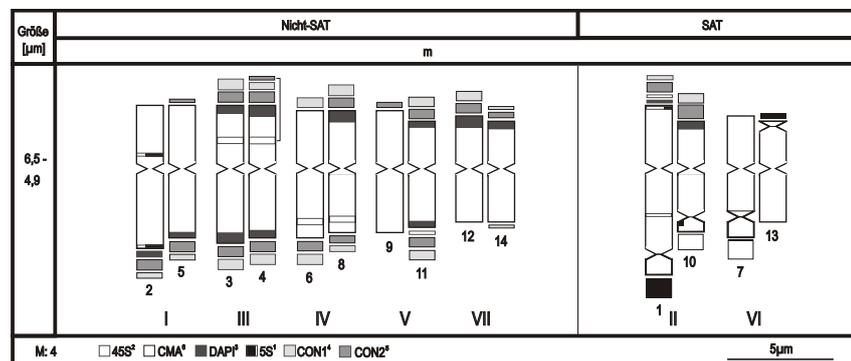


Abb. 12. Idiogramm für *H. convolutum* (Rö 10697). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.1.3.2.

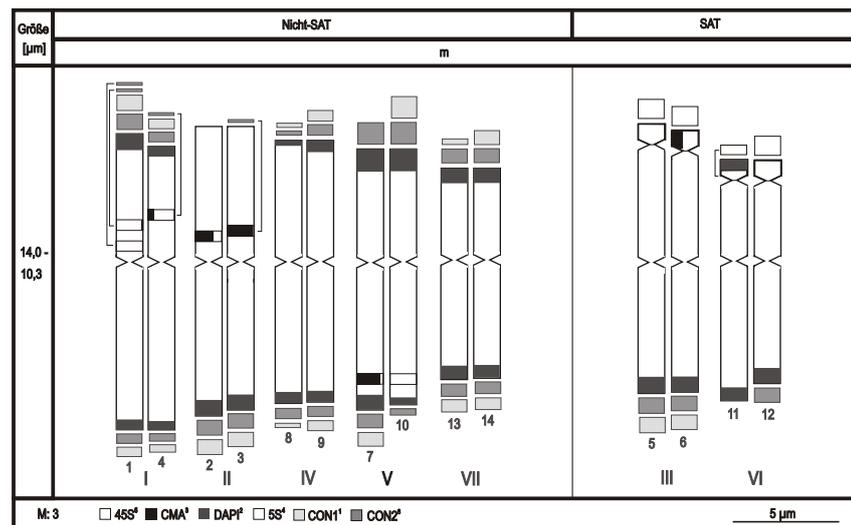


Abb. 13. Idiogramm für *H. convolutum* (Rö 7316). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.1.3.2.

distal zur NOR. Mit Ausnahme der Satellitenregionen und der kurzen Arme der Chromosomen 2 und 3 sind alle Chromosomenenden durch das Vorkommen von DAPI-Bändern gekennzeichnet. Der DAPI-Index ist mit $Hi(D) = 8,4\%$ aufgrund dieser 23 z.T. sehr ausgedehnten DAPI-Bänder sehr hoch. Das DAPI-Bänderungsmuster der sizilianischen und der nordgriechischen Population ähnelt dem von *H. sarracenum* (Abb. 10).

Während in der sizilianischen Population lediglich drei 5S rDNA-Bänder nachgewiesen werden konnten, wurden hier sieben 5S rDNA-Bänder sichtbar gemacht. Alle 5S

rDNA-Bänder liegen interkalar, zwei in den langen Armen der Chromosomen 7 und 10 und fünf in den kurzen Armen der Chromosomen 1-4. Das Chromosom 1 enthält zwei Bänder in einem Chromosomenarm. Der 5S-Index ist hier mit $5Si = 2,0\%$ relativ hoch.

Insgesamt konnten 18 Satelliten-DNA CON1-Regionen und 21 Satelliten-DNA CON2-Regionen im subtelerischen Bereich nachgewiesen werden. Die Satelliten-DNA CON2 hybridisierte darüberhinaus an den 5S rDNA-Positionen der Chromosomen 1, 3 und 4. Die Indizes liegen hier mit $CON1i = 6,2\%$ und $CON2i = 8,2\%$ ebenfalls über denen

anderer diploider Arten aus dieser Untergattung. Beide Sequenzen kommen gemeinsam an 18 Positionen vor, die zudem alle DAPI-positiv sind.

Während sich die Chromosomensätze der sizilianischen und der nordgriechischen Population bezüglich der Ausdehnung und der Lage der Satelliten in den kurzen Armen sowie der DAPI-Bänder ähneln, weicht der Chromosomensatz der Herkunft vom Peloponnes (Rö 10697) diesbezüglich stärker ab. Die Mittlere Chromosomenlänge ($L_m = 5,8 \mu\text{m}$) entspricht jedoch jener der sizilianischen Population. Zugleich kommen auch relativ starke Längenunterschiede zwischen den Chromosomen vor, was zu einem vergleichsweise niedrigen Größengradient-Index von $G_i = 63,3\%$ führt. Der Symmetrie-Index von $S_i = 84,7\%$ verdeutlicht einen etwas symmetrischeren Karyotyp gegenüber den beiden anderen Populationen von *H. convolutum*.

Drei der vier chromosomalen Satelliten liegen in den langen Armen. Da die Satelliten selbst jedoch relativ lang sind, liegt der Satelliten-Index mit $SAT_i = 4,2$ im mittleren Bereich. Der CMA-Index von $Hi(C) = 4,0\%$ und der 45S-Index von $45Si = 4,3\%$ sind dagegen sehr hoch. Die 45S rDNA-Sonde hybridisierte außer an den vier NORs zudem als schmale Bänder in den subtelomerischen Bereichen der Chromosomen 11 und dem langen Arm des Satellitenchromosoms 1. Diese Orte besitzen jedoch weder eine sichtbare Einschnürung noch Chromomycin-positives Heterochromatin und lassen sich nicht als Bildungsorte der Nukleolen ansehen (siehe Kap. 4.2.2).

Nur 13, z.T. schmale DAPI-Bänder bedingen einen – im Vergleich zu den beiden anderen Populationen – niedrigeren DAPI-Index mit $Hi(D) = 5,7\%$.

Aufgrund der acht 5S rDNA-Bänder liegt der 5S-Index ($5Si = 1,8\%$) dagegen relativ hoch. Die Chromosomen 1 und 2 enthalten in beiden Armen jeweils ein 5S rDNA-Band.

Insgesamt wurden 17 Satelliten-DNA CON1- und 17 Satelliten-DNA CON2-Regionen an den Chromosomenenden nachgewiesen. Sie überlagern sich in 15 Positionen, die mit Ausnahme der Chromosomen 6 und 8 DAPI-positiv sind. Zudem hybridisierte die Satelliten-DNA CON2 an dem 5S rDNA-Band des Chromosoms 4. Die Indizes liegen mit $CON1_i = 8,2\%$ und $CON2_i = 9,4\%$ über denen der anderen Vertreter dieser Untergattung.

Die Chromosomen des Paares III dieser Herkunft vom Peloponnes könnten aufgrund der Lage der 5S rDNA- und der DAPI-Bänder sowie der CON1- und der CON2 Bänder jeweils den Paaren I der sizilianischen sowie der nordgriechischen Population entsprechen. Ein vergleichbares Chromosomenpaar findet sich jedoch auch in den Chromosomensätzen von *H. sedenense* subsp. *sedenense* aus der *H. sedenense*-Gruppe und bei *H. setaceum* aus der *H. parlato-rei*-Gruppe (Abb. 1, 3). Insgesamt zeigen die drei untersuchten Herkünfte von *H. convolutum* bezüglich der Lage der 5S rDNA-Loci, der NORs, der 45S rDNA-Bänder außerhalb der NORs sowie der DAPI- CON1- und CON2-Bänder einige intraspezifische Karyotypunterschiede.

Die Giemsa-C-Bänder einer weiteren Population von *H. convolutum* (Rö 6005) kommen in neun Chromosomen subtelomerisch in beiden Armen und in 5 Chromosomen nur in einem Arm vor (o. Bild). Damit entsprechen auch hier die Anzahl und die Lage der C-Bänder weitgehend denen der Fluoreszenzbänder. Wie im Satz von *H. sarracenorum* kommen zentromer-nahe Giemsa-Bänder vor (Rö 7316, Tafel 1: C2), die jedoch in keiner Population von *H. convolutum* als DAPI- oder Chromomycin-Bänder nachgewiesen wurden.

3.1.1.3.3 *H. filifolium* subsp. *filifolium*

Verbreitung: Der Verbreitungsschwerpunkt der subsp. *filifolium* liegt in Südostspanien und einigen Bätischen Gebirgen (Sa. de la Sagra, Sa. de Segura, Sa. de Cazorla, Sa. Mágina; vgl. RÖSER 1989). Das mauretanische Teilareal erstreckt sich von Nordwestmarokko, Westalgerien bis zum Sahara-Atlas (SAINT YVES 1931).

Ökologie: Die äußerst xeromorph gebaute subsp. *filifolium* wächst von der planaren bis hochmontanen Stufe bevorzugt auf Kalkgestein. Im Hohen Atlas steigt sie allerdings bis 2400 m auf. Sie stellt die trockenheitsresistenteste Sippe der mediterranen *Helictotrichon*-Arten dar und kommt auch in stark erodierten Landschaften semiarider Gebiete vor. Die subsp. *filifolium* ist charakteristisch für die Trockenvegetation der südöstlichen Iberischen Halbinsel und Marokkos südlich bis zum Sahara-Atlas, wo sie zusammen mit *H. pruinatum* in den südlichsten Vorkommen der Mediterranvegetation verbreitet ist (in 2000-2300 m Höhe).

Chromosomenzahlen: Die subsp. *filifolium* verfügt über 12x- bzw. 14x- Chromosomenrassen. Die 12x- Chromosomenrasse mit $2n = 84$ kommt in den Trockengebieten Süd und Südostspaniens vor (GERVAIS 1968a, 1972; ROMERO ZARCO 1985a; RÖSER 1989). Die 14x Chromosomenrasse mit $2n = 98$ wurde lediglich im Umkreis der Sa. de Cazorla und der unmittelbar benachbarten Gebirgszüge der Bätischen Innenkordillere, Sa. de Pozo und Sa. de Cabrilla gefunden (GERVAIS 1973b; ROMERO ZARCO 1985a; RÖSER 1989, 1996). Die Zahl von $2n = 70$ (LÖVE & KJELLQVIST 1973) an Pflanzen dieses Gebietes beruht vermutlich auf einer falschen Zählung oder einer Fehlbestimmung des Materials. Eine diploide Chromosomenzahl (GARDÉ & MALHEIROS-GARDÉ 1953) ist vermutlich *H. sarracenorum* und nicht *H. filifolium* zuzurechnen (vgl. GERVAIS 1973b).

Karyologie: Bei der untersuchten Herkunft von *H. filifolium* subsp. *filifolium* aus der Prov. Castellón (Rö 3026) wurde eine Chromosomenzahl von $2n = 91$, vermutlich einem 13x-Niveau entsprechend, festgestellt. Davon sind sechs Chromosomen submetazentrisch. Die zehn breiten Hybridisierungsstellen der 45S rDNA, die zugleich Chromomycin-positiv sind, werden als NORs angesehen. Außer in den Chromosomen 36, 50 und 59 war eine deutliche sekundäre

ERGEBNISSE

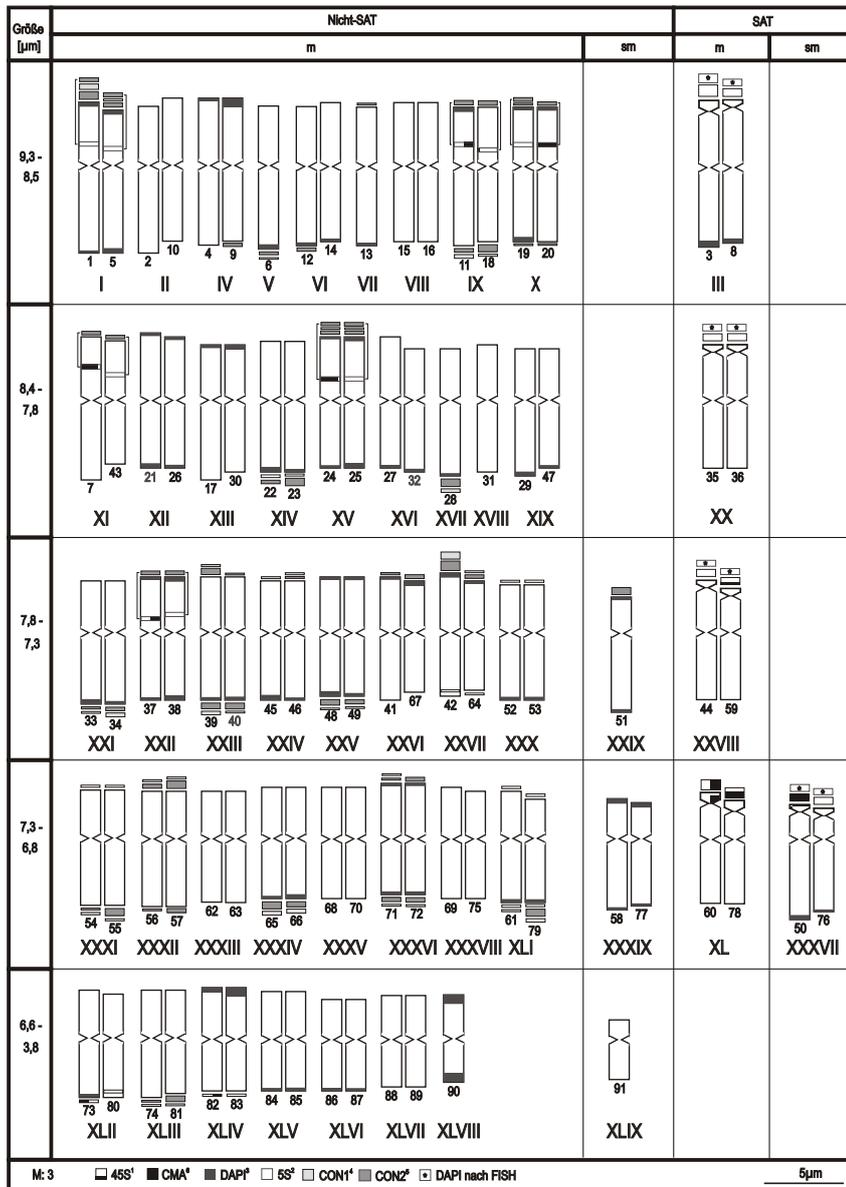
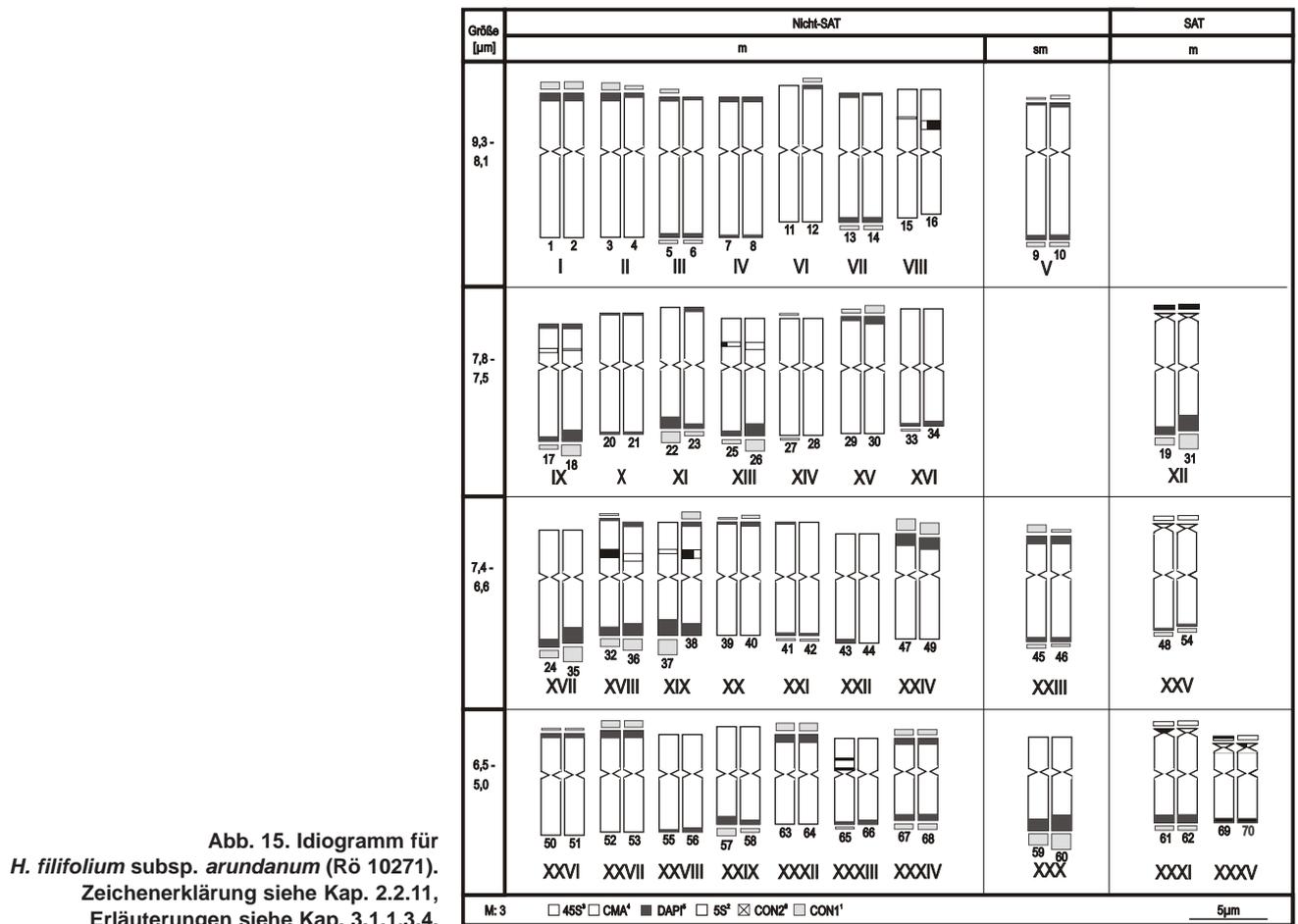


Abb. 14. Idiogramm für *H. filifolium* subsp. *filifolium* (Rö 3026). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.1.3.3.

Einschnürung an diesen Orten sichtbar. Durch die Silberfärbung konnte zudem die Aktivität von zehn NORs nachgewiesen werden. Es ergibt sich somit eine Karyotypformel von $77m\ 4sm\ SAT: 8m\ 2sm$ (Tabelle 3; Abb. 14; Tafel 2: B).

Aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 686\ \mu m$ resultiert eine für die drei untersuchten hochpolyploiden Arten dieser Untergattung charakteristische Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 7,5\ \mu m$. Aufgrund der Existenz des kleinen Chromosoms 91 resultiert eine hohe Varianz der Chromosomenlängen von $l = 9,5-3,8\ \mu m$. Daraus ergibt sich der sehr niedrige Größengradient-Index von $G_i = 39,5\%$. In der gesamten Gattung *Helictotrichon* sind die Chromosomen hochpolyploider Arten asymmetrischer als die der diploiden und wenig polyploiden Arten, was durch einen relativ niedrigen Symmetrie-Index von $S_i = 78,8\%$ für *H. filifolium* subsp. *filifolium* bestätigt wird.

Die Satelliten zeigen eine moderate Ausdehnung ($SAT_i = 4,6$). Aufgrund dessen, dass in allen hier untersuchten hochpolyploiden Arten die Anzahl der Satellitenchromosomen pro haploiden Chromosomensatz geringer ist als in den Diploiden der gleichen Verwandtschaftsgruppe, ist der Anteil von Chromomycin-positiven Heterochromatinbändern an der Gesamtlänge des Chromosomensatzes deutlich niedriger [niedriger $Hi(C) = 0,8\%$]. Dies gilt auch für die 45S-Indizes ($45Si = 1,1\%$), obwohl außerhalb der zehn NORs weitere 16 Hybridisierungsstellen der 45S rDNA als sehr schmale Bänder ($< 0,2\ \mu m$) in subtelerischen Abschnitten gefunden wurden. Sie werden jedoch nicht als Bildungsorte der Nukleolen angesehen (Kap. 4.2.2). Die Gesamtzahl von 26 Hybridisierungsstellen der 45S rDNA ergeben bei diesem 13x Chromosomensatz insgesamt zwei 45S rDNA-Loci pro haploiden Chromosomensatz, was der Anzahl der NORs in



den hier untersuchten diploiden Arten dieser Verwandtschaftsgruppe entspricht. Möglicherweise handelt es sich bei den schmalen 45S rDNA-Bändern um ehemals aktive NORs (siehe Kap. 4.2.2).

Insgesamt kommen 78 DAPI-Bänder, bei 17 Chromosomen in beiden und bei 44 Chromosomen in jeweils nur einem Arm vor. Bis auf wenige Ausnahmen in den Chromosomen 9, 83 und 90 sind die DAPI-Bänder sehr schmal. Deshalb ist der DAPI-Index mit $Hi(D) = 2,2\%$ sehr klein. Vier der zehn Satellitenchromosomen besitzen DAPI-Bänder im Arm ohne chromosomalen Satelliten.

Die 5S rDNA-Sonde hybridisierte an zwölf Positionen im interkalaren Bereich kurzer Chromosomenarme von metazentrischen Nicht-Satellitenchromosomen. Die 5S rDNA-enthaltenden Chromosomen 1, 5, 19, 24, 25, 37 und 38 besitzen DAPI-Bänder im subtelerischen Bereich beider Arme, die Chromosomen 11 und 20 nur in den kurzen Armen. Die Chromosomen 7, 18 und 43 besitzen gar keine DAPI-Bänder (ähnlich *H. parlatorei* Rö 10647). Aufgrund dessen, dass die Hybridisierungsstellen der 5S rDNA relativ schmal sind und sie – wie auch die Satellitenchromosomen – pro haploiden Satz zahlenmäßig weniger als in diploiden Taxa vorkommen (Kap. 4.5), ergibt sich ein für die polyploiden Arten dieser Untergattung charakteristischer, niedriger 5S-Index von $5Si = 0,4\%$.

Es wurden 32 Satelliten-DNA CON1- und 45 Satelliten-DNA CON2-Bänder im subtelerischen Bereich nachgewiesen. Die Satelliten-DNA CON2 hybridisiert darüberhinaus auch an allen zwölf 5S rDNA-Regionen. Der CON1-Index ist mit $CON1i = 0,8\%$ sehr gering und der CON2-Index erweist sich mit $CON2i = 2,4\%$ trotz der Vielzahl der Hybridisierungsstellen im Vergleich zu den diploiden Arten als ebenfalls relativ niedrig. Beide Sequenzen kommen an 30 Positionen gemeinsam vor. Mit Ausnahme des Chromosoms 45 enthalten somit alle Satelliten-DNA CON1-Regionen zugleich Satelliten-DNA CON2.

Wie bei den diploiden *H. convolutum* und *H. sarracenum* kommen Giemsa-C-Bänder zum einen subtelerisch in jeweils einem Arm oder in beiden Armen, aber auch zentromernah vor (Tafel 2: B). Zentromernah Giemsa-C-Bänder sind auch hier nicht mit den Fluorochromen Chromocytin und DAPI nachzuweisen.

3.1.1.3.4 *H. filifolium* subsp. *arundanum*

Verbreitung: Die subsp. *arundanum* ist endemisch in Gebirgsregionen der Serranía de Ronda in Südspanien (ROMERO ZARCO 1984b, RÖSER 1989).

ERGEBNISSE

Ökologie: Sie wächst von der montanen bis hochmontanen Stufe in feinerdreichen Felsspalten und humosen Waldböden auf Kalk.

Chromosomenzahlen: Chromosomenzahlen von $2n = 70$ fanden GERVAIS (1972; Sa. de las Nieves, unter *H. sarracenorum*, vgl. ROMERO ZARCO 1984b), LÖVE & KJELLQVIST (1973; vgl. oben subsp. *filifolium*) und RÖSER (1989; Prov. Cádiz, Sa. Margarita).

Karyologie: Im dekaploiden Chromosomensatz der subsp. *arundanum* aus Andalusien, Prov. Cádiz (Rö 10271) mit $2n = 70$ wurden acht Satellitenchromosomen und sechs submetazentrische Nicht-Satellitenchromosomen nachgewiesen (56m 6sm SAT: 8m – Tabelle 3; Abb. 15). Insgesamt acht NORs konnten durch Silberfärbung bestätigt werden.

Aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 507,5 \mu\text{m}$ ergibt sich, ähnlich der subsp. *filifolium*, eine für die Hochpolyploiden dieser Untergattung charakteristische Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 7,3 \mu\text{m}$. Ebenso typisch ist die relativ große Differenz zwischen längstem und kürzestem Chromosom von $l = 9,3\text{--}5,0 \mu\text{m}$ (niedriger $G_i = 54,1\%$) sowie ein sehr asymmetrischer Chromosomensatz (niedriger $S_i = 77,1\%$).

Die Chromosomen von *H. filifolium* subsp. *arundanum* liegen vermutlich maximal kondensiert vor. Aufgrund der daraus folgenden geringen Ausdehnung der NORs konnten lichtmikroskopisch keine sekundären Einschnürungen nachgewiesen werden. Die Werte für die CMA- und 45S-Indizes sind mit $Hi(C) = 0,4\%$ und $45Si = 0,4\%$ infolge dessen sehr niedrig und der Satelliten-Index mit $SAT_i = 10,8$ sehr hoch. Die Satelliten befinden sich durchweg in den kurzen Chromosomenarmen.

Im Vergleich zur subsp. *filifolium* besitzt diese Unterart z.T. sehr ausgedehnte DAPI-Bänder. Der DAPI-Index ist mit $Hi(D) = 6,0\%$ daher viel höher. Von den insgesamt 85 DAPI-Bändern tragen 21 Chromosomen diese in beiden Armen und 43 jeweils nur in einem Arm. Alle Satellitenchromosomen besitzen DAPI-Bänder im Chromosomenarm ohne Satellit.

Die 5S rDNA hybridisierte im interkalaren Bereich von elf Chromosomen. In neun Chromosomen liegen die 5S rDNA-Bänder eindeutig in den kurzen Armen. Die 5S rDNA-enthaltenden Chromosomen 16 und 32 haben jeweils gleichlange Arme. Das Chromosom 65 besitzt zwei 5S rDNA-Bänder. Der 5S-Index ist mit $5Si = 0,7\%$ wie bei den anderen polyploiden Arten dieser Untergattung sehr niedrig. Fünf dieser 5S rDNA-enthaltenden Chromosomen besitzen DAPI-Bänder in beiden Chromosomenarmen, vier in den langen Chromosomenarmen und zwei besitzen gar keine DAPI-Bänder.

Insgesamt wurden im ersten Hybridisierungsschritt 63 z.T. sehr ausgedehnte subtelermerische Regionen mit der Satelliten-DNA CON1 nachgewiesen. Daraus ergibt sich der für die polyploiden Arten sehr hohe Wert für den CON1-Index ($CON1_i = 4,9\%$). Bis auf die Hybridisierungsstellen

im Chromosom 27 sind alle Satelliten-DNA CON1-Regionen DAPI-positiv. Die Satelliten-DNA CON2 konnte nach drei erfolgten *in situ*-Hybridisierungen und zwei Färbeschritten auf diesem Präparat nicht nachgewiesen werden.

3.1.1.3.5 *H. cantabricum*

Verbreitung: Golf von Biscaya (Nordspanien, Südwestfrankreich).

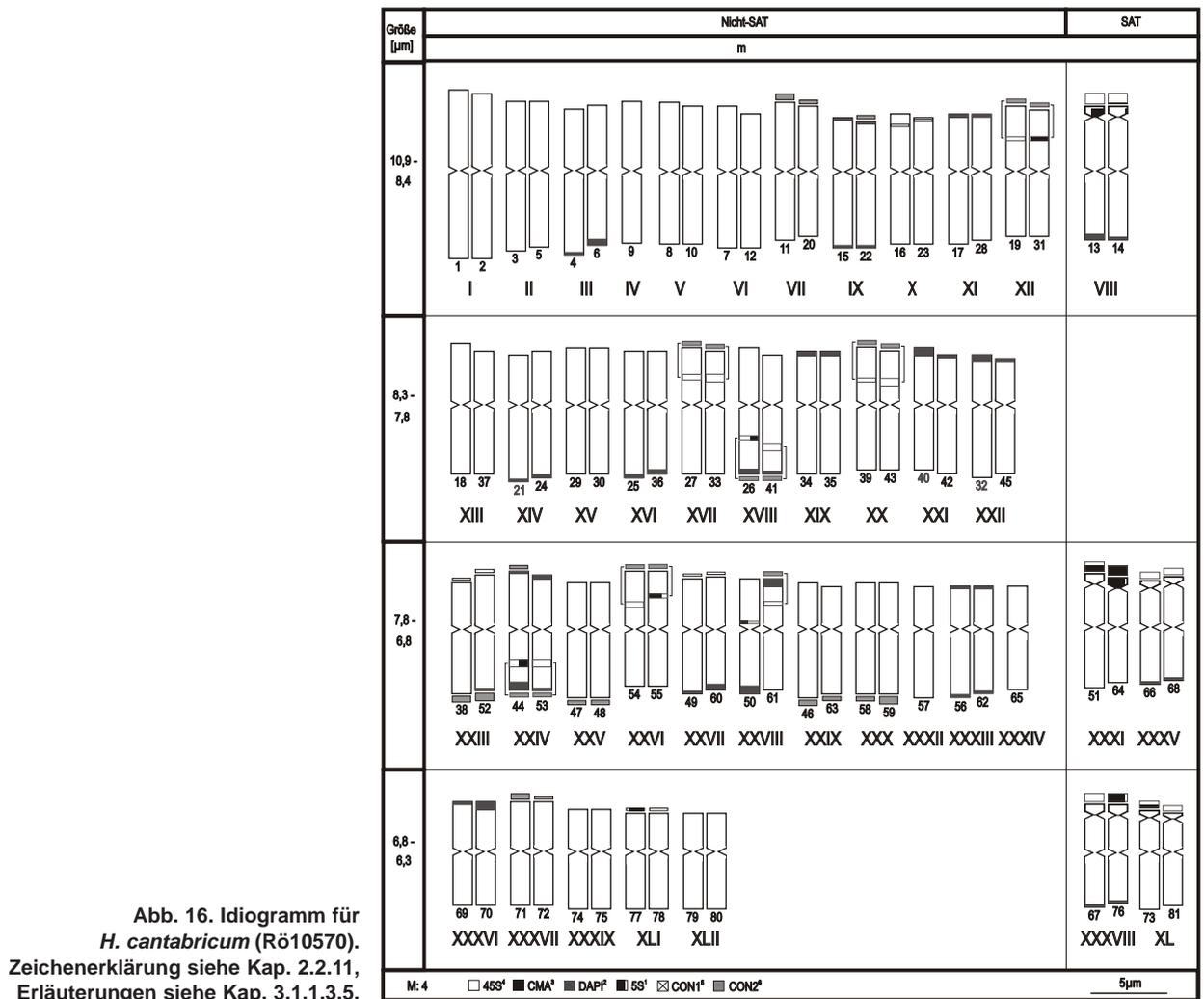
Ökologie: *Helictotrichon cantabricum* ist bezüglich des Standortes sehr variabel. Die Pflanzen kommen von der planaren bis zur subalpinen Stufe, in feuchten Schluchtwäldern (Picos de Europa), thermophilen Kalkfelsvegetationen (westlich der Zentralpyrenäen) bis zu submediterranen Macchien und Trockenrasen (oberes Ebrotal) vor (vgl. RÖSER 1996).

Chromosomenzahlen: Analog zu *H. filifolium* subsp. *filifolium* kommen auch hier zwei Chromosomenrassen mit unterschiedlicher Verbreitung vor. Zählungen mit $2n = 14x = 98$ werden von GERVAIS (1973b), ROMERO ZARCO (1985a), RÖSER (1989, 1996) für Herkünfte aus den Picos de Europa angegeben. Zählungen mit $2n = 12x = 84$ sind von GERVAIS (1972, 1973a, b), ROMERO ZARCO (1985a) sowie RÖSER (1989) für Herkünfte aus dem Ebrotal und den südwestlichen Pyrenäen verzeichnet worden.

Karyologie: Für *H. cantabricum* aus Aragonien, Prov. Huesca (Rö 10570) wurden Chromosomenzahlen von $2n = 71, 81$ und 84 ermittelt, was den Ploidielevels von $10x$ bzw. $12x$ entsprechen dürfte. Die Erfassung der chromosomenmorphologischen Daten und die Erstellung des Idiogramms basiert auf der Auswertung des Chromosomensatzes mit $2n = 81$. Dieser dürfte einem $12x$ Chromosomensatz entsprechen. Die zehn Hybridisierungsstellen der 45S rDNA-Sonde, welche zugleich Chromomycin-positiv sind, werden als NORs angesehen und geben damit die Anzahl von zehn Satellitenchromosomen für diese Population an. Silberfärbungen bestätigen die Anzahl von zehn aktiven NORs (Tafel 2: C1). Alle Chromosomen sind metazentrisch und es ergibt sich folgende Karyotypformel von $71m$ SAT: $10m$ (Tabelle 3; Abb. 16; Tafel 2:C).

Bezüglich der Mittleren Chromosomenlänge von $L_m = 7,8 \mu\text{m}$, der relativ hohen Varianz der Chromosomenlängen von $l = 11,0\text{--}8,0 \mu\text{m}$ (niedriger $G_i = 54,5\%$) und der vergleichsweise hohen Asymmetrie der Chromosomen dieses Satzes ($S_i = 80,6\%$) finden sich auch bei *H. cantabricum* charakteristische Werte für die hochpolyploiden Arten dieser Untergattung.

Im Hinblick auf die Ausdehnung der chromosomalen Satellitenregionen ($SAT_i = 4,4$) sowie der Chromomycin-Bänder [$Hi(C) = 1,0\%$] und der 45S rDNA-Bänder ($45Si = 1,2\%$) in Bezug auf die Gesamtlänge des Chromosomensatzes entsprechen die Werte dieser Art etwa denen von *H. filifolium* subsp. *filifolium*. Die 45S rDNA-Sonde wurde außer



an den NORs auch an den Chromosomenenden der kurzen Arme acht weiterer Chromosomen nachgewiesen. Bei ihnen handelt es sich wahrscheinlich nicht um Nukleolenbildungsorte (siehe Kap. 4.2.2).

Die geringe Anzahl von 41 z.T. schmalen DAPI-Bändern, davon 24 in den langen und 17 in den kurzen Armen, bedingen den niedrigen Wert von $H_i(D) = 1,3\%$. Insgesamt sechs Chromosomen besitzen DAPI-Bänder in beiden Armen. Sechs der acht Satellitenchromosomen zeigen DAPI-positives Heterochromatin im Chromosomenarm ohne Satellit.

Die 5S rDNA hybridisierte an 14 Orten im interkalaren Bereich von Nicht-Satellitenchromosomen. Davon liegen vier in den langen und sieben in den kurzen Armen. Die drei 5S rDNA-enthaltenden Chromosomen 19, 54 und 55 haben gleiche Armlängen ($r = 1$). Zwei der 5S rDNA-enthaltenden Chromosomen besitzen DAPI-Bänder in beiden Chromosomenarmen, vier in jeweils einem, und acht besitzen gar keine DAPI-Bänder. Der 5S-Index von *H. cantabricum* ist mit $5Si = 0,8\%$ entsprechend den Werten der zwei Unterarten von *H. filifolium* im Vergleich zu den diploiden Arten gering.

Die nur 13 subtelomerischen Satelliten-DNA CON2-Regionen führen zu einem niedrigen Wert für den CON2-Index

von $CON2i = 0,9\%$. Mit Ausnahme der Hybridisierungsstellen in den Chromosomen 22, 44 und 52 sind diese Positionen hier nicht DAPI-positiv. Die Satelliten-DNA CON2 hybridisierte – abgesehen vom Chromosom 50 – in allen anderen 5S rDNA-Positionen. Satelliten-DNA CON1 konnte hier nicht nachgewiesen werden. Aus anderen, chromosomenmorphologisch nicht auswertbaren Präparaten geht allerdings hervor, dass auch die Satelliten-DNA CON1 in dieser Art vorkommt.

3.1.1.4 *H. desertorum*-Gruppe

Die Vertreter der *H. desertorum*-Gruppe zeigen eine außerordentliche Anpassung an trockene Klimate, vergleichbar zur mediterran verbreiteten *H. convolutum*-Gruppe. Sie besiedeln jedoch Steppen und entsprechende Vegetationen klimatisch kontinentaler und subkontinentaler Regionen Eurasiens. Die namensgebende Art dieser Gruppe – *H. desertorum* – stellt die weitestverbreitete Art des gesamten subg. *Helictotrichon* dar. Sie ist mit den drei Unterarten *desertorum*, *altaicum* (TZVELEV) HOLUB und *basalticum* von Ostsibirien über Zentralasien, der Mongolei bis Osteuropa

ERGEBNISSE

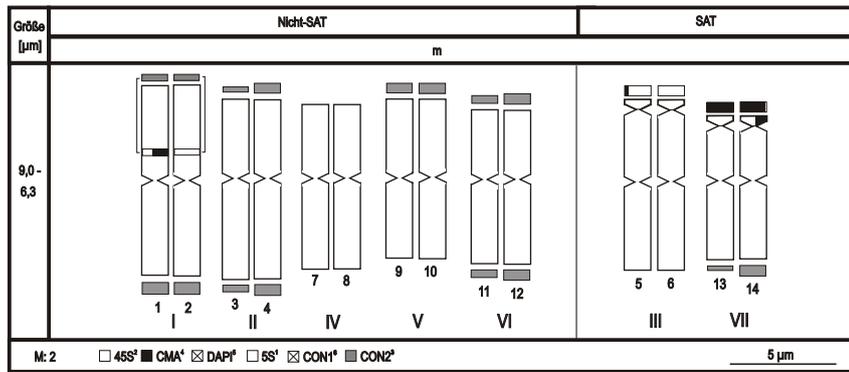


Abb. 17. Idiogramm für *H. desertorum* subsp. *basalticum* (Rö 10641). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.1.4.1.

verbreitet (LANGE 1995a). Im südöstlichen Mitteleuropa besitzt *H. desertorum* vereinzelte westliche Exklaven, welche für Überreste periglazialer Steppen der letzten pleistozänen Vereisung gehalten werden.

3.1.1.4.1 *H. desertorum* subsp. *basalticum*

Verbreitung: Von allen Vertretern dieser Gruppe erreicht nur *H. desertorum* subsp. *basalticum*, vermutlich als Relikt eiszeitlicher Steppengebiete, Mitteleuropa in Niederösterreich, in Böhmen und Mähren (vgl. HOLUB 1962, GAUCKLER 1969, CONERT 1976-1998). Östliche Vorkommen dieser Unterart reichen bis zum Altai und zu den Gebirgen Mittelasiens (vgl. LANGE 1995a).

Ökologie: Im Hauptverbreitungsgebiet (Südwest-Sibirien, Kasachstan und Südost-Russland) ist *H. desertorum* eine charakteristische Art der *Helictotrichon-Stipetalia*-Gesellschaften (ROYER 1991). In Abhängigkeit der zunehmenden Trockenheit von Norden nach Süden ist die Art dort in den drei Formationen der Wiesen-Steppe, der Federgrassteppe sowie in den Halbwüsten zu finden, wobei sie in den Federgras-Steppen den größten Reichtum aufweist. Außerhalb des Hauptverbreitungsgebietes kommt *H. desertorum* in subalpinen und alpinen Bereichen innerasiatischer Gebirge (Pamir, Tien Shan, Altai) bis in Höhen über 3000 m vor (vgl. HOLUB 1962, WALTER 1968). Östlich und westlich vom Verbreitungszentrum kommt *H. desertorum* zudem in verschiedenen Grasgesellschaften außerhalb der *Helictotrichon-Stipetalia*-Gesellschaften vor (vgl. WALTER 1974, ROYER 1991).

Chromosomenzahl: Diploide Chromosomenzahlen mit $2n = 14$ werden von HOLUB et al. (1971; Tschechien) und RÖSER (1996; Niederösterreich) angegeben.

Karyologie: Im diploiden Chromosomensatz einer Population vom Hundsheimer Berg in Niederösterreich (Rö 10641) mit $2n = 14$ Chromosomen wurden vier Satellitenchromosomen nachgewiesen. Diese Satelliten weisen 45S rDNA-Loci auf und sind zugleich Chromomycin-positiv. Alle NORs konnten darüber hinaus durch Silberimprägnierung bestätigt

werden (Tafel 1: E). Da alle Chromosomen metazentrisch sind, ergibt sich folgende Karyotypformel: $10m \text{ SAT}: 4m$ (Tabelle 3; Abb. 17; Tafel 1: E).

Aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 108,5 \mu\text{m}$ resultiert eine Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 7,8 \mu\text{m}$. Mit Unterschieden der Chromosomenlängen von $l = 9,0-6,3 \mu\text{m}$ besitzt der Karyotyp von *H. desertorum* diesbezüglich eine starke Varianz, woraus sich eine niedriger Größengradient-Index von $G_i = 69,4\%$ ergibt. Die Chromosomen besitzen jedoch eine ausgeprägte Symmetrie, was durch einen vergleichsweise hohen Symmetrie-Index zum Ausdruck kommt ($S_i = 88,7\%$).

Aufgrund der relativ geringen Ausdehnung der chromosomalen Satelliten resultiert ein vergleichsweise hoher Satelliten-Index von $SAT_i = 5,3$ und ein niedriger CMA-Index mit $Hi(C) = 1,8\%$. Da die 45S rDNA-Sonde auch nur in den vier NORs vorkommt, ist der 45S-Index mit $45Si = 1,8\%$ entsprechend gering.

Die 5S rDNA hybridisierte an zwei Positionen im interkalaren Bereich der Nicht-Satellitenchromosomen 1 und 2. Diese zwei Chromosomen besitzen jeweils gleichlange Arme ($r = 1$). Die Hybridisierungsstellen sind wenig ausgedehnt, woraus sich ein vergleichsweise niedriger 5S-Index von $5Si = 0,5\%$ ergibt.

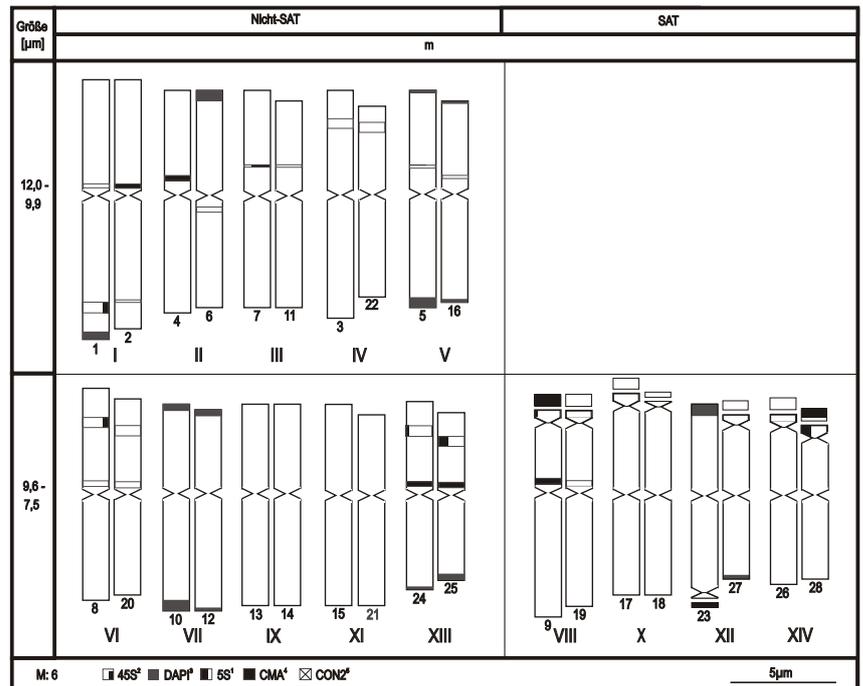
Die Satelliten-DNA CON2 konnte an 13 Positionen in subtelomerischen Bereichen, sowie an den zwei 5S rDNA-Hybridisierungsstellen nachgewiesen werden. In den Chromosomen 3, 4, 11 und 12 liegen die CON2-Bänder in beiden Armen und im Satellitenchromosom 14 im langen Arm. Die Chromosomen 1, 2, 9 und 10 haben gleiche Armlängen. Sie tragen ebenfalls jeweils ein CON2-Band in einem Arm. Der CON2-Index liegt mit $CON2_i = 5,8\%$ im mittleren Bereich für die diploiden Arten dieser Untergattung.

Durch das Fehlen von DAPI- und CON1-Bändern [$Hi(D) = CON1_i = 0,0\%$] in den Chromosomen von *H. desertorum* nimmt diese Art eine Sonderstellung innerhalb des subg. *Helictotrichon* ein.

3.1.2 *H.* subg. *Tricholemma*

Das endemisch nordafrikanische, kleine Subgenus *Tricholemma* zeichnet sich durch eine innerhalb der Gattung *Helictotrichon*

Abb. 18. Idiogramm für *H. jahandiezii* (Rö 10297). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.2.1.



singuläre Morphologie der Deckspelzen und Lodiculae aus. Daneben zeigt es eine eigentümliche Kombination von Merkmalen: Im generativen Bereich (Infloreszenzverzweigung, Aufbau der Ährchen) besitzt es Merkmalsbildungen, die ansonsten nur im subg. *Helictotrichon* vorkommen, während es im vegetativen Bereich Merkmale aufweist, die ansonsten nur im subg. *Pratavenastrum* und bei *H. pubescens* anzutreffen sind ('Avenastrum'-Blatttyp, innerste Schichten der Wurzelrinde nicht sklerifiziert, usw.; vgl. VIERHAPPER 1914, HOLUB 1958, GERVAIS 1968b, RÖSER 1989, LANGE 1995a). Zur Untergattung *Tricholemma* gehören nur zwei Arten, das marokkanische *Helictotrichon jahandiezii* und vermutlich *H. breviaristatum*, eine Art, die nur von der – überdies verschollenen – Typusaufsammlung in den algerischen Hauts Plateaux bekannt ist (BATTANDIER & TRABUT 1895, SAINT-YVES 1931, MAIRE & WEILLER 1953).

3.1.2.1 *H. jahandiezii*

Verbreitung: *Helictotrichon jahandiezii* ist ein Endemit der Kalkgebiete des zentralen bis östlichen Mittleren Atlas.

Ökologie: Die Art kommt oberhalb von ca. 1500 m in lichten *Cedrus atlantica*-Wäldern und *C. atlantica-Quercus rotundifolia*-Mischwäldern sowie deren Ersatzgesellschaften ('Gebirgs-garrigue') vor (vgl. QUÉZEL 1957; RÖSER 1989, 1996).

Chromosomenzahl: RÖSER (1998) gibt eine tetraploide Chromosomenzahl von $2n = 28$ an.

Karyologie: Der tetraploide Chromosomensatz von *H. jahandiezii* (Rö 10297) zeichnet sich gegenüber allen anderen

untersuchten Arten aus der Gattung *Helictotrichon* durch auffällige Besonderheiten bezüglich des Vorkommens von CMA- und 45S rDNA-Bändern im interkalaren, z.T. zentromernahen Bereich einzelner Chromosomen aus. Von den $2n = 28$ metazentrischen Chromosomen besitzen acht einen chromosomal Satelliten (20m SAT: 8m – Tabelle 3; Abb. 18; Tafel 3: A). Alle acht NORs wurden durch Silberfärbung bestätigt (Tafel 3: A5).

Die Mittlere Chromosomenlänge ist trotz starker Kondensation der Chromosomen mit $L_m = 9,5 \mu\text{m}$ ($L = 266,8 \mu\text{m}$) sehr hoch. Die Unterschiede zwischen längstem und kürzestem Chromosom von $l = 12,3-7,3 \mu\text{m}$ sind sehr groß. Daraus resultiert der niedrige Größengradient-Index von $G_i = 59,2\%$. Wie der hohe Symmetrie-Index von $S_i = 86,9\%$ verdeutlicht, ist der Chromosomensatz äußerst symmetrisch aufgebaut.

Durch die Kleinheit der chromosomal Satelliten in absoluten Werten und im Verhältnis zum jeweiligen Chromosomenarm kommt der ausgesprochen hohe Wert für den $SAT_i = 11,0$ zustande. Sie liegen bei fünf Chromosomen in den kurzen Armen und beim Chromosom 23 im langen Arm. Die Satellitenchromosomen 17 und 18 haben jeweils gleiche Armlängen ($r = 1$). Im Gegensatz zur Mehrzahl der hier untersuchten Arten von *Helictotrichon* weist *H. jahandiezii* neben den Chromomycin-spezifischen NORs in acht Nicht-Satelliten- und zwei Satellitenchromosomen weitere Chromomycin-positive Heterochromatinbänder auf. Diese liegen zentromernah, aber in jeweils nur einem Arm des betreffenden Chromosoms. Der CMA-Index ist durch das Vorkommen dieser Chromomycin-Bänder, trotz der sehr geringen Ausdehnung der chromosomal Satelliten mit $Hi(C) = 2,4\%$ relativ hoch. Die 45S rDNA konnte in den acht NORs und darüberhinaus in weiteren vier Chromosomen (5, 7, 11 und

ERGEBNISSE

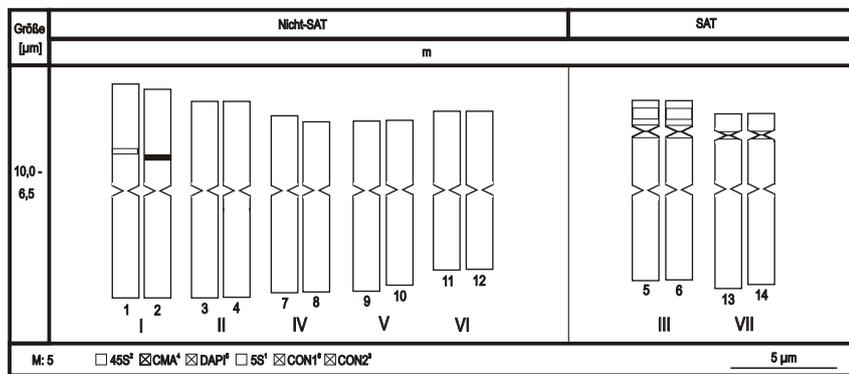


Abb. 19. Idiogramm für *H. pubescens* (Rö 10206). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.3.1.

16) und zwar im interkalaren Bereich der kurzen Arme nachgewiesen werden. Bei den Arten des subg. *Helictotrichon* wurden solche Hybridisierungsstellen der 45S rDNA außerhalb der NORs stets nur in subtelomerischen Bereichen gefunden. Trotz dieses Vorkommens von 45S rDNA-Bändern außerhalb der NORs bleibt der 45S-Index aufgrund der sehr langen Chromosomen bei gleichzeitig kleinen chromosomalen Satelliten vergleichsweise niedrig (45Si = 1,7%).

Da insgesamt nur 14 z.T. sehr schmale DAPI-Bänder nachgewiesen wurden, ist der DAPI-Index mit $Hi(D) = 1,4\%$ ausgesprochen niedrig. Die Chromosomen der Paare V und VII besitzen DAPI-Bänder in beiden Chromosomenarmen. Die Chromosomen 1, 6, 24, 25 und die Satellitenchromosomen 23 und 27 zeigen DAPI-Bänder nur in jeweils einem Arm. In einer weiteren Herkunft von *H. jahandiezii* (Rö 10304, o. Abb.) kommen überhaupt keine DAPI-Bänder in den Chromosomen vor.

Verhältnismäßig ausgedehnte, interkalare Bänder der 5S rDNA von acht Nicht-Satellitenchromosomen bedingen einen mittleren 5S-Index von $5Si = 1,3\%$. Drei der 5S rDNA-enthaltenden Chromosomenpaare (I, VI und XIII) sind zugleich durch die Chromomycin-Bänder im zentromeren Bereich charakterisiert.

3.1.3 *H. subg. Pubavenastrum*

Helictotrichon pubescens, der einzige Vertreter der monotypischen Untergattung *Pubavenastrum* kann aufgrund der charakteristischen Vorspelze mit kahlen Kielen und der Form der Lodiculae morphologisch klar von den Arten der anderen drei Untergattungen unterschieden werden. Es wird vermutet, dass sich die Art bereits früh in der Entwicklung der Gattung *Helictotrichon* abgespalten und sich von Zentralasien aus über weite Teile Eurasiens verbreitet hat (vgl. LANGE 1995a).

3.1.3.1 *H. pubescens*

Verbreitung: Das gegenwärtige Verbreitungsgebiet reicht vom Norden der Iberischen Halbinsel über viele Teile Zen-

tral- und Osteuropas bis Zentralrussland und den Kaukasus. Östlich des Ural hat *H. pubescens* kleine isolierte Vorkommen in Zentralasien und dem südlichen Sibirien (MEUSEL et al. 1965, CONERT 1976-1998), welches teilweise mit der Verbreitung von *H. desertorum* in dieser Region übereinstimmt (vgl. RÖSER 1996). Synanthrope Vorkommen liegen in Island, Nordamerika und Neuseeland. Im eigentlichen mediterranen Bereich kommt diese Art nicht vor (vgl. LANGE 1995a).

Ökologie: *Helictotrichon pubescens* gedeiht von der kollinen bis in die alpine Stufe (2400 m), bevorzugt auf basischen bis neutralen Böden. In West- und Zentraleuropa kommt die Art in verschiedenen, z.T. anthropogen beeinflussten Grasländern vor. Sie wächst sowohl auf einigermaßen trockenen sowie mäßig feuchten Standorten, aber auch in Sumpflandschaften. Die Art zeigt eine ungewöhnliche Toleranz gegenüber saisonalen Überschwemmungen, was sie ökologisch von den meisten anderen Taxa der Gattung *Helictotrichon* unterscheidet (RÖSER 1996).

Chromosomenzahlen: Angaben über diploide Chromosomenzahlen von $2n = 14$ sind bei TISCHLER (1950) und FREY (1991) zusammengefasst. Weitere Angaben über diploide Chromosomenzahlen stammen von ROMERO ZARCO (1984a; Spanien), RUDYKA (1986; Kasachstan), RÖSER (1989, 1995, 1996; Großbritannien, Frankreich, Italien), SOROKIN (1990, 1991, 1993; Russland, Lettland) und GREBENSTEIN (1992; Kaukasus). Tetraploide Zahlen von $2n = 28$ werden in BOLKHOVSKIKH et al. (1969) und FEDOROV (1969) sowie von KOZUHAROV & PETROVA (1991; Mt. Slavjanka, Bulgarien unter *Avenula pubescens*) angegeben. Die Zahlen $2n = 20$ und $2n = 15$ werden bei FREY (1991) diskutiert.

Karyologie: Detaillierte Karyotypanalysen verschiedener Herkünfte wurden bereits von HINDÁKOVÁ & CINCURA (1967), FREY (1991) und GREBENSTEIN (1992) durchgeführt und ausführlich diskutiert. Bei der hier untersuchten Population aus Südengland (Rö 10206) konnten bei vier der 14 metazentrischen Chromosomen ein chromosomaler Satellit nachgewiesen werden (10m SAT: 4m – Tabelle 3; Abb. 19; Tafel 4: A). Submetazentrische Chromosomen (FREY 1991) kommen nicht vor. Wie bereits für kaukasische Herkünfte beschrieben (GRE-

BENSTEIN 1992), fallen auch bei der hier untersuchten Population von *H. pubescens* die sehr langen Satelliten auf. Außerdem wird der Chromosomensatz durch die besondere Lage der 5S rDNA-Bänder und dem Fehlen von DAPI-positiven Heterochromatin gekennzeichnet. Offenbar häufig vorkommende B-Chromosomen (GERVAIS 1973b) bei *H. pubescens* konnten in dieser Population nicht gefunden werden.

Aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 115,3 \mu\text{m}$ ergibt sich trotz einer starken Chromosomenkondensation eine hohe Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 8,2 \mu\text{m}$. Wie bereits durch Grebenstein (1992) bei kaukasischen Herkunft festgelegt, ist die Längensvarianz der Chromosomen von $l = 10,0\text{--}6,5 \mu\text{m}$ im Vergleich zu den meisten diploiden Arten der gesamten Gattung *Helictotrichon* relativ hoch. Daraus resultiert ein vergleichsweise niedriger Größengradient-Index von $G_i = 65,0\%$. Der hohe Symmetrie-Index von $S_i = 88,2\%$ verdeutlicht einen sehr symmetrischen Chromosomensatz.

Die langen chromosomalen Satelliten bedingen einen sehr kleinen Satelliten-Index von $SAT_i = 1,5$. Hybridisierungsorte der 45S rDNA beschränken sich jedoch auf einen schmalen Bereich distal und proximal zur jeweiligen sekundären Einschnürung, woraus trotz der großen Satellitenregionen ein relativ niedriger 45S-Index mit $45S_i = 1,3\%$ resultiert. Chromomycin-positives Heterochromatin konnte – vermutlich präparatebedingt – an diesen Stellen jedoch nicht sichtbar gemacht werden.

Von den insgesamt vier 5S rDNA-Loci befinden sich zwei in den Chromosomen 5 und 6 im Bereich der Satellitenregion distal zur NOR, ein Resultat welches ausschließlich bei *H. pubescens* gefunden wurde. Die anderen beiden liegen interkalar in kurzen Chromosomenarmen von den Nicht-Satellitenchromosomen 1 und 2. Der 5S-Index beträgt $5S_i = 1,3\%$.

3.1.4 *H.* subg. *Pratavenastrum*

Bei *Helictotrichon* subg. *Pratavenastrum* handelt es sich um eine morphologisch klar umgrenzte, artenreiche Verwandtschaftsgruppe mit eurasisch-nordafrikanischer Verbreitung. Lediglich eine Art, *H. hookeri* kommt mit der subsp. *hookeri* in Nordamerika vor, die der in den Steppen Asiens weitverbreiteten subsp. *schellianum* (HACK.) TZVELEV stark ähnelt und möglicherweise konspezifisch ist. Im Mittelmeergebiet und größeren Gebirgsregionen (Pyrenäen, Alpen, Kaukasus) zeigt diese Untergattung deutliche Entfaltungsschwerpunkte. Hinsichtlich ihrer klimatischen (ozeanisch-kontinental), edaphischen (basiphil-azidophil) und sonstigen ökologischen Anpassungen (Vertikalverbreitung, etc.) erweist sich das subg. *Pratavenastrum* als die am stärksten differenzierte Gruppe der gesamten Gattung *Helictotrichon*. Innerhalb des subg. *Pratavenastrum* wurden in der letzten Zeit verschiedene Formkreise (Artengruppen) unterschieden, die sich durch morphologisch-anatomische Merkmale abgrenzen lassen und z.T. auch in ökologischer Hinsicht stark voneinander

abweichen (vgl. RÖSER 1989, 1996; LANGE 1995a). Manche dieser Artengruppen entsprechen in der älteren Literatur nicht weiter differenzierten ‘Sammelarten’ (vgl. etwa *Avena bromoides* oder *A. pratensis* sensu SAINT-YVES 1931) oder die enge Verwandtschaft mancher Arten wurde aufgrund ihrer diskontinuierlichen Verbreitung in regional begrenzten Bearbeitungen und Florenwerken nicht erkannt. Solche disjunkten Areale können innerhalb mancher Artengruppen über weite Teile der Holarktis reichen.

3.1.4.1 *H. bromoides*-Gruppe

Bei der *Helictotrichon bromoides*-Gruppe handelt es sich um einen typisch mediterran verbreiteten Formenkreis basiphiler Arten, die sich durch eine besondere Blattanatomie und das Vorkommen von kahlen Ährchenachsen auszeichnen (vgl. SAINT-YVES 1931, RÖSER 1989). Die Arten sind charakteristische Arten der Tieflands- und montanen Mittelmeervegetation, aber im südlichen Mittelmeergebiet existieren auch ausgesprochen xeromorphe Hochgebirgsarten (Orophyten der Dornpolsterstrauch-Vegetation). Die *H. bromoides*-Gruppe besitzt ihr Mannigfaltigkeitszentrum im westlichen Mittelmeergebiet, sowohl was die Zahl der dort vertretenen Taxa als auch die vorhandenen Ploidiestufen betrifft. Im südlichen zentralen und im östlichen Mittelmeergebiet ist sie mit nur je einer Art vertreten (vgl. RÖSER 1996).

3.1.4.1.1 *H. bromoides* subsp. *bromoides*

Verbreitung: *Helictotrichon bromoides* ist in den Westmediterraneis mit den zwei Unterarten die weitestverbreitete Art innerhalb der *H. bromoides*-Gruppe. Während die subsp. *pauneroi* eine endemische Art Südspaniens ist, zeigt die subsp. *bromoides* ein weites Verbreitungsgebiet. Sie kommt von Ligurien aus westwärts durch das gesamte Südfrankreich sowie im Ostteil der Iberischen Halbinsel, auf den Balearischen Inseln sowie in Marokko relativ häufig vor. Einzelne isolierte Fundpunkte liegen im Dépt. Gers (RÖSER 1989), im östlichen Teil Portugals (COUTINHO 1939, ROMERO ZARCO 1984a), im südostspanischen Trockengebiet und den Beckenlandschaften der Cordillera Bética. Ein Vorkommen auf Korsika lässt sich bislang nicht bestätigen (GAMISANS & JEANMONOD 1993).

Ökologie: *Helictotrichon bromoides* kommt von der planaren bis zur montanen Stufe vor. Auf der südlichen Iberischen Halbinsel und vor allem in Nordafrika (Hoher Atlas) steigt die Art bis auf 2300 m. Sie wächst in lichten immergrünen Hartlaubwäldern, hauptsächlich jedoch in Macchien bzw. Matorrales, Garigues und Tomillares bevorzugt auf kalkhaltigen Untergrund oder sogar (Ebrotal) gipshaltigem Gestein (vgl. RÖSER 1989).

Chromosomenzahlen: *Helictotrichon bromoides* ist stets diploid. Die Zählungen stammen größtenteils von der subsp.

ERGEBNISSE

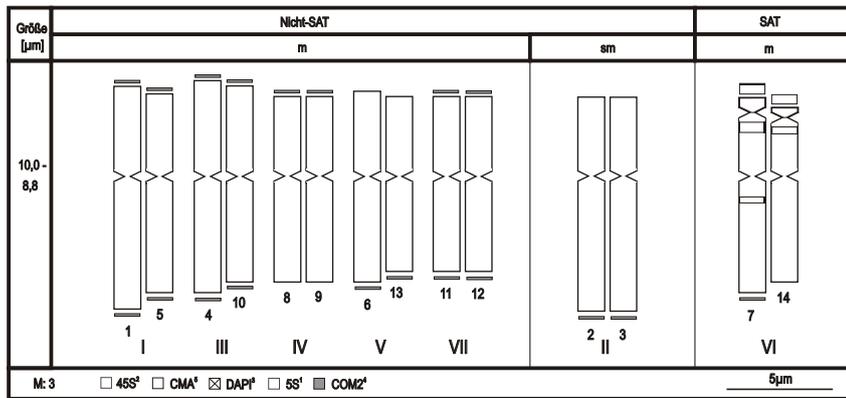


Abb. 20. Idiogramm für *H. bromoides* (W 58). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.1.1.

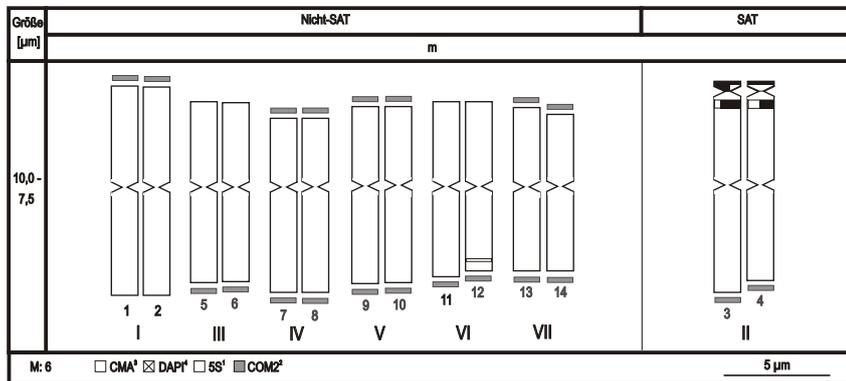


Abb. 21. Idiogramm für *H. bromoides* (Rö 11039). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.1.1.

bromoides LITARDIÈRE (1950; Frankreich), LORENZO-ANDREU & GARCIA-SANZ (1950; Spanien), GERVAIS (1966, 1968a, 1972, 1973a, b; Frankreich, Spanien), SAUER & HEUBL (1984; Südfrankreich), ROMERO ZARCO (1984a; Spanien) und RÖSER (1989; Frankreich, Spanien). Zählungen aus der Sa. de Cazorla und der Sa. Nevada durch GERVAIS (1973a) und ROMERO ZARCO (1984a) beziehen sich auf die subsp. *pauneroi*. Eine Zählung aus Libyen (FARUQI 1987) gehört wahrscheinlich zu *H. cincinnatum*. Tetra- und hexaploide Zahlen (GERVAIS 1972, 1973a, 1973b) beziehen sich auf den Bastard *H. xtalaverae* bzw. *H. gervaisii* subsp. *gervaisii*.

Karyologie: Von *H. bromoides* wurden zwei Populationen, eine aus der Sierra de Tejada in Südspanien (W 58) und eine aus den Hautes-Alpes in Frankreich (Rö 11039) untersucht. Beide Chromosomensätze zeigen weitgehende Übereinstimmungen. Entsprechend den Untersuchungen an Herkünften aus Südfrankreich (SAUER & HEUBL 1984) und Spanien (RÖSER 1989, GREBENSTEIN 1992) wurden jeweils zwei Satellitenchromosomen festgestellt. Proximal zu den chromosomalen Satelliten bzw. der NOR hybridisierte die 5S rDNA. Derartig gestaltete Chromosomen wurden in keiner weiteren hier untersuchten diploiden Art gefunden. Beide Chromosomensätze sind zudem durch das Vorkommen von schmalen COM2-Bändern in den subtelerischen Bereichen und das Fehlen von DAPI-positivem Heterochromatin gekennzeichnet. Unterschiede beider Populationen zeigen

sich vor allem in den Symmetrieverhältnissen und der Ausdehnung der chromosomalen Satelliten.

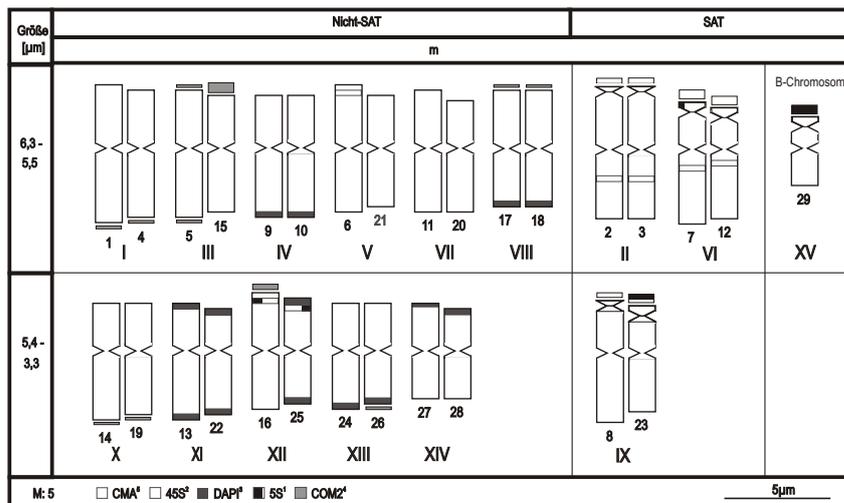
In der Population aus der Sierra de Tejada (W 58) sind zwei der zwölf Nicht-Satellitenchromosomen mit $r = 1,7$ submetazentrisch (10m 2sm SAT: 2m – Tabelle 3; Abb. 20), woraus für den Chromosomensatz ein relativ niedriger Symmetrie-Index von $S_i = 70,7\%$ folgt. Die Mittlere Chromosomenlänge beträgt $L_m = 7,3 \mu\text{m}$, wobei die Unterschiede zwischen längstem und kürzestem Chromosom relativ gering sind ($l = 10,5-8,3 \mu\text{m}$, hoher $G_i = 78,6\%$).

Die Satellitenregionen zeigen mit einem $SAT_i = 4,8$ eine moderate Ausdehnung. Da der Chromosomensatz von *H. bromoides* durch nur zwei NORs, bei denen Chromomycin-positives Heterochromatin bzw. 45S rDNA nachgewiesen wurde, gekennzeichnet ist, liegen der CMA-Index als auch der 45S-Index im unteren Bereich [$Hi(C) = 45S_i = 1,0\%$].

Außerhalb der zwei 5S rDNA-Bänder proximal zur NOR in den Chromosomen 7 und 14 hybridisierte diese Sequenz im langen Arm des Chromosoms 7 im interkalaren Bereich. Der 5S-Index ist mit $5S_i = 0,6\%$ sehr gering.

Die Satelliten-DNA COM2 hybridisierte an 19 Positionen im subtelerischen Bereich. In den Chromosomenpaaren I, III und VII liegen sie in beiden Armen, in den anderen Chromosomenpaaren, mit Ausnahme des Satellitenchromosoms 14 ohne COM2-Band, in jeweils nur einem Arm. Da die Bänder sehr schmal sind, liegt der COM2-Index mit $COM2_i = 1,8\%$ im unteren Bereich.

Abb. 22. Idiogramm für *H. cincinnatum* (W 31).
Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11,
Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.1.2.



Im Chromosomensatz von *H. bromoides* aus den Hautes-Alpes in Frankreich (Rö 11039) sind alle Chromosomen metazentrisch (12m SAT: 2m - Tabelle 3; Abb. 21; Tafel 4: E).

Der Chromosomensatz zeigt insgesamt äußerst symmetrische Ausprägung, denn der Symmetrie-Index liegt mit $S_i = 87,5\%$ sehr hoch. Die Chromosomen sind mit $L_m = 8,7 \mu\text{m}$ vergleichsweise groß. Die Varianz der Chromosomenlängen von $l = 10,0\text{-}7,5 \mu\text{m}$ ($G_i = 75,0\%$) entspricht weitgehend dem Chromosomensatz aus Südspanien. Ein sehr kleines Chromosomenpaar, welches durch Sauer & Heubl (1984) beobachtet wurde, konnte in beiden Populationen nicht nachgewiesen werden.

Die geringe Länge der chromosomalen Satelliten ergibt einen hohen Satelliten-Index von $SAT_i = 9,0$ und einen relativ niedrigen CMA-Index von $Hi(C) = 0,8\%$.

Auch in dieser westalpinen Herkunft wurde eine weitere Hybridisierungsstelle der 5S rDNA nachgewiesen, die jedoch interkalar im Nicht-Satellitenchromosom 12 vorkommt. Der 5S-Index ist mit $5S_i = 0,7\%$ ebenfalls sehr gering.

Die Satelliten-DNA COM2 hybridisierte an 20 Positionen im subtelomerischen Bereich. In den Chromosomenpaaren IV, V und VII befindet sie sich in beiden Armen, in den anderen Chromosomenpaaren jeweils nur in einem Arm. Der COM2-Index ist $COM2_i = 4,1\%$.

3.1.4.1.2 *H. cincinnatum*

Verbreitung: *Helictotrichon cincinnatum* ist der einzige Vertreter der *H. bromoides*-Gruppe im südlichen zentralen Mittelmeergebiet. Sein Verbreitungsgebiet umfasst Sizilien (Nebroden, Madonie), Tunesien und das nördliche Algerien, wo es bis fast zur Grenze nach Marokko hin verbreitet ist. Ein weiteres Vorkommen liegt in der Cyrenaika (Libyen), einem Gebiet mit relikitärer Hartlaubvegetation. Ein nördlicher Vorposten befindet sich auf dem Mte Pollino in Kalabrien (vgl. RÖSER 1989, LANGE 1995a).

Ökologie: Die Art wächst von Meeresniveau bis zu 1800 m in Sizilien und bis zu 2200 m in Algerien auf Kalk oder Dolomitgestein. Im Tiefland und niedrigen Lagen kommt die Art häufig in Ersatzgesellschaften von Stein- und Flaumeichenwäldern vor, und zwar in verschiedenen Typen von immergrünen Sträuchern und in Horstgras-Formationen (*Ampelodesmos mauritanica*) auf Sizilien, sowie zusammen mit *Stipa tenacissima* im Unterwuchs von offenen *Pinus halepensis* Wäldern in Algerien (BRULLO 1983, WOJTERSKY 1985). Damit zeigen sich ökologische Ähnlichkeiten zu *H. convolutum* und *H. filifolium* subsp. *filifolium*.

Chromosomenzahlen: Frühere Chromosomenzählungen an *H. cincinnatum* erbrachten Zahlen von $2n = 28$ für sizilianische Populationen (RÖSER 1989, 1996). Für Pflanzen aus Tunesien, deren genaue Herkunft unbekannt ist, wurde durch GERVAIS (1973a) eine diploide Zahl von $2n = 14$ angegeben. Möglicherweise bezieht sich die gleichlautende Zählung durch FARUQI (1987) an libyschem Material (unter *Avenula bromoides*) ebenfalls auf *H. cincinnatum*.

Karyologie: Im Chromosomensatz von *H. cincinnatum* (W 31) einer sizilianischen Herkunft mit $2n = 28$ sind alle Chromosomen metazentrisch. Davon tragen sechs einen chromosomalen Satelliten. Ein B-Chromosom besitzt ebenfalls eine NOR (22m SAT: 6m +1B - Tabelle 3; Abb. 22). In *H. cincinnatum* können auch zwei B-Chromosomen vorkommen (Herkunft Rö 6024, Tafel 5: A2).

Auch bei Vernachlässigung des B-Chromosoms besitzt dieser Satz mit $L_m = 5,5 \mu\text{m}$ eine relativ geringe Mittlere Chromosomenlänge sowie eine vergleichsweise große Varianz zwischen den Chromosomenlängen (niedriger $G_i = 65,4\%$). Die für die meisten diploiden und niedrig-polyploiden Taxa charakteristischen geringen Längenunterschiede zwischen langen und kurzen Armen der Chromosomen bedingen einen hohen Symmetrie-Index von $S_i = 83,8\%$ (ohne B-Chromosomen).

ERGEBNISSE

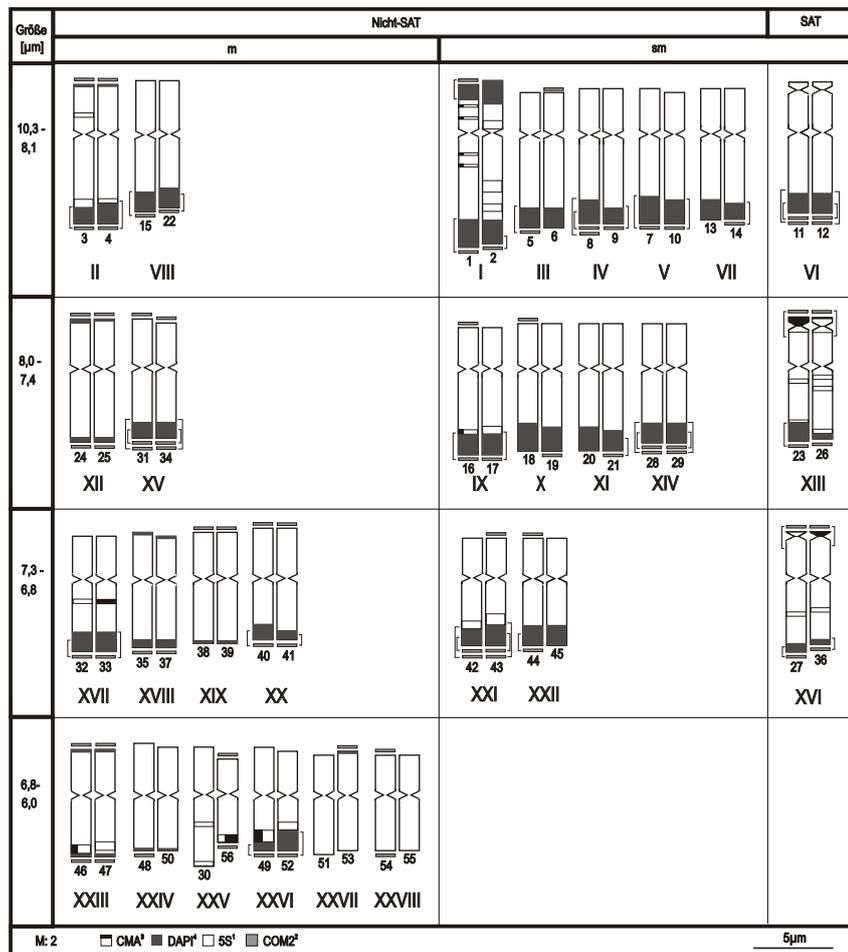


Abb. 23. Idiogramm für *H. gervaisii* subsp. *gervaisii* (Rö 3418). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.1.3.

Die chromosomalen Satelliten sind durch eine deutliche sekundäre Einschnürung abgegrenzt, an denen die 45S rDNA hybridisierte und Chromomycin-positives Heterochromatin nachgewiesen wurde. Die Ausdehnung der Satelliten führen zu den Satelliten-Indizes SAT_i = 6,9 (ohne B-Chromosom) bzw. 6,2 (mit B-Chromosom). Die Indizes für Chromomycin und 45S rDNA sind gleich groß [Hi(C) = 45Si = 1,5 (ohne B-Chromosom) bzw. 1,8% (mit B-Chromosom)].

Aufgrund von 14 meist wenig ausgedehnten DAPI-Bändern ergibt sich ein vergleichsweise niedriger DAPI-Index von Hi(D) = 2,2%. Die Chromosomen 13, 22 und 25 besitzen in beiden Chromosomenarmen subteleromische DAPI-Bänder. Weitere acht Chromosomen weisen in jeweils nur einem Arm DAPI-Bänder auf.

Durch insgesamt neun nachweisbare Hybridisierungsstellen der 5S rDNA ergeben sich für die 5S-Indizes Werte von 5Si = 1,5 (ohne B-Chromosom) bzw. 1,4% (mit B-Chromosom). Vier dieser 5S rDNA-Bänder liegen bei den Satellitenchromosomenpaaren II und VI jeweils interkalar im Chromosomenarm ohne Satellit. Weitere zwei liegen proximal zur NOR in den Chromosomen 8 und 23 (vergleichbar *H. bromoides*). Die übrigen befinden sich in den Chromosomen 6, 16 und 25. Hybridisierungsstellen der Satelliten-DNA COM2

konnten lediglich an elf Positionen nachgewiesen werden. Der COM2-Index beträgt deshalb nur COM2_i = 1,2%.

3.1.4.1.3 *H. gervaisii* subsp. *gervaisii*

Verbreitung: *Helictotrichon gervaisii* ist eine südiberisch-nordmarokkanisch verbreitete Art, bei der sich zwei Unterarten unterscheiden lassen. Das Areal der subsp. *gervaisii* ist auf die Trockengebiete der südlichen Iberischen Halbinsel beschränkt.

Ökologie: Die ausgesprochen xeromorphe subsp. *gervaisii* ist charakteristisch für südmediterrane Offenvegetation unter semiaridem Klima (Garigues der Ononido-Rosmarinetea) und steht als Tieflandssippe der eher montanen, weiterverbreiteten und – was die Böden und die Wasserversorgung betrifft – ökologisch andersartigen subsp. *arundinum* gegenüber (vgl. oben *H. filifolium*; Kap. 3.1.1.3).

Chromosomenzahlen: Für die subsp. *gervaisii* wurden Chromosomenzahlen von 2n = 42, 56, 63, 70, damit den Ploidiestufen von 6x, 8x, 9x und 10x entsprechend, festge-

stellt (GERVAIS 1968a, 1972, 1973a unter *Avenochloa bromoides*; ROMERO ZARCO 1984a; RÖSER 1989). Während die hexaploide Chromosomenrasse im gesamten Verbreitungsgebiet der subsp. *gervaisii* vorkommt, beschränkt sich die oktaploide und die dekaploide Sippe sowie deren Bastard auf den zentralen bis westlichen Teil des Gesamtareals (RÖSER 1989).

Karyologie: Der oktaploiden Chromosomensatz von *H. gervaisii* subsp. *gervaisii* (Rö 3418) aus Südspanien (Málaga) mit $2n = 56$ ist durch das Vorkommen einer großen Zahl von 28 eindeutig submetazentrischen Chromosomen charakterisiert, die zudem stark ausge dehnte DAPI-Bänder besitzen. Von den vermutlich acht Satellitenchromosomen (vgl. Röser 1989), also jeweils einem pro haploiden Chromosomensatz, wie sie bereits bei *H. bromoides* festgestellt wurden, konnten hier nur in sechs Chromosomen eine sichtbare sekundäre Einschnürung, die zugleich Chromomycin-positiv ist, nachgewiesen werden. Daraus ergibt sich folgende Karyotypformel: 28m 22sm SAT: 6sm (Tabelle 3; Abb. 23; Tafel 5: B).

Die Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 7,5 \mu\text{m}$ ($L = 421,5 \mu\text{m}$) ist im Vergleich zu anderen polyploiden Arten relativ hoch, während die Unterschiede zwischen längstem und kürzestem Chromosom von $l = 10,3\text{-}5,3 \mu\text{m}$ ($G_i = 51,2\%$) im mittleren Bereich liegen. Durch die große Zahl submetazentrischer Chromosomen, die die Hälfte des gesamten Chromosomensatzes ausmachen, ist der Symmetrie-Index bei dieser Unterart mit $S_i = 62,5\%$ extrem niedrig.

Die sechs chromosomalen Satelliten zeigen eine vergleichsweise geringe Ausdehnung, so dass sich der relativ hohe Werte für den Satelliten-Index von $SAT_i = 6,4$ und ein niedriger Wert für den CMA-Index von $Hi(C) = 0,6\%$ ergibt.

Aus der bereits genannten, z.T. großen Ausdehnung der insgesamt 61 DAPI-Bänder resultiert ein außergewöhnlich hoher Wert für den DAPI-Index von $Hi(D) = 12,5\%$. Sehr breite DAPI-Bänder liegen zumeist in den langen Armen und zwar in allen 28 submetazentrischen Chromosomen und in 14 der 28 metazentrischen Chromosomen. Zwei der ausge dehnten DAPI-Bänder kommen in den kurzen Chromosomenarmen der submetazentrischen Chromosomen 1 und 2 vor. Zusätzliche, weniger breite DAPI-Bänder finden sich an 17 subtelerischen Positionen von 9 Chromosomen.

Die Orte der 5S rDNA-Hybridisierungsstellen zeigen im Chromosomensatz von *H. gervaisii* subsp. *gervaisii* eine sehr komplizierte Verteilung. In den sechs Paaren II, IX, XIII, XXI, XXIII und XXVI liegen sie jeweils proximal zum ausge dehnten DAPI-Band in den langen Armen und in den Paaren XVI und XVII jeweils interkalar in den langen Armen. In den Chromosomen 1, 2, 3, 23, 26 und 30 kommen gleichzeitig zwei bis mehrere 5S rDNA-Hybridisierungsstellen vor. Ähnlich wie bei *H. bromoides* hybridisierte die 5S rDNA im Satellitenchromosomenpaar XIII proximal zum Satelliten. Infolge der zahlreichen Hybridisierungsstellen der 5S rDNA ist der 5S-Index mit $5S_i = 2,3\%$ sehr hoch.

Für die Satelliten-DNA COM2 wurden insgesamt 78 Stellen, davon neun Doppelbänder nachgewiesen. In vier Satelliten-

chromosomen (23, 26, 27, 36) liegen die COM2-Bänder proximal zur NOR. Von den insgesamt 112 Chromosomenenden enthalten 58% diese Satelliten-DNA. An Stellen mit ausge dehntem DAPI-positiven Heterochromatin liegen die COM2-Bänder entweder proximal zum DAPI-Band oder im Bereich der DAPI-Bänder. Sind die DAPI-Bänder weniger ausge dehnt bzw. vollständig fehlend, befindet sich die Satelliten-DNA COM2 unmittelbar an den Chromosomenenden. Der COM2-Index liegt mit $COM2_i = 2,5\%$ im mittleren Bereich für die polyploiden Arten dieser Untergattung.

Helictotrichon gervaisii subsp. *gervaisii* besitzt zumeist breite, subtelerische Giemsa-C-Bänder in den langen Armen von 37 Chromosomen. Die Anzahl und die Lage dieser Giemsa-C-Bänder stimmt weitgehend mit denen der Fluoreszenzbänder von Chromomycin und DAPI überein (Tafel 5: B3, B4).

3.1.4.1.4 *H. gervaisii* subsp. *arundanum*

Verbreitung: Die subsp. *arundanum* kommt in Südspanien und Nordmarokko vor und zeigt damit eine größere Verbreitung als die subsp. *gervaisii*.

Ökologie: Die meso-xeromorphe subsp. *arundanum* kommt vor allem in der montanen Stufe zwischen 500 und 1850 m auf feinerdreichem und humosem Untergrund vor.

Chromosomenzahlen: Für die südliche Iberische Halbinsel werden hexaploide (Prov. Cádiz) sowie tetraploide Populationen (Prov. Málaga) angegeben (ROMERO ZARCO 1984a, RÖSER 1989).

Karyologie: Von der subsp. *arundanum* wurden sowohl eine tetraploide als auch eine hexaploide Herkunft untersucht.

Bei der tetraploiden Rasse aus der Serranía de Ronda in Südspanien (W 71) wurden 18 metazentrische und 10 submetazentrische Chromosomen ermittelt. Vier metazentrische Chromosomen besitzen einen chromosomalen Satelliten (14m 10sm SAT: 4m – Tabelle 3; Abb. 24).

Die Mittlere Chromosomenlänge beträgt $L_m = 6,9 \mu\text{m}$. Aufgrund des kleinen Chromosoms 28 ist der Größengradient-Index relativ gering ($G_i = 62,5\%$). Weniger als ein Drittel der Chromosomen sind eindeutig submetazentrisch, so dass der Satz symmetrischer als bei der oktaploiden subsp. *gervaisii* ist ($S_i = 71,1\%$). Der Satelliten-Index beträgt $SAT_i = 4,6$. Die Chromomycin- und 45S rDNA-Bänder sind deckungsgleich [$Hi(C) = 45S_i = 1,4\%$].

Die insgesamt nur elf DAPI-Bänder bedingen einen niedrigen Wert für den DAPI-Index von $Hi(D) = 2,6\%$. Die 5S rDNA-enthaltenden Chromosomen 2, 9 und 16 besitzen jeweils ein DAPI-Band. Die dazu vermutlich homologen/homöologen Chromosomen 6, 11 und 12 weisen hingegen kein DAPI-positives Heterochromatin auf. Auch das Satellitenchromosom 10 besitzt kein DAPI-Band im langen Arm wie das vermutlich entsprechende Satellitenchromosom 4. Auch

ERGEBNISSE

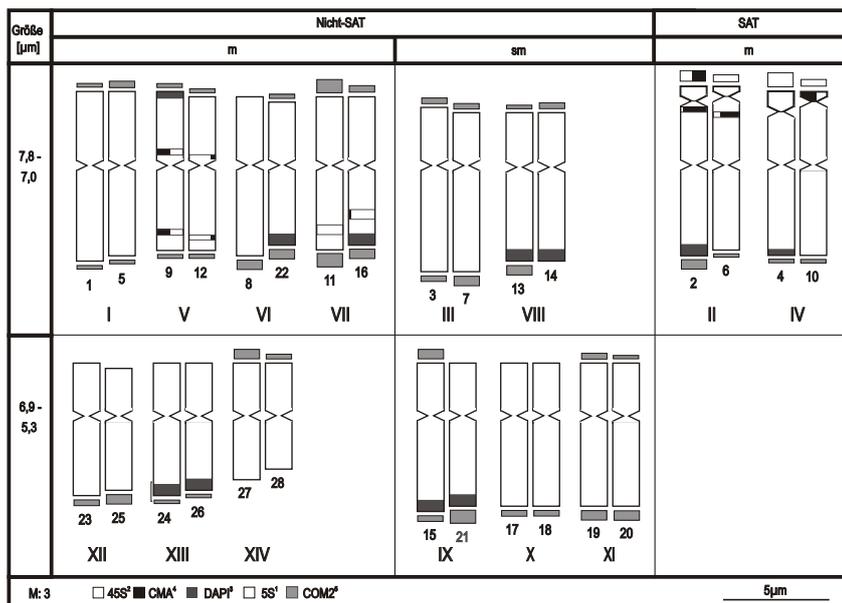


Abb. 24. Idiogramm für *H. gervaisii* subsp. *arundanum* (W 71). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.1.4.

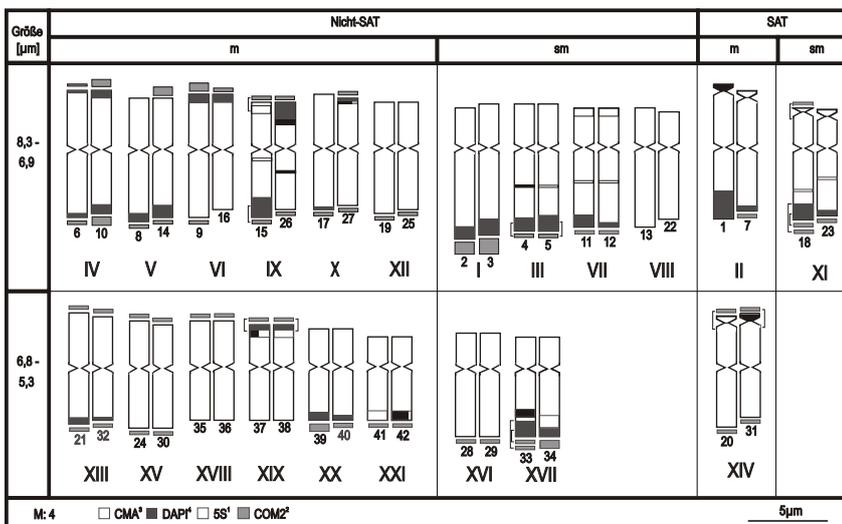


Abb. 25. Idiogramm für *H. gervaisii* subsp. *arundanum* (Rö 10270). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.1.4.

für das Chromosomenpaar VI scheint eine Polymorphie bezüglich des DAPI-Bandes vorzuliegen, denn für das DAPI-Band-enthaltende Chromosom 22 konnte kein eindeutig homologes Chromosom festgestellt werden (siehe Kap. 4.2.6).

Insgesamt acht 5S rDNA-Bänder kennzeichnen den Satz. Davon liegen zwei (Chromosomen 2 und 6) ähnlich wie bei *H. bromoides* proximal zur NOR. In den Chromosomen 9 und 12 befinden sich 5S rDNA-Bänder in jeweils beiden Armen, in den Chromosomen 11 und 16 interkalar in jeweils einem Arm. Der 5S-Index liegt mit $5Si = 1,3\%$ im mittleren Bereich für diese Untergattung.

Die Hybridisierungsstellen der Satelliten-DNA COM2 befinden sich in insgesamt 41 Positionen im sublomerischen Bereich. Diese entsprechen 73% der möglichen 56 sublomerischen Regionen bei $2n = 28$. Aufgrund der stärkeren Ausdehnung der Satelliten-DNA COM2-Bänder liegt der COM2-Index mit $COM2i = 6,3\%$ sehr hoch.

Für die hexaploide Rasse aus der Sa. de Grazalema (Rö 10270) wurden 28 metazentrische und 14 submetazentrische Chromosomen vermessen. Die Anzahl von sechs Satellitenchromosomen einer hexaploiden Chromosomenrasse aus der Sa. Margarita (RÖSER 1989) konnte hier bestätigt werden. Zwei der sechs Satellitenchromosomen sind submetazentrisch (24m 12sm SAT: 4m 2sm – Tabelle 3; Abb. 25; Tafel 5: C).

Die Mittlere Chromosomenlänge von $Lm = 7,0 \mu m$ ($L = 292,0 \mu m$) ist – ähnlich wie bei der subsp. *gervaisii* sowie bei der tetraploiden Rasse der subsp. *arundanum* – im Vergleich zu anderen polyploiden Arten relativ hoch. Die Größenunterschiede sind mit $l = 8,5-5,3 \mu m$ ($Gi = 61,8\%$) der tetraploiden Rasse vergleichbar, jedoch viel geringer als bei der subsp. *gervaisii*. Aufgrund der hohen Zahl an submetazentrischen Chromosomen erweist sich der Chromosomensatz der subsp. *arundanum* – wie der der subsp. *gervaisii* – als innerhalb der Arten der gesamten Gattung relativ asym-

metrisch. Während jedoch in der subsp. *gervaisii* die Hälfte der Chromosomen submetazentrisch sind, sind es hier wie bei der tetraploiden Rasse von subsp. *arundanum* nur ein Drittel der Chromosomen. Daraus resultiert auch hier ein – gegenüber der subsp. *gervaisii* – höherer Symmetrie-Index von $S_i = 71,3\%$. Die Ausdehnung der chromosomalen Satelliten ist wie bei der subsp. *gervaisii* relativ gering ($SAT_i = 6,4$; $Hi(C) = 0,9\%$).

In den Chromosomen dieses Satzes kommen wie in der subsp. *gervaisii* sehr ausgedehnte subtelomerische DAPI-Bänder vor. Von den insgesamt 30 Bändern liegen acht in den kurzen und 20 in den langen Armen. Die Chromosomen des Paares XIII haben jeweils gleiche Armlängen. Sie besitzen ebenfalls jeweils ein DAPI-Band. Nur beim Chromosomenpaar IV kommen DAPI-Bänder in beiden Armen vor. Der Anteil an DAPI-positivem Heterochromatin in Beziehung zur Gesamtsatellitenlänge ist geringer als bei der subsp. *gervaisii*, jedoch höher als bei der tetraploiden Chromosomenrasse der subsp. *arundanum*. Wie der DAPI-Index von $Hi(D) = 6,0\%$ verdeutlicht, liegt er im Vergleich mit anderen diploiden und polyploiden Arten der Untergattung *Pratavenastrum* jedoch im oberen Bereich.

Aufgrund der großen Anzahl und z.T. der Lage der 5S rDNA-Bänder zeigen beide Herkünfte der subsp. *arundanum* untereinander und mit der subsp. *gervaisii* deutliche Übereinstimmungen. Die 5S rDNA liegt bei der hexaploiden Herkunft von subsp. *arundanum* an insgesamt 19 Positionen. Bei acht Chromosomen (4, 5, 11, 12, 15, 18, 23 und 26) liegen diese 5S rDNA-Bänder interkalar in den langen Armen. Bei elf Chromosomen kommt die 5S rDNA im subtelomerischen Bereich langer und kurzer Arme vor. Davon zeigen sechs Chromosomen (26, 27, 33, 34, 37 und 38) ± ausgedehnte DAPI-Bänder distal zum 5S rDNA-Band. In den Paaren VII und IX kommen gleichzeitig interkalare und subtelomerische 5S rDNA-Bänder vor. Die 5S rDNA-Loci proximal zur NOR (*H. bromoides*-ähnlich), die in den Chromosomen 2 und 6 des tetraploiden Chromosomensatzes sowie in den Chromosomen 23 und 26 der subsp. *gervaisii* vorkommen, treten in diesem hexaploiden Chromosomensatz nicht auf. Der 5S-Index liegt mit $5S_i = 1,9\%$ im oberen Bereich für die Vertreter dieser Untergattung.

Hybridisierungsstellen der Satelliten-DNA COM2 befinden sich in insgesamt 55 Positionen. Ähnlich der subsp. *gervaisii* enthalten hier 59% der Chromosomenenden (50 von 84) die Satelliten-DNA COM2. Sie liegt in zwei Chromosomen (18 und 33) wiederum in Form von Doppelbändern vor. In den Satellitenchromosomen 18, 20 und 31 kommt sie proximal zur sekundären Einschnürung vor. Fast die Hälfte der COM2-Bänder besitzen keine (24 Positionen) oder nur schmale DAPI-Bänder (vier Positionen), während die andere Hälfte ausgedehnte DAPI-Bänder aufweist (24 Positionen). Aufgrund der stärkeren Ausdehnung der COM2-Bänder liegt der COM2-Index mit $COM2_i = 5,6\%$ jedoch sehr hoch.

3.1.4.1.5 *H. pruinatum*

Verbreitung: *Helictotrichon pruinatum* ist die südlichstverbreitete Art der gesamten *H. bromoides*-Gruppe. Die Art besitzt offensichtlich nur in den Küstengebirgen des westlichen Algerien ein nahezu geschlossenes Verbreitungsgebiet. Weitere einzelne Vorkommen sind im Tell-Atlas sowie dem Mittleren und Hohen Atlas zu finden. In den Hochlagen des Sahara-Atlas beiderseits der marokkanisch-algerischen Grenze liegen die südlichsten Fundpunkte.

Ökologie: Die Art wächst von Meeresniveau bis zu 2500 m in südlichen Gebirgen.

Chromosomenzahlen: Chromosomenzahlen von $2n = 15x = 105$ und $18x = 122-124$ wurden durch RÖSER (1998) für den zentralen Mittleren Atlas angegeben.

Karyologie: In einer Population von *H. pruinatum* vom zentralen Mittleren Atlas (Rö 10318) wurden Chromosomenzahlen von $2n = 105$, 112 und 122-124 gefunden, jeweils einem 15x-, 16x- bzw. vermutlich 18x-Polyploidniveau entsprechend. In dem karyologisch genauer untersuchten Satz mit $2n = 105$ Chromosomen wurden 28 submetazentrische Chromosomen nachgewiesen. Durch Hybridisierung mit der 45S rDNA und durch Chromomycin-Färbung konnten zehn Chromosomen mit NORs nachgewiesen werden. Daraus ergibt sich die Karyotypformel von $67m\ 28sm\ SAT: 10m$ (Tabelle 3; Abb. 26; Tafel 6: B).

Die Chromosomen sind mit $L_m = 4,0\ \mu m$ ($L = 416,9\ \mu m$) sehr klein. Wie für polyploide Arten typisch, sind die Längenunterschiede von $l = 5,3-2,8\ \mu m$ relativ ausgeprägt, woraus sich ein kleiner Größengradient-Index von $G_i = 52,4\%$ ergibt. Aufgrund der hohen Zahl von 28 submetazentrischen Chromosomen, was fast ein Drittel aller Chromosomen ausmacht, ist der Chromosomensatz mit einem $S_i = 70,6\%$ gegenüber anderen polyploiden Arten dieser Untergattung etwas asymmetrischer.

Da die chromosomalen Satelliten gering ausgedehnt sind – vergleichbar den Unterarten von *H. gervaisii* – ergeben sich ein hoher Satelliten-Index und niedrige Werte für den 45S- und den CMA-Index [$SAT_i = 6,3$; $45S_i = Hi(C) = 0,7\%$].

Die insgesamt 66 ausgedehnten DAPI-Bänder bedingen den sehr hohen DAPI-Index von $Hi(D) = 10,2\%$. Elf der Bänder befinden sich in den kurzen, 53 in den langen Armen. Die Chromosomen 60 und 63 haben jeweils gleich lange Arme. Sie besitzen in einem Arm ein DAPI-Band. Das Chromosomenpaar III weist in beiden Armen DAPI-Bänder auf. Insgesamt 41 der 105 Chromosomen haben keine DAPI-Bänder.

Die 5S rDNA befindet sich in insgesamt 26 Positionen. Während sie in den Satellitenchromosomen sowie den Chromosomen 28, 29, 79, 93 und 94 interkalar vorkommt, wurde sie ansonsten in der Nähe des Zentromers nachgewiesen bzw. beim Chromosom 60 im subtelomerischen Bereich.

ERGEBNISSE

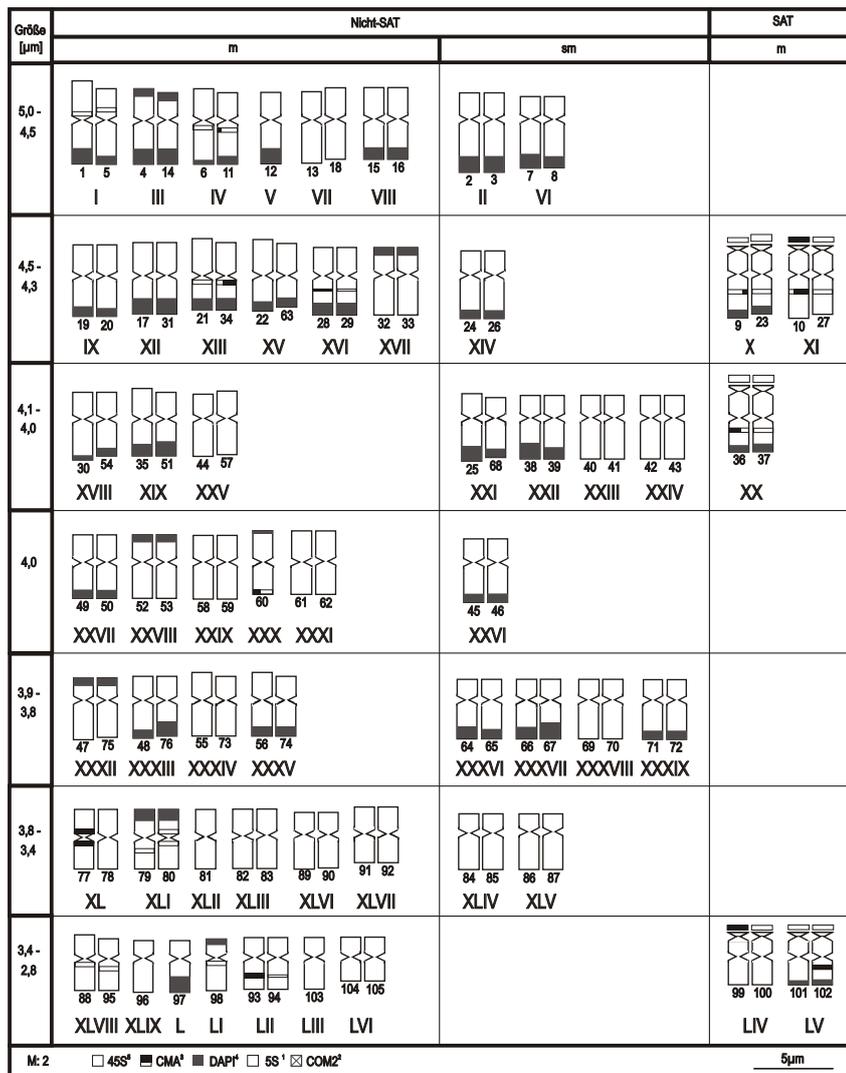


Abb. 26. Idiogramm für *H. pruinosum* (Rö 10318). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.1.5.

In den Chromosomen 77 und 80 kommt sie beiderseits des Zentromers vor. Mit Ausnahme dieser zwei Chromosomen sowie der Chromosomen des Paares I und dem gleicharmigen Chromosom 60 liegt die 5S rDNA ausschließlich in den langen Armen. Der 5S-Index von $5Si = 1,5\%$ liegt im mittleren Bereich für diese Untergattung. Hybridisierungsstellen der Satelliten-DNA COM2 konnten in diesem Präparat nicht untersucht werden.

3.1.4.1.6 *H. agropyroides*

Verbreitung: *Helictotrichon agropyroides* zeigt eine ostmediterrane Verbreitung. Die Art kommt in Süd- und Südostgriechenland, überwiegend in der östlichen Hälfte des Peloponnes, auf den Agäischen Inseln und auf Kreta vor. Auf dem griechischen Festland ist sie allerdings selten. Außerdem kommt *H. agropyroides* in der südöstlichen Türkei (S-Anatolien, Amanos-Gebirge) vor (LANGE 1995a).

Ökologie: *Helictotrichon agropyroides* kommt von Meeresebene bis 1650 m (Taygetos Gebirge) vor, meist in Phrygana oder offener Macchie auf Kalk, Schiefer oder Serpentin, in vom Menschen weitgehend unbeeinflusster Vegetation (LANGE 1991b).

Chromosomenzahlen: Dekaploide Sippen wurden durch LANGE (1991b; Kreta, Euböa und Taygetos-Gebirge) und SAUER (1984; Kreta) festgestellt.

Karyologie: Von *H. agropyroides* wurden zwei Populationen aus Griechenland, eine vom Peloponnes (Rö 10698) und die andere aus dem Jüchtasgebirge auf Kreta (W 20) untersucht. Die Lage der NORs wurde durch die Hybridisierung mit der 45S rDNA nachgewiesen und durch die Chromomycin-Färbung bestätigt. In beiden Populationen wurden damit jeweils zehn Satellitenchromosomen dargestellt.

Der dekaploide Chromosomensatz der peloponnesischen Population (Rö 10698) enthält unter den $2n = 70$ insgesamt zwölf

ERGEBNISSE

Der Symmetrie-Index liegt mit $S_i = 75,7\%$ im mittleren Bereich.

Aufgrund der Ausdehnung und Lage der chromosomalen Satelliten in den kurzen Armen (mit Ausnahme des Paares I) sind der Satelliten-Index vergleichsweise niedrig ($SAT_i = 3,2$) und der 45S-Index relativ hoch ($45S_i = 1,9\%$). Chromomycin-positives Heterochromatin kommt sowohl in den NORs als auch in fünf weiteren Nicht-Satellitenchromosomen vor. In Chromosomen 8, 9, 57, 61 und 66 liegen die Chromomycin-Bänder an den Enden der kurzen Arme. Der CMA-Index liegt daher auch im oberen Bereich [$Hi(C) = 2,1\%$].

Insgesamt 50 DAPI-Bänder bedingen einen vergleichsweise hohen DAPI-Index von $Hi(D) = 6,2\%$. Davon liegen 30 jeweils in den langen und 14 in den kurzen Chromosomenarmen. Die sechs Chromosomen der Paare XXII, XXIII und XXIV zeigen gleiche Armlängen ($r = 1$) und besitzen ebenfalls DAPI-Bänder in einem ihrer Arme. Eine größere Ausdehnung von $\geq 0,8 \mu\text{m}$ Länge zeigen die DAPI-Bänder nur in 15 Positionen.

Bezüglich der Verteilung der 5S rDNA-Bänder zeigt *H. agropyroides* eine innerhalb der Gattung *Helictotrichon* einzigartige Verteilung. So besitzen die Satellitenchromosomen 3, 5, 14, 15 und 67 jeweils zwei 5S rDNA-Bänder, wovon eines jeweils proximal zur NOR, das andere im Chromosomenarm ohne Satellit in der Nähe des Zentromers liegt. Ähnlichkeiten dazu findet man jedoch bei *H. gervaisii* subsp. *gervaisii* (Paar XIII, Abb. 23). Weitere 5S rDNA-Loci kommen in den Chromosomen 6, 7, 11, 20, 21, 32, 34, 41, 51 und 68 vor. Der 5S-Index ist mit $5S_i = 2,1\%$ vergleichsweise hoch.

Stellen der Satelliten-DNA COM2 befinden sich an insgesamt 90 Chromosomenenden. Insgesamt 24 Chromosomen besitzen Satelliten-DNA COM2 in beiden, 21 nur in den langen und 16 nur in den kurzen Armen. Die in einem Arm Satelliten-DNA COM2-enthaltenden Chromosomen 41, 45, 46, 47 und 48 haben jeweils gleichlange Arme ($r = 1$). Der COM2-Index ist mit $COM2_i = 9,1\%$ ausgesprochen hoch.

In der kretischen Population (W 20) wurden Chromosomenzahlen von $2n = 63$ und 65 ermittelt, einem $10x$ - oder $9x$ -Ploidniveau entsprechend. Der Chromosomensatz mit $2n = 65$ wurde karyologisch detaillierter untersucht. Er enthält nur drei submetazentrische Chromosomen, so dass sich für den Chromosomensatz eine Formel von $52m \ 3sm \ SAT$: 10m ergibt (Tabelle 3; Abb. 28).

Aus den Gesamtlänge des Satzes von $L = 264,5 \mu\text{m}$ ergibt sich auch für diese kretische Herkunft eine niedrige Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 4,1 \mu\text{m}$. Aufgrund zweier kurzer Chromosomen (64, 65) ist die Varianz zwischen längstem und kürzestem Chromosom gegenüber der peloponnesischen Population mit $l = 5,8\text{--}2,8 \mu\text{m}$ jedoch ausgeprägter. Daraus folgt ein geringerer Größengradient-Index ($G_i = 47,8\%$). Obwohl der Chromosomensatz der kretischen Population nur drei submetazentrische Chromosomen enthält, entspricht der Symmetrie-Index von $S_i = 78,4\%$ dem der peloponnesischen Herkunft.

Ebenso liegen die chromosomalen Satelliten in den kurzen Armen und sind relativ lang. Daher ergibt sich ein niedriger

Satelliten-Index ($SAT_i = 3,5$) und ein relativ hoher 45S-Index ($45S_i = 1,7\%$), vergleichbar der Population vom Peloponnes. Chromomycin-positives Heterochromatin kommt in beiden Herkünften sowohl in den NORs als auch in jeweils fünf Nicht-Satellitenchromosomen vor. Im Chromosom 3 der kretischen Population liegt es zentromernah im langen Chromosomenarm. Bei den Chromosomen 13, 24, 57 und 59 liegen die Chromomycin-Bänder im subtelomerischen Bereich der kurzen Chromosomenarme. Der CMA-Index liegt daher, verglichen mit anderen Vertretern des subg. *Pratavenastrum*, im oberen Bereich und beläuft sich bei beiden Populationen auf $Hi(C) = 2,1\%$.

Die Chromosomensätze beider Populationen weisen bezüglich ihrer Symmetrie, der Anzahl und Größe der Satelliten, Lage der NORs sowie des Vorkommens und Ausdehnung der 5S rDNA und der Satelliten-DNA COM2 (s.u.) starke Ähnlichkeiten auf. Im Hinblick auf die Anzahl der DAPI-Bänder unterscheiden sich beide Populationen hingegen erheblich. Dabei stehen 50 DAPI-Bändern der peloponnesischen Population nur 16 DAPI-Bänder der kretischen Population gegenüber. Deshalb differiert auch der DAPI-Index mit $Hi(D) = 6,2\%$ gegenüber $2,6\%$ beträchtlich. Zwölf der 16 DAPI-Bänder befinden sich eindeutig in den langen und drei in den kurzen Armen. Das Chromosom 41 mit gleichlangen Armen ($r = 1$) besitzt in einem davon ebenfalls ein DAPI-Band.

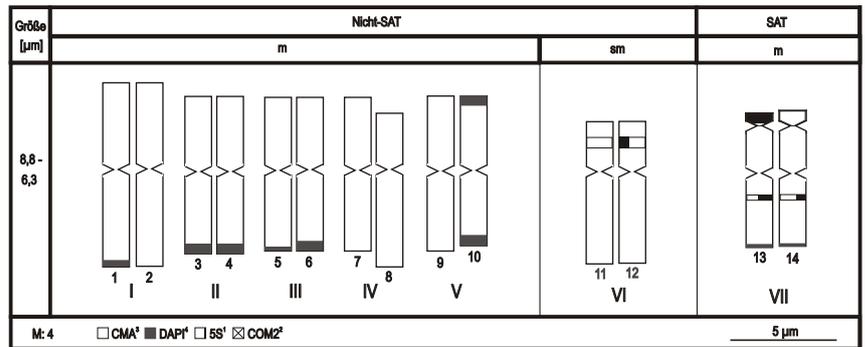
Die Stellen der 5S rDNA liegen wie in den fünf Satellitenchromosomen 3, 5, 14, 15 und 67 der peloponnesischen Population – offenbar typisch für diese Art – auch in der kretischen Population in den Satellitenchromosomen 6, 7, 8, 11, 12, 20, 21 und 32 zum einen interkalar in den langen Armen, desweiteren proximal zur NOR. Die Satellitenchromosomen 9 und 48 besitzen jeweils nur ein 5S rDNA-Loci (interkalar im langen Arm bzw. proximal zur NOR). Die Menge der 5S rDNA (hier $5S_i = 2,0\%$) ist in beiden Populationen wiederum annähernd gleich.

Bei der kretischen Population wurden insgesamt 68 Positionen der Satelliten-DNA COM2 nachgewiesen. Davon tragen 14 Chromosomen die Satelliten-DNA COM2 in beiden, 25 nur in den langen und 13 nur in den kurzen Armen. In den Chromosomen 42 und 58 mit jeweils gleichlangen Armen kommt in einem von ihnen ein Band mit Satelliten-DNA COM2 vor. Die COM2-Indizes beider Herkünfte sind mit $COM2_i = 9,1$ bzw. $9,3\%$ annähernd gleich.

3.1.4.2 *H. marginatum*-Gruppe

Die *H. marginatum*-Gruppe zeigt, ähnlich den Verhältnissen bei der *H. bromoides*-Gruppe, im westlichen Eurasien eine weite, disjunkte Verbreitung, diesmal allerdings im 'submediterranen' Bereich und basierend auf einer anderen edaphischen Spezialisierung. Die Arten der *H. marginatum*-Gruppe besiedeln basenarme und z.T. saure Substrate, so dass die Areale von *H. marginatum*- und *H. bromoides*-Gruppe komplementär erscheinen (vgl. RÖSER 1997). Das Mannigfaltigkeitszentrum der *H. marginatum*-Gruppe liegt wiederum im westlichen Teilareal, im östlichen Teilareal kommt nur *H. compressum* vor.

Abb. 29. Idiogramm für *H. marginatum* (Rö 9421). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.2.1.



3.1.4.2.1 *H. marginatum*

Verbreitung: *Helictotrichon marginatum* ist die am weitesten verbreitete Art der gesamten *H. marginatum*-Gruppe in den Westmediterraneis. Sie kommt in den atlantischen Gebieten Südfrankreichs, in den Pyrenäen östlich bis Andorra, jedoch am häufigsten im Nord- und Westteil der Iberischen Halbinsel vor. Ihre Verbreitung reicht bis Nordmarokko (Rif Atlas) und Madeira (RÖSER 1989).

Ökologie: *Helictotrichon marginatum* wächst von der planaren bis zur subalpinen Zone in acidophilen Pflanzengesellschaften auf Silikat, Peridotit oder Serpentin (SILVA 1968) sowie auf basenarmen Humusböden.

Chromosomenzahlen: Diploide Chromosomenzahlen: LITARDIÈRE (1950), FERNANDES & QUEIRÓS (1969; Portugal), GERVAIS (1966, 1973b; Frankreich, Spanien), SAUER & HEUBL (1984 (Frankreich), ROMERO ZARCO (1984a; Spanien, Portugal) und RÖSER (1989, 1996; Frankreich, Spanien, Portugal). Zu Angaben von GARDÉ & MALHEIROS-GARDÉ (1953) siehe Gervais (1973b) sowie SAUER & HEUBL (1984). Tetraploide Chromosomenzahlen beschränken sich auf Spanien und Portugal: ROMERO ZARCO (1984a; Nordspanien, Nord- und Südportugal), GERVAIS [1973b; Kantabrisches Gebirge, unter *Avenochloa albinervis* (BOISS.) HOLUB] und RÖSER (1989, 1996; Spanien, Portugal). In Nordportugal kommen auch hexaploide Populationen vor (RÖSER 1998).

Karyologie: In Karyotypuntersuchungen an *H. marginatum* verwiesen bereits SAUER & HEUBL (1984) auf die große Vielfalt der Karyotypen im Hinblick auf die Anzahl der Satellitenchromosomen und die Armlängenverhältnisse bei den Chromosomen. Im diploiden Chromosomensatz von *H. marginatum* aus der Sa. da Estrela in Portugal (Rö 9421) wurden unter den $2n = 14$ zwei Satellitenchromosomen und zwei submetazentrische Nicht-Satellitenchromosomen nachgewiesen (10m 2sm SAT: 2m – Tabelle 3; Abb. 29; Tafel 4: G).

Die Werte der Mittleren Chromosomenlänge von $L_m = 7,3$ µm ($L = 101,9$ µm) und der Varianz zwischen längstem und kürzestem Chromosom von $l = 8,8-6,3$ µm ($G_i = 71,4\%$) liegen – verglichen mit den anderen diploiden Arten dieser Untergattung – für diese Art im mittleren Bereich. Bezüglich der Symmetrie-

Indizes (hier $S_i = 85,2\%$) zeigen alle diploiden und tetraploiden Taxa der *H. marginatum*-Gruppe annähernd gleiche Werte.

Die moderate Ausdehnung der chromosomalen Satelliten und der Chromomycin-Bänder ergeben Werte des Satelliten-Index von $SAT_i = 4,1$ und des CMA-Index von $Hi(C) = 1,1\%$.

Aufgrund von nur neun ± ausgedehnten DAPI-Bändern ergibt sich ein vergleichsweise niedriger DAPI-Index von $Hi(D) = 3,3\%$. Das Chromosom 10 besitzt in beiden Armen DAPI-Bänder, während die Chromosomen 1, 5, 6, 13 und 14 nur in den langen Armen DAPI-Bänder aufweisen. Die Chromosomen 3 und 4 haben gleiche Armlängen ($r = 1$). Sie enthalten in jeweils einem Arm ein DAPI-Band.

Durch den Nachweis von insgesamt vier Stellen der 5S rDNA ergibt sich ein 5S-Index von $5S_i = 1,5\%$. Zwei dieser 5S rDNA-Bänder liegen interkalar in den langen Armen der Satellitenchromosomen 13 und 14, die zwei anderen in den kurzen Armen der Nicht-Satellitenchromosomen 11 und 12. Die Satellitenchromosomen besitzen DAPI-Bänder in den langen Armen. Die Chromosomen 11 und 12 weisen kein DAPI-positives Heterochromatin auf. Anzahl und Lage der 5S rDNA-Bänder im Chromosomensatz zeigt deutliche Übereinstimmungen zu *H. albinerve* und *H. leve*. Hybridisierungsstellen der Satelliten-DNA COM2 wurden in früheren Untersuchungen (o. Abb.) gefunden, konnten präparatebedingt hier jedoch nicht untersucht werden.

3.1.4.2.2 *H. compressum*

Verbreitung: *Helictotrichon compressum* ist zwischen dem östlichen Mitteleuropa, Südosteuropa und dem westlichen Kleinasien verbreitet; ein östlicher Vorposten liegt an der Krim (TZVELEV 1976, LANGE 1995a). Das europäische Teilareal entspricht den großen Tieflandsgebieten im Einzugsbereich der Flüsse Donau, Theiß und Maritza. Entlang der südlichen Donau-Nebenflüsse Save, Drina, Morava, Nisava (Jugoslawien) und Iskür (Bulgarien) dringt *H. compressum* weit in die serbischen und balkanischen Gebirgssysteme ein, wo es aber nur in unteren Lagen anzutreffen ist.

Ökologie: *Helictotrichon compressum* kommt in der planaren bis kollinen Höhenstufe vor, steigt jedoch in Anatolien

ERGEBNISSE

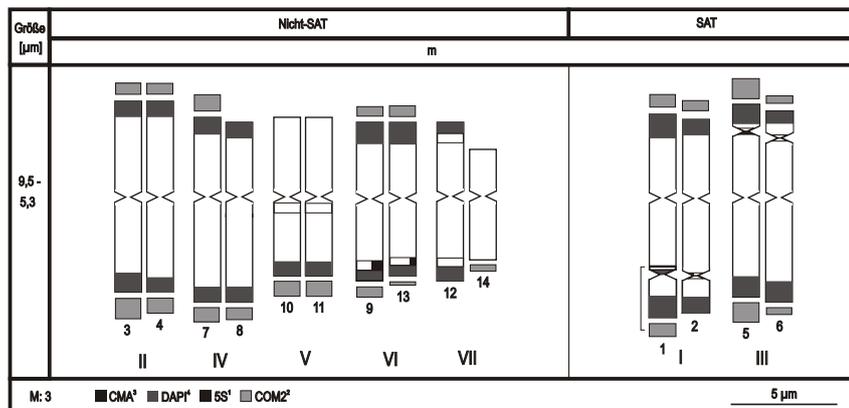


Abb. 30. Idiogramm für *H. compressum* (Rö 10707). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.2.2.

bis 1500 m auf (DOĞAN 1985). Die Art ist charakteristisch für die subkontinentalen Laubmischwald- und Steppenwaldbereiche und kann als pontisch-balkanisches Geoelement bezeichnet werden.

Chromosomenzahlen: Diploide Chromosomenzahlen wurden in früheren Untersuchungen an Pflanzen aus Ungarn (GERVAIS 1966, 1973a; SAUER & HEUBL 1984) und der Türkei festgestellt (DOĞAN 1983, GREBENSTEIN 1992, LANGE 1995a).

Karyologie: Der diploide Chromosomensatz von *H. compressum* aus Griechenland, Makedonien (Rö 10707) ist neben den zahlreichen stark ausgedehnten DAPI-Bändern durch das Vorkommen von vier auffallend großen chromosomalen Satelliten charakterisiert, was ebenfalls in Karyotypen türkischer Herkunft festgestellt wurde (GREBENSTEIN 1992). Zusätzliche kurze Satelliten (GREBENSTEIN 1992) konnten hier jedoch nicht nachgewiesen werden. Da alle Chromosomen metazentrisch sind, ergibt sich eine Karyotypformel von $10m \text{ SAT: } 4m$ (Tabelle 3; Abb. 30; Tafel 4: B).

Die Mittlere Chromosomenlänge liegt mit $L_m = 8,1 \mu\text{m}$ ($L = 113,8 \mu\text{m}$) relativ hoch. Aufgrund des kurzen Chromosoms 14 ($l = 5,3 \mu\text{m}$) ergibt sich ein für diploide Arten auffallend niedriger Größengradient-Index von $G_i = 55,3\%$. Im Gegensatz zu den asymmetrischen Karyotypen der genannten türkischen Herkunft zeigen die Chromosomen mit einem $S_i = 84,2\%$ in der hier untersuchten Population eine relativ ausgeprägte Symmetrie.

Die Größe der chromosomalen Satelliten ergibt den niedrigen Wert für den Satelliten-Index von $SAT_i = 2,0$. Da Chromomycin-positives Heterochromatin lediglich als schmale Bänder in unmittelbarer Nähe zur sekundären Einschnürung auftritt, liegt der CMA-Index hingegen mit $Hi(C) = 0,9\%$ im mittleren Bereich der Werte beim subg. *Pratavenastrum*. In den Satellitenchromosomen 2, 5 und 6 liegen die Chromomycin-Bänder im Bereich der sekundären Einschnürung, beim Satellitenchromosom 1 jedoch proximal der sekundären Einschnürung. Zwischen der Einschnürung und dem Chromomycin-Band befindet sich hier DAPI-positives Heterochromatin.

Aufgrund der 24 relativ breiten subtelomerischen DAPI-Bänder ergibt sich ein hoher DAPI-Index von $Hi(D) =$

17,5%. Vergleichbare Werte wurden bei keinem anderen hier untersuchten Taxon festgestellt. Die meisten Chromosomen haben sehr breite DAPI-Bänder in beiden Armen, mit Ausnahme der Chromosomen 10 und 11 (Bänder in nur einem Arm) und des Chromosoms 14, das kein DAPI-Band besitzt. Auch im distalen Teil der chromosomalen Satelliten liegt DAPI-positives Heterochromatin.

Durch die insgesamt sechs ebenfalls sehr ausgedehnten Bereiche der 5S rDNA ergibt sich ein vergleichsweise hoher 5S-Index von $5S_i = 2,3\%$. Zwei der 5S rDNA-Bänder liegen zentromernah in den Chromosomen 10 und 11, die übrigen telomernah und proximal zu einem DAPI-Band in den Chromosomen 9, 12 und 13. Das Chromosom 12 hat 5S rDNA-Bänder in beiden Armen.

Sehr ausgedehnte Bänder der Satelliten-DNA COM2 an 21 Positionen führen zum überdurchschnittlich hohen Wert des COM2-Index von $COM2_i = 11,3\%$. Sie sind mit Ausnahme des Chromosoms 14 DAPI-positiv.

3.1.4.2.3 *H. leve*

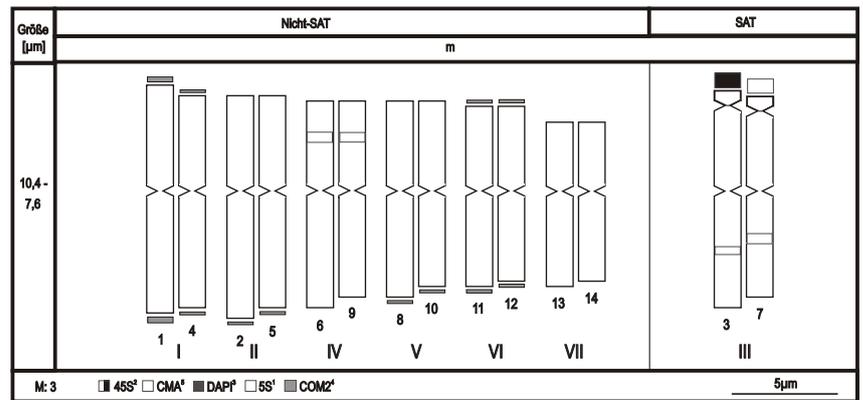
Verbreitung: *Helictotrichon leve* ist endemisch in der zentralen Glimmerschieferregion der Sa. Nevada (Prov. Granada und Almería).

Ökologie: Die Art wächst in \pm dornstrauchdurchsetzten Wiesen der alpinen Stufe und darüber in der Fels- und Geröllvegetation von 2200-3000 m (RÖSER 1989).

Chromosomenzahlen: Diploide Chromosomenzahlen mit $2n = 14$ werden durch GERVAIS (1973b; mit Korrekturen früherer Fehlbestimmungen), ROMERO ZARCO (1984a) und RÖSER (1989) angegeben.

Karyologie: Im diploiden Chromosomensatz ($2n = 14$) von *H. leve* aus der Sierra Nevada (W 48) lassen sich bei der untersuchten Population zwei Satellitenchromosomen nachweisen, die mit r-Werten von 1,3 bzw. 1,1 eindeutig metazentrisch sind. In einer früheren Untersuchung waren zwei submetazentrische Satellitenchromosomen angegeben wor-

Abb. 31. Idiogramm für *H. leve* (W 48). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.2.3.



den (Röser 1989). Es ergibt sich hier eine Karyotypformel von $12m \text{ SAT}: 2m$ (Tabelle 3; Abb. 31).

Die Mittlere Chromosomenlänge beträgt $L_m = 7,3 \mu\text{m}$. Sowohl der Größengradient- ($G_i = 73,9\%$) als auch der Symmetrie- ($S_i = 84,5\%$), der Satelliten- ($SAT_i = 5,2$), der 45S- und CMA-Index ($45S_i = Hi(C) = 1,1\%$) zeigen, verglichen mit anderen diploiden Arten der Untergattung *Pratavenastrum*, moderate Werte.

Von den insgesamt vier 5S rDNA-Bändern befinden sich zwei, ähnlich wie bei *H. marginatum*, in den Satellitenchromosomen jeweils im Chromosomenarm ohne Satellit, zwei weitere in den kurzen Armen von Nicht-Satellitenchromosomen. Letztere sind bei *H. marginatum* (Chromosomen 11 und 12) submetazentrisch, hier bei *H. leve* (Chromosomen 6 und 9) jedoch eindeutig metazentrisch. Der 5S-Index liegt mit $5S_i = 0,8\%$ vergleichsweise niedrig.

Die zum Teil sehr schmalen Hybridisierungsstellen der Satelliten-DNA COM2 in insgesamt zwölf Positionen von acht Chromosomen bedingen den niedrigen Wert für den COM2-Index von $COM2_i = 1,3\%$. DAPI-positives Heterochromatin wurde nicht nachgewiesen.

3.1.4.2.4 *H. albinerve*

Verbreitung: *Helictotrichon albinerve* kommt in Portugal, Spanien und Marokko vor. Während die Art in Nord- und Südportugal selten ist, besitzt sie im zentralen Portugal \pm geschlossene Verbreitung. In Süds Spanien wächst die Pflanze in den Tieflagen der Einzugsgebiete von Guadalquivir und Guadalhorce. Isolierte Vorkommen befinden sich in der Mitte und im Südwesten Spaniens (Sa. de Guadelupe, Montes de Toledo, Sa. del Pedroso, Sa. Morena). In Marokko ist sie meistens in den Gebirgsregionen zu finden, wobei die südlichste Population vom Mittleren Atlas (Mt. Tazzeke) bekannt sind (vgl. MAIRE & WEILLER 1953).

Ökologie: *Helictotrichon albinerve* ist acidophil und kommt von der planaren bis zur montanen Stufe vor. Die Art wächst auf der Iberischen Halbinsel von Meeresniveau bis ca. 1100 m, im Rif- und Mittleren Atlas bis ca. 1800 m, auf kristallinem Silikatuntergrund, aber auch auf Mergeln, Peridotit oder Serpentin.

Chromosomenzahlen: Während Tetraploide weit verbreitet sind: LITARDIÈRE (1950), QUEIRÓS (1973), GERVAIS (1973b; Portugal), ROMERO ZARCO (1984a; Spanien) und RÖSER (1989, 1996; Süds Spanien, Marokko), sind diploide Chromosomenzahlen bisher nur vom locus classicus (Sa. Bermeja, Prov. Málaga) und der Gegend von Algeciras (Prov. Cádiz) bekannt (ROMERO ZARCO 1984a; RÖSER 1989, 1996). Tetraploide Pflanzen aus dem Kantabrischen Gebirge (GERVAIS 1973b) beziehen sich nicht auf *H. albinerve*, sondern auf *H. marginatum*. Hexaploide wurden bislang nur in Nordmarokko (Rif) gefunden (RÖSER 1998).

Karyologie: Von *H. albinerve* wurden eine diploide und eine tetraploide Herkunft untersucht. Im diploiden Satz von *H. albinerve* vom locus classicus aus der Sierra Bermeja in Süds Spanien (Rö 3459) wurden 14 metazentrische Chromosomen, davon zwei Satellitenchromosomen und ein B-Chromosom nachgewiesen: $12m \text{ SAT}: 2m + 1B$ (Tabelle 3; Abb. 32; Tafel 4: F). Die Satelliten-A-Chromosomen besitzen jeweils aktive NORs (Tafel 4: F5). Die Anzahl von vier Satellitenchromosomen (RÖSER 1989) kann demnach nicht bestätigt werden. Der Chromosomensatz zeigt deutliche Übereinstimmungen mit dem von *H. leve*.

Beide Sätze differieren lediglich im Hinblick auf die Chromosomengrößen. Mit einem Größengradient-Index von $G_i = 81,5\%$ (ohne B-Chromosom) sind die Längenunterschiede zwischen den Chromosomen bei *H. albinerve* deutlich geringer als bei *H. leve*. Unter Berücksichtigung des kurzen B-Chromosoms ($G_i = 44,4\%$) ist die Varianz dementsprechend höher. Bezüglich der Mittleren Chromosomenlänge, hier von $L_m = 6,1 \mu\text{m}$ sowie der Symmetrieverhältnisse der Chromosomen mit $S_i = 84,8$ (ohne B-Chromosom) bzw. $84,1\%$ (mit B-Chromosomen) stimmen beide Sätze weitgehend überein.

Die Satelliten haben eine mäßige Ausdehnung, was durch die Satelliten-Indizes von $SAT_i = 5,3$ (ohne B-Chromosom) und $4,2$ (mit B-Chromosom) verdeutlicht wird. Die CMA-Indizes betragen $Hi(C) = 1,2$ bzw. $1,7\%$ und die 45S-Indizes $45S_i = 1,2$ bzw. $2,0\%$. Letzterer hoher Wert des 45S-Index kommt dadurch zustande, dass im zentromernahen Bereich des Chromosomenarms ohne Satellit im B-Chromosom 15 ein weiteres 45S rDNA-Band liegt.

ERGEBNISSE

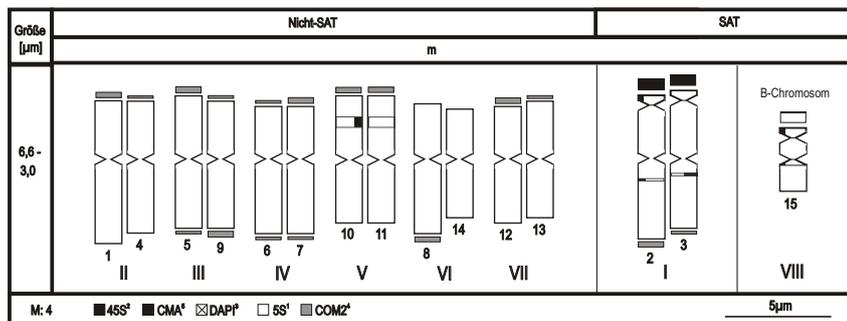


Abb. 32. Idiogramm für *H. albinerve* (Rö 3459). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.2.4.

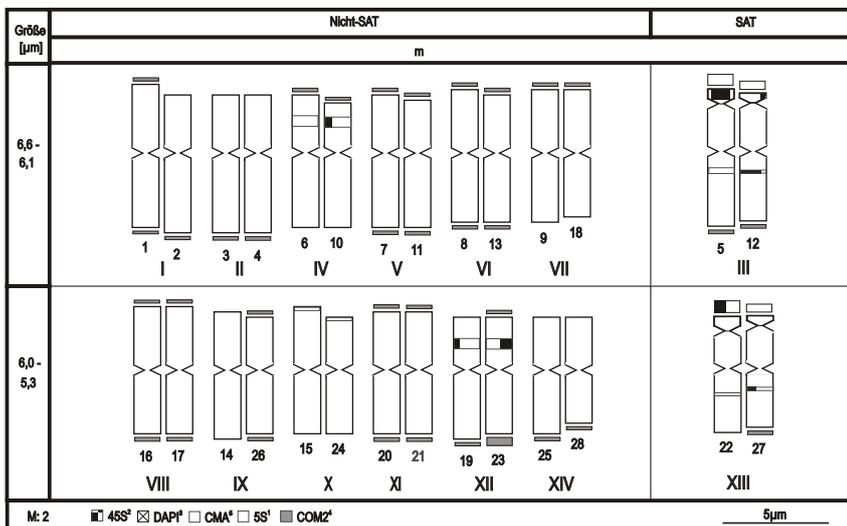


Abb. 33. Idiogramm für *H. albinerve* (W 72). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.2.4.

Die Chromosomen von *H. albinerve* fallen wie jene von *H. leve* und *H. bromoides* (*H. bromoides*-Gruppe) durch das Fehlen von DAPI-positivem Heterochromatin auf. Ein deutlicher Unterschied zwischen *H. albinerve*/*H. leve* und *H. bromoides* liegt jedoch in der Verteilung der 5S rDNA-Bänder. Bei *H. albinerve* befinden sie sich interkalar, ähnlich wie bei *H. leve*, an vier Positionen. Davon liegen zwei in den Armen ohne Satellit der Chromosomen 2 und 3. Die beiden anderen befinden sich in den Chromosomen 10 und 11. Ein ähnliches Muster zeigt auch *H. marginatum*. Die 5S-Indizes betragen $5Si = 1,5$ bzw. $1,4\%$ (ohne B-, mit B-Chromosom).

Die Satelliten-DNA COM2 ließ sich an 17 Stellen im subtelomerischen Bereich der Chromosomen nachweisen. In den Nicht-Satellitenpaaren III und IV liegt die Satelliten-DNA COM2 in beiden Armen, in den anderen jeweils nur in einem Arm. Neben einer höheren Anzahl an COM2-Bändern zeigt *H. albinerve* auch eine stärkere Ausdehnung dieser Bänder an den Chromosomenenden verglichen mit *H. leve*, was sich in einem höheren COM2-Index ($COM2i = 3,7\%$) widerspiegelt. Dennoch ist auch diesbezüglich die Ähnlichkeit beider Karyotypen nicht zu übersehen.

Im tetraploiden Satz von *H. albinerve* aus der Serranía de Ronda (W 72) wurden entsprechend früherer Untersuchungen vier Satellitenchromosomen ermittelt (vgl. Röser 1989), die jedoch metazentrisch sind: 24m SAT: 4m (Tabelle 3; Abb. 33). Die Zahl von vier Satellitenchromosomen, die An-

zahl und Lage von 5S rDNA- und COM2-Bändern sowie das Fehlen von DAPI-positivem Heterochromatin offenbaren, dass dieser tetraploide Satz durch Verdoppelung des diploiden Satzes entstanden ist (siehe Kap. 4.5.1).

Sowohl die Mittlere Chromosomenlänge ($Lm = 6,0 \mu m$), als auch die Symmetrieverhältnisse der Chromosomen beider Sätze stimmen deutlich überein ($Si = 85,3\%$). Differenzen bestehen bezüglich der Varianzen zwischen längstem und kürzestem Chromosom. Mit einem Größengradient-Index von $Gi = 74,1\%$ sind die Längenunterschiede der Chromosomen bei der tetraploiden größer als bei diploiden Rasse (unter Vernachlässigung des B-Chromosoms). Die Chromosomen der tetraploiden Rasse zeigen damit stärkere Ähnlichkeiten zu *H. leve*.

Die Satelliten, die sich durch eine deutliche sekundäre Einschnürung vom jeweiligen Arm abgrenzen, besitzen eine moderate Ausdehnung ($SATi = 3,5$). Der CMA-Index beträgt $Hi(C) = 1,5\%$. Da außerhalb der NORs zwei weitere Chromosomen (15 und 24) im subtelomerischen Bereich Bänder der 45S rDNA aufweisen, ist der 45S-Index gegenüber dem CMA-Index etwas erhöht ($45Si = 1,6\%$). Diese Hybridisierungsstellen sind vermutlich keine NORs, da sie weder durch eine sekundäre Einschnürung noch durch Chromomycin-positives Heterochromatin gekennzeichnet sind (siehe Kap. 4.2.2).

Entsprechend der diploiden Rasse sowie den Sätzen von *H. leve* und *H. marginatum* liegen 5S rDNA-Bänder in den

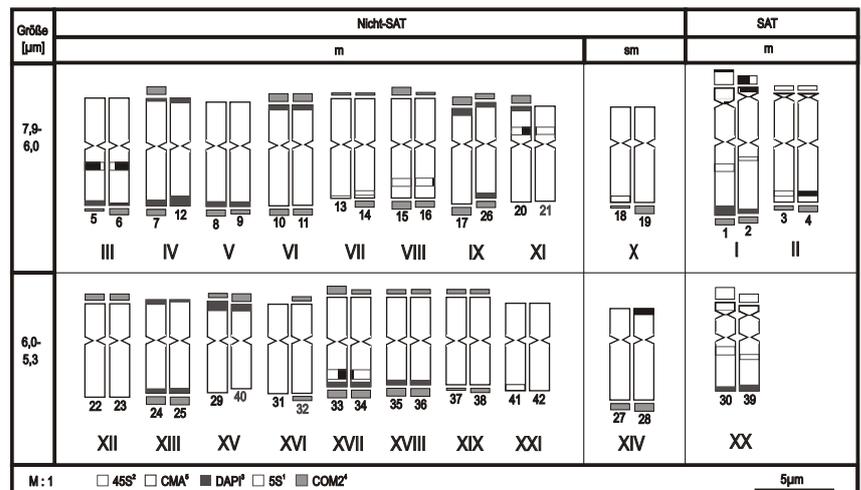


Abb. 34. Idiogramm für *H. cintranum* (Rö 9525). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.2.5.

vier Satellitenchromosomen im Chromosomenarm ohne Satellit sowie in den kurzen Armen von vier Nicht-Satellitenchromosomen (5Si = 1,6%).

Die Satelliten-DNA COM2 ließ sich an 35 Positionen im subtelomerischen Bereich der Chromosomen nachweisen. Der COM2-Index beträgt $COM2i = 2,8\%$. Bezüglich der Anzahl und der Lage der COM2-Bänder bestehen Ähnlichkeiten zum Karyotyp der diploiden Rasse sowie zu *H. leve*.

3.1.4.2.5 *H. cintranum*

Verbreitung: *Helictotrichon cintranum* hat ein fast geschlossenes Verbreitungsgebiet in den Gebirgen Südwestportugals zwischen der Sa. da Sintra und der Algarve. Einzelvorkommen liegen im nördlichen und östlichen Portugal und den angrenzenden Gebieten Westspaniens (RÖSER 1992).

Ökologie: *Helictotrichon cintranum* ist zwischen Meeresniveau und ca. 950 m zu finden. Die Art wächst auf vulkanischem Untergrund und basenarmen Gesteinen, häufig zusammen mit den acidophilen Arten *Erica scoparia*, *Cistus crispus*, *Simethis planifolia* und *H. albinerve*. Sie kommt in Pflanzengesellschaften vor, die jenen von *H. albinerve* ähnlich sind, jedoch noch thermophiler und in manchen Fällen stärker degradiert erscheinen (vgl. RÖSER 1996).

Chromosomenzahlen: Tetraploide und hexaploide Chromosomenrassen mit $2n = 28$ bzw. 42 sind geographisch annähernd gleich verbreitet (RÖSER 1996).

Karyologie: Im hexaploiden Chromosomensatz von *H. cintranum* aus der Serra da Sintra in Portugal (Rö 9525) wurden unter $2n = 42$ Chromosomen vier submetazentrische Chromosomen gefunden. Die 45S rDNA hybridisierte im subtelomerischen Bereich der kurzen Arme von sechs Chromosomen, die zugleich Chromomycin-positives Heterochromatin enthal-

ten, so dass sie als NORs anzusehen sind. Es resultiert eine Karyotypformel von $32m\ 4sm\ SAT: 6m$ (Tabelle 3; Abb. 34).

Aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 254,5\ \mu m$ ergibt sich eine durchschnittliche Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 6,1\ \mu m$. Im Vergleich zu den diploiden Arten dieser Gruppe ist die Varianz der Chromosomenlängen von $l = 8,0-5,3\ \mu m$ ($Gi = 65,6\%$) verhältnismäßig groß und der Chromosomensatz aufgrund von zwei deutlich submetazentrischen Chromosomen etwas asymmetrischer (hoher $Si = 77,7\%$).

Chromosomale Satelliten – zufolge der 45S rDNA- und Chromomycin-Bänder – sind in den Paaren I und XX sehr ausgedehnt. Daraus folgt ein niedriger Satelliten-Index von $SATi = 5,9$. Der 45S-Index beträgt $45Si = 1,3\%$. Da außerhalb der NORs in den Chromosomen 18 und 41 zudem jeweils ein Chromomycin-Band vorkommt, ist der CMA-Index mit $Hi(C) = 1,7\%$ gegenüber dem 45S-Index etwas erhöht.

Insgesamt 28 z.T. schmale DAPI-Bänder wurden im subtelomerischen Bereich nachgewiesen, woraus sich ein vergleichsweise niedriger DAPI-Index von $Hi(D) = 3,2\%$ ergibt. Die fünf Chromosomen 7, 12, 24, 25 und 26 besitzen DAPI-Bänder in beiden Armen, weitere 18 in jeweils nur einem Arm.

Aufgrund der zahlreichen und z.T. sehr ausgedehnten Bänder von 5S rDNA liegt der 5S-Index mit $5Si = 2,7\%$ sehr hoch. Die Verteilung der 5S rDNA-Bänder entspricht weitgehend der von *H. albinerve*. Von den insgesamt 16 5S rDNA-Bändern liegen vier interkalar und zentromernah in den langen Armen der Satellitenchromosomen 1, 2, 30 und 39. Weitere 5S rDNA-Bänder liegen zentromernah in den Nicht-Satellitenchromosomen 5, 6, 20 und 21 sowie telomernah in den Satellitenchromosomen 3 und 4 sowie den Nicht-Satellitenchromosomen 13, 14, 15, 16, 33 und 34.

Die Satelliten-DNA COM2 befindet sich an 50 Positionen im subtelomerischen Bereich. Die COM2-Bänder kommen in 15 Chromosomen in beiden Armen, in sechs Chromosomen nur in den kurzen und in 14 Chromosomen nur in den langen Armen vor. Der COM2-Index liegt mit $COM2i = 7,1\%$ sehr hoch.

ERGEBNISSE

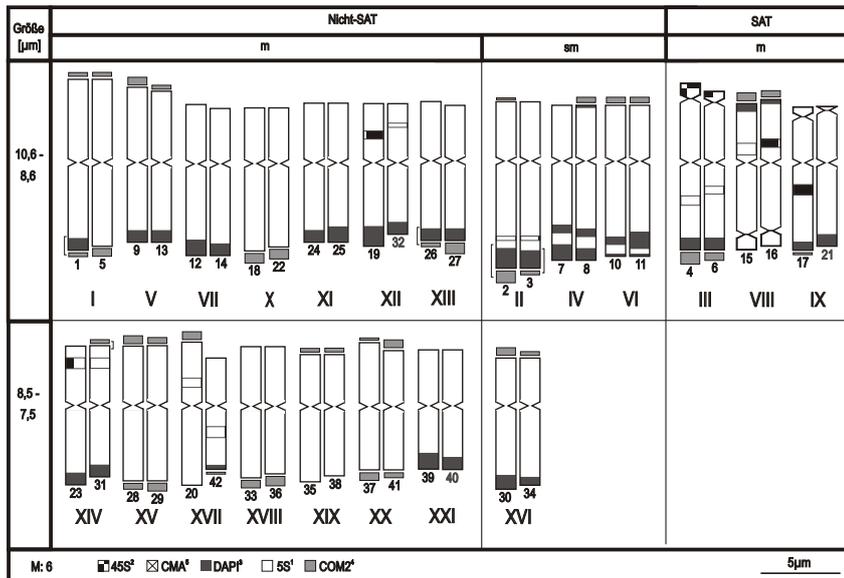


Abb. 35. Idiogramm für *H. hackelii* (Rö 3521). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.2.6.

3.1.4.2.6 *H. hackelii*

Verbreitung: *Helictotrichon hackelii* ist die seltenste europäische Art der Gattung. Sie ist von nur drei Populationen der Atlantikküste Südportugals zwischen Vila Nova de Milfontes und Sagres bekannt.

Ökologie: Die Pflanzen besiedeln sehr trockene Sandgebiete in unmittelbarer Küstennähe (konsolidierte Dünensande) in einer Höhe von 5 bis 30 m. *Helictotrichon hackelii* ist damit die einzige psammophytische Art der Gattung.

Chromosomenzahlen: Hexaploide Zahlen werden durch ROMERO ZARCO (1984a) und RÖSER (1989) angegeben.

Karyologie: Im hexaploiden Chromosomensatz von *H. hackelii* aus dem Küstengebiet südlich der Sado-Mündung (Rö 3521) sind acht Chromosomen submetazentrisch. Die Zahl von zwölf Satellitenchromosomen (vgl. ROMERO ZARCO 1984a, RÖSER 1989) kann hier nicht bestätigt werden. Die Hybridisierungsstellen der 45S rDNA liegen im Bereich einer sekundären Einschnürung im subtelerischen Bereich von nur sechs Chromosomen. Folgende Karyotypformel lässt sich angeben: 28m 8sm SAT: 6m (Tabelle 3; Abb. 35; Tafel 6: A).

Aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 374,0 \mu\text{m}$ ergibt sich eine für polyploide Arten sehr hohe Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 8,9 \mu\text{m}$. Im Vergleich zu den diploiden Arten sind die Größenvarianzen von $l = 7,0-5,8 \mu\text{m}$ ($G_i = 65,1\%$) wie bei *H. cintranum* vergleichsweise hoch. Aufgrund des Vorkommens von acht eindeutig submetazentrischen Chromosomen ist der Satz von *H. hackelii* mit einem Symmetrie-Index von $S_i = 73,5\%$ jedoch noch asymmetrischer als bei der ebenfalls hexaploiden Art *H. cintranum*.

Der Satelliten-Index und der 45S-Index liegen im mittleren Bereich, verglichen mit den anderen Vertretern des

subg. *Pratavenastrum* ($SAT_i = 5,9$; $45Si = 1,2\%$). Chromomycin-positives Heterochromatin wurde in früheren Untersuchungen (o. Abb.) in den sechs Satelliten sichtbar gemacht, konnte hier jedoch präparatebedingt nicht nachgewiesen werden.

Die ausgedehnten DAPI-Bänder in 30 Chromosomen führen zu einem hohen DAPI-Index von $Hi(D) = 6,6\%$. Sie liegen mehrheitlich in den langen Armen. Ausnahmen bilden die Satellitenchromosomen 15 und 16, bei denen die Bänder in den kurzen Armen liegen. Das Chromosom 1 mit gleichlangen Armen ($r = 1$) besitzt ebenfalls ein DAPI-Band in einem Arm. In den langen Armen der vier submetazentrischen Chromosomen 7, 8, 10 und 11 wurden gleichzeitig zwei DAPI-Bänder im subtelerischen Bereich nachgewiesen.

Die insgesamt 13 z.T. sehr ausgedehnten Hybridisierungsstellen der 5S rDNA bedingen einen relativ hohen 5S-Index von $5Si = 1,9\%$. Fünf der sechs Satellitenchromosomen tragen 5S rDNA-Bänder im Chromosomenarm ohne Satellit. Die anderen 5S rDNA-Bänder liegen in Nicht-Satellitenchromosomen interkalar, in den Paaren II, XII und XIV eher telomernah, im Paar XVII eher zentromernah. Die Verteilung der 5S rDNA-Bänder lässt Ähnlichkeiten zu *H. albiverve*, *H. leve* sowie zu *H. marginatum* erkennen.

Die Satelliten-DNA COM2 befindet sich an 38 Stellen im subtelerischen Bereich, davon 17 in den kurzen und 15 in den langen Armen. Die Chromosomen 1, 5 und 37 zeigen gleiche Armlängen. Sie enthalten in beiden Armen jeweils ein COM2-Band. Der COM2-Index liegt mit $COM2i = 4,1\%$ relativ hoch.

Außerhalb der chromosomalen Satelliten kommen im Satz von *H. hackelii* insgesamt 28 sehr ausgedehnte subtelerische Giemsa-C-Bänder vor (Tafel 6: A5). Aufgrund der Anzahl von 29 subtelerischen DAPI-Bändern dürften auch in dieser Art die Giemsa-C-Bänder außerhalb der NORs weitgehend denen der DAPI-Bänder entsprechen, wie

ERGEBNISSE

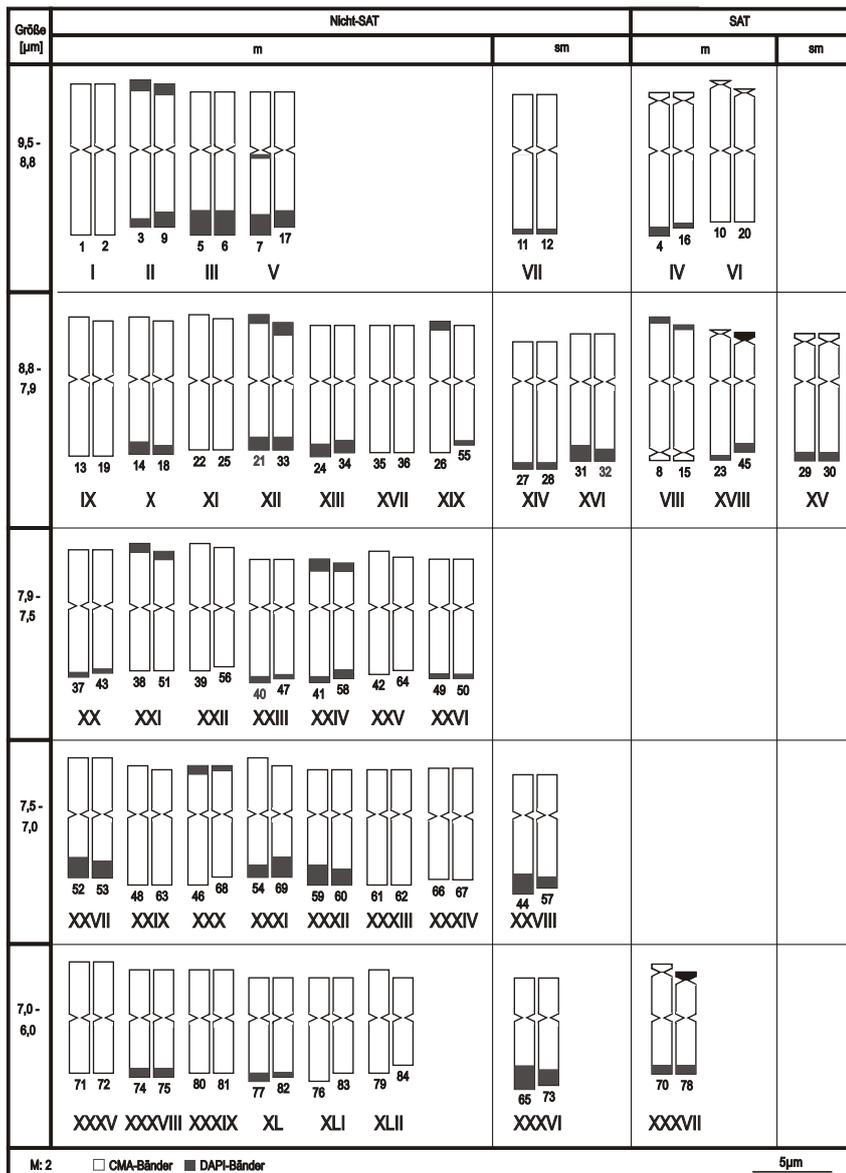


Abb. 37. Idiogramm für *H. armeniacum* (H 471). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.3.2.

anschließenden russischen Teil des Kleinen Kaukasus mit Sicherheit nachgewiesen (LANGE 1995a). Literaturangaben für Aserbaidschan (nahe des Kaspischen Meeres) beziehen sich wahrscheinlich auch auf *H. armeniacum* (GROSSHEIM 1939), so dass diese Art vielleicht sogar im Iran vorkommt (vgl. BOR 1970).

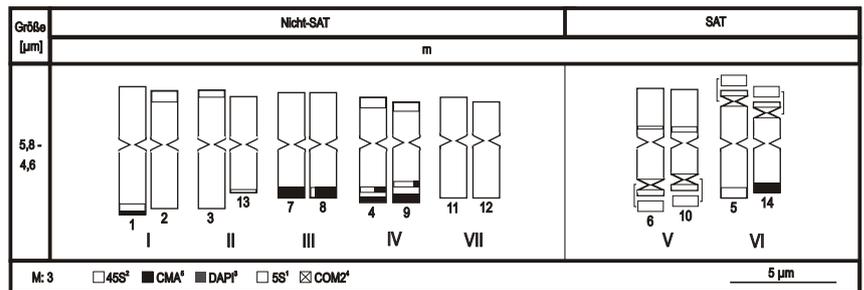
Ökologie: *Helictotrichon armeniacum* wächst zwischen 1000 und 3000 m in trockenen Rasengesellschaften.

Chromosomenzahlen: Die von PROBATOVA & SOKOLOVSKAYA (1978) gefundenen Chromosomenzahlen von $2n = ca. 112$ aus dem Großen Kaukasus beruhen aufgrund der Fundpunkte eventuell auf Verwechslungen mit *H. blauii* (ASCH. & JANKA) C. E. HUBB. subsp. *aenigmaticum* LANGE (vgl. LANGE 1995a).

Karyologie: Der Karyotyp der hier untersuchten Herkunft von *H. armeniacum* (H 471) aus der nördlichen Türkei mit $2n = 84$ weist zwölf Satellitenchromosomen auf (62m 10sm SAT: 10m 2sm – Tabelle 3; Abb. 37), die eine deutliche sekundäre Einschnürung besitzen. Mit Hilfe der Silberimprägnierung konnten stets nur neun bis zehn nukleolusorganisierende Regionen nachgewiesen werden. Dementsprechend gehören die zwei bis drei Chromomycin-positiven und DAPI-negativen Satelliten wahrscheinlich zu NORs, die in der vorausgegangenen Interphase nicht aktiv waren oder eine generell reduzierte Aktivität aufweisen (Kap. 4.3.1).

Die mittlere Chromosomenlänge beträgt $L_m = 6,6 \mu m$. Die Varianz der Chromosomenlängen von $l = 9,5-5,5 \mu m$ ergibt einen Größengradient-Index von $G_i = 57,9\%$, der verglichen mit den anderen polyploiden Arten dieser Untergattung im mittleren Bereich liegt. Auf der Basis von zwölf submetazen-

Abb. 38. Idiogramm für *H. versicolor* subsp. *versicolor* (Rö 10965). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.4.1.



trischen Chromosomen ($r = 1,7-2,2$) ergibt sich für den Symmetrie-Index ein moderater Wert von $Si = 72,7\%$.

Aufgrund der geringen Ausdehnung der Satelliten in den Chromosomen 10, 20 und 23 sowie zweier Satelliten in den langen Armen der Chromosomen 8 und 15 ist der Satelliten-Index mit $SAT_i = 7,9$ relativ hoch. Der Gehalt an Chromomycin-positiven Heterochromatin liegt mit $Hi(C) = 0,8\%$ jedoch noch im mittleren Bereich.

Das Auftreten schmaler bis vergleichsweise breiter subtelomerischer DAPI-Bänder, die z.T. im langen Arm (43 Chromosomen), z.T. im kurzen Arm (7 Chromosomen) oder in beiden Armen (6 Chromosomen) lokalisiert sind, lässt Ähnlichkeiten zu *H. aetolicum* nicht übersehen. Im Chromosom 7 kommt im parazentromerischen Bereich ein DAPI-Band vor. Von den zwölf Satellitenchromosomen besitzen zwei keine DAPI-Bänder im Chromosomenarm ohne Satelliten. Aufgrund der z.T. starken Ausdehnung dieser Bänder ist der prozentuale DAPI-Heterochromatingehalt wie bei *H. aetolicum* verhältnismäßig hoch [$Hi(D) = 6,1\%$].

DNA-Hybridisierungen konnten bei *H. armeniacum* nicht durchgeführt werden, da kein ausreichendes Material für weitere Chromosomenpräparationen zur Verfügung stand.

3.1.4.4 *H. versicolor*-Gruppe

Die Taxa der *H. versicolor*-Gruppe kommen in alpinen Rasen der höchsten Gebirgsregionen des westlichen Eurasien zwischen den Pyrenäen im Westen und dem Kaukasus im Osten vor. Im Kaukasus und den isolierten Hochgebirgen Nordanatoliens besitzt diese Artengruppe, in der verschiedene Ploidiestufen gefunden wurden (SAUER & HEUBL 1984, GREBENSTEIN 1992), im Hinblick auf die morphologische Diversität vermutlich ein evolutionäres Zentrum (LANGE 1995a). Während bei CONERT (1976-1998) alle gegenwärtig beschriebenen Taxa der *H. versicolor*-Gruppe in dieser Region als eine einzige Art angesehen werden, unterscheiden DOĞAN (1985), in der Flora der Türkei und LANGE (1995a) zwei sich geographisch ausschließende Arten, eine östliche *H. hookeri* subsp. *schellianum* und eine westliche *H. versicolor*. Bei *H. versicolor* selbst werden drei Unterarten unterschieden (LANGE 1995a).

3.1.4.4.1 *H. versicolor* subsp. *versicolor*

Verbreitung: *Helictotrichon versicolor* kommt in den Pyrenäen, dem Zentral-Massiv, den Alpen, dem Appennin, der Tatra, den Ost- und Südkarpaten und den Gebirgen des Balkans (Jugoslawien, bis Südwestbulgarien), aber nicht im Kaukasus [hier *H. adzhagicum* (ALBOV.) GROSSH.] vor (vgl. FREY 1991).

Ökologie: Die Art wächst in alpinen Silikat-Magerrasen, an steinigten Abhängen, auf Triften und kurzrasigen Wiesen, sowie in Zwergstrauchheiden auf sauren, humosen Böden in Höhen bis über 3000 m (CONERT 1976-1998).

Chromosomenzahlen: Diploide Chromosomenzahlen wurden von SKALÍNSKA (1956, 1963; Tatra), TOMBAL (1968; Westalpen), vgl. FEDOROV (1969), GERVAIS (1966, 1973b; Schweiz, Frankreich, Österreich, Tschechien), MÁJOVSKY et al. (1974; Slowakei), SAUER & HEUBL (1984; zentrale und südöstliche Alpen), PASHUK (1987; ukrainische Karpaten), RÖSER (1989, 1996; Alpen, Pyrenäen), FREY (1991; Polen) und KOZUHAROV & PETROVA (1991; Vithosha Mt., Bulgarien) angegeben.

Karyologie: Der Chromosomensatz von *H. versicolor* aus dem Großglockner-Gebiet (Rö 10965) zeigt mit dem Vorkommen von 15 ausgedehnten Chromomycin-Bändern eine einzigartige Ausstattung innerhalb der hier untersuchten diploiden Taxa der Gattung *Helictotrichon*. Vier dieser Chromomycin-Bänder liegen im Bereich einer sekundären Einschnürung, an denen auch die 45S rDNA hybridisierte. Sie werden deshalb als die NORs bezeichnet. In karyologischen Untersuchungen westalpiner und pyrenäischer Sippen wurden ebenfalls vier Satellitenchromosomen (vgl. SAUER & HEUBL 1984, GREBENSTEIN 1992) nachgewiesen. Da alle $2n = 14$ Chromosomen metazentrisch sind, ergibt sich folgende Karyotypformel von $10m$ SAT: $4m$ (Tabelle 3; Abb. 38; Tafel 4: D). Alle vier NORs konnten durch Silberfärbung bestätigt werden.

Die Mittlere Chromosomenlänge ist mit $L_m = 5,0$ µm relativ gering. Die Längensvarianzen der Chromosomenlängen von $l = 6,0-4,3$ µm ergeben einen für diploide Arten gewöhnlichen Größengradient-Index von $Gi = 70,8\%$. Die

ERGEBNISSE

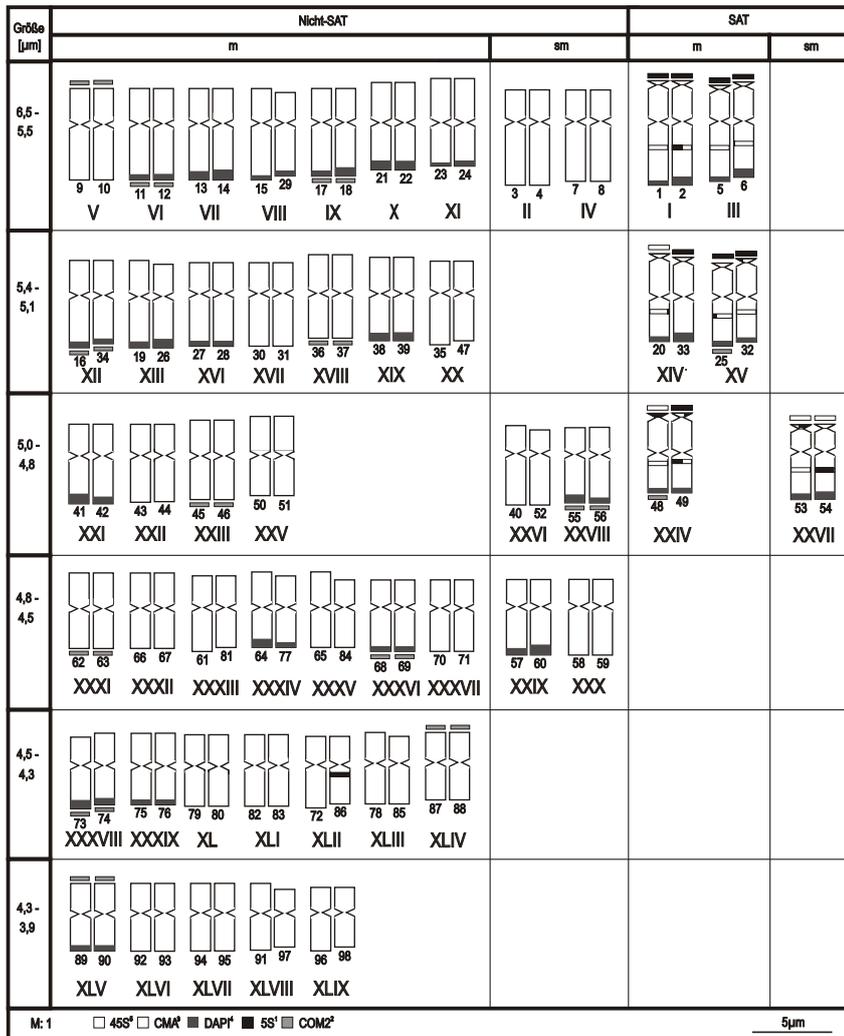


Abb. 39. Idiogramm für *H. blaii* subsp. *blaii* (H 344). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.5.1.

Chromosomen sind sehr symmetrisch, woraus ein hoher Symmetrie-Index von $S_i = 89,1\%$ resultiert.

Die relativ weite Ausdehnung der Satelliten bezüglich der jeweiligen Chromosomenarme ergibt einen niedrigen Satelliten-Index von $SAT_i = 3,8$. Obwohl sich das Vorkommen der 45S rDNA auf die unmittelbaren Bereiche der sekundären Einschnürungen beschränkt, ist der 45S-Index mit $45S_i = 2,9\%$ vergleichsweise hoch. Der extrem hohe Wert für den CMA-Index von $Hi(C) = 9,5\%$ beruht auf dem bereits angesprochenen Vorkommen zahlreicher Chromomycin-Bänder. Außerhalb der NORs befinden sie sich in jeweils einem Arm der Chromosomen 1, 2, 3, 4, 7, 8 und 13, in beiden Armen des Chromosoms 9 sowie in den Armen ohne chromosomalen Satellit der Chromosomen 5 und 14.

DAPI-positives Heterochromatin wurde nur in einem schmalen Band im langen Arm des Chromosoms 4 gefunden. Daher ist der DAPI-Index mit $Hi(D) = 0,4\%$ sehr niedrig.

Die 5S rDNA ließ sich an vier Positionen nachweisen. Die Verteilung der 5S rDNA-Loci entspricht annähernd dem Muster von *H. albinerve*, *H. leve* und *H. marginatum*. Zwei davon liegen in den Chromosomen 6 und 10 zentromernah

im Arm ohne Satellit. Die anderen beiden liegen telomernah in den Chromosomen 4 und 9. Der 5S-Index liegt mit $5S_i = 1,3\%$ im mittleren Bereich.

Das Vorkommen der Satelliten-DNA COM2 (vgl. GREBENSTEIN et al. 1996) konnte präparatebedingt hier nicht nachgewiesen werden.

3.1.4.5 *H. blaii*-Gruppe

Die Vertreter der *H. blaii*-Gruppe zeigen eine westeurasische Verbreitung. Im eigentlichen Mediterrangebiet ist die Artengruppe nicht vertreten, denn die Südgrenzen des Verbreitungsgebietes befinden sich auf der nördlichen Balkanhalbinsel, auf der Iberischen Halbinsel im südlichen Pyrenäen-Vorland und den Ausläufern der Cordillera Cantábrica am Nordrand der altkastilischen Meseta. Lediglich in einigen Gebirgen des südlichen Spanien sind einzelne Vorposten zu finden. Neben der namensgebenden Art, deren Unterarten subsp. *blaii* und subsp. *aenigmaticum* eine Balkan-Kaukasus-Disjunktion zeigen, wird zu dieser Gruppe

noch *H. praeustum*, die bislang nur aus den Ostalpen, d.h. von den slowenischen Alpen bis nach Nord- und Südtirol bekannt ist, und *H. pratense*, ein mitteleuropäisch verbreitetes Florenelement (CONERT 1976-1998), zu dieser Verwandtschaftsgruppe gestellt. Angaben für Nordafrika, die vor allem in der älteren Literatur häufig zu finden sind (TRABUT 1889, BATTANDIER & TRABUT 1895, SAINT-YVES 1931, MAIRE & WEILLER 1953, QUÉZEL & SANTA 1962), beruhen auf Fehlbestimmungen.

Die Arten der *H. blaii*-Gruppe zeigen nach jüngeren Untersuchungen der Epidermisstruktur der Blattspreiten (RÖSER 1989, LANGE 1995a) einige Übereinstimmungen mit der nahverwandten *H. adsurgens*-Gruppe (LANGE 1995a). Beide Gruppen besitzen eine weite eurasische Verbreitung. Sie gehören zu den systematisch schwierigsten Formenkreisen des subg. *Pratavenastrum*. Früher vertretene Auffassungen, dass *H. pratense* und *H. armeniacum* nahe verwandt seien (vgl. u.a. TZVELEV 1971, CONERT 1976-1998) konnten nicht bestätigt werden (LANGE 1995a). Da innerhalb der *H. blaii*- und der *H. adsurgens*-Gruppe weder diploide Vertreter noch zentralasiatische Vorkommen bekannt sind, liegen ihr Ursprung und ihre Herkunft bis heute im Dunkeln. Die rezenten Taxa der *H. blaii*-Gruppe sind offenbar durchgängig hochpolyploid (Kap. 4.5.1). Die früheren Chromosomenzählungen für Taxa aus der *H. blaii*- und *H. adsurgens*-Gruppe sind bei RÖSER (1998) zusammengestellt und kommentiert. Bei einigen der Zählungen, welche summarisch unter '*H. pratense*' veröffentlicht wurden, bleibt unklar, auf welches der hier unterschiedenen Taxa sie sich tatsächlich beziehen. Für beide Gruppen existieren zwar regional begrenzte floristische Untersuchungen im Rahmen von Länderflora (u.a. ROMERO ZARCO 1984a, DIXON 1988), es fehlt jedoch eine taxonomische Gesamtrevision.

3.1.4.5.1 *H. blaii* subsp. *blaii*

Verbreitung: *Helictotrichon blaii* zeigt eine balkanisch-kaukasisch disjunkte Verbreitung, vergleichbar den Verhältnissen innerhalb der *H. aetolicum*-Gruppe (Kap. 3.1.4.3). Im westlichen Teilareal, den Gebirgen Südwestjugoslawiens (zentrale Dinarische Alpen und angrenzendes bosnisch-serbisches Gebirgsland), kommt die subsp. *blaii* vor, im großen Kaukasus die subsp. *aenigmaticum*, welche bislang nur von zwei Fundpunkten bekannt ist (LANGE 1995a).

Ökologie: Die endemisch illyrische subsp. *blaii* besiedelt Bergwiesen und offenes, steiniges Gelände von der montanen bis seltener in die alpine Stufe (600-2200 m).

Chromosomenzahlen: Tetraploide Chromosomenzahlen von $2n = 28$ wurden von SAUER (1984) an Pflanzen vom Maglic (Bosnien) und von der Tara Planina (Serbien) ermittelt, was auf eine Verwechslung des Materials zurückzuführen sein könnte.

Karyologie: Für *H. blaii* aus Bosnien (H 344) wurde hier eine Chromosomenzahl von $2n = 98$ ermittelt. Davon sind 14 Chromosomen submetazentrisch. Die sehr schmalen Hybridisierungsorte der 45S rDNA in der subtelomerischen Region von zwölf Chromosomen zeigen zugleich Chromomycin-positives Heterochromatin. Folgende Karyotypformel kann für diesen Chromosomensatz angegeben werden: $74m\ 12sm\ SAT: 10m\ 2sm$ (Tabelle 3; Abb. 39).

Aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 487,5\ \mu m$ ergibt sich eine für polyploide Arten gewöhnliche Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 5,0\ \mu m$. Die Unterschiede der Chromosomenlängen im Satz von $l = 6,5-3,8\ \mu m$ bedingen einen mittleren Größengradient-Index von $G_i = 57,7\%$. Die Chromosomen von *H. blaii* zeigen zudem eine gewöhnliche Symmetrie ($S_i = 72,8\%$).

Die chromosomalen Satelliten sind ausgesprochen kurz. Daraus resultierte ein hoher Satelliten-Index von $SAT_i = 9,8$ und die niedrigen Werte für die CMA- und 45S-Indizes von $Hi(C) = 45S_i = 0,6\%$.

Aufgrund von 48 DAPI-Bändern ergibt sich ein mäßig hoher Wert für den DAPI-Index von $Hi(D) = 3,5\%$. Die DAPI-Bänder liegen zumeist in den langen Armen. Die ebenfalls DAPI-positives Heterochromatin-enthaltenden Chromosomen der Paare XI und XXIV haben gleiche Armlängen ($r = 1$). Alle Satellitenchromosomen besitzen DAPI-Bänder im Chromosomenarm ohne Satellit.

Die insgesamt 12 z.T. sehr schmalen Bänder der 5S rDNA – die der Anzahl der NORs entsprechen – bedingen einen vergleichsweise niedrigen 5S-Index von $5S_i = 0,6\%$. Bei den diploiden Arten dieser Untergattung kommen zumeist die doppelte Anzahl 5S rDNA-Loci bezüglich der NORs vor (siehe Kap. 4.5). Mit Ausnahme des 5S rDNA-Bandes im Chromosom 86 liegen sie in den Satellitenchromosomen und dort in den Armen ohne Satellit. Das 5S rDNA-Band im Chromosom 86 stammt vermutlich vom Satellitenchromosom 33, da dort keines vorhanden ist.

Die Satelliten-DNA COM2 liegt an 26 Stellen im subtelomerischen Bereich, davon befinden sich 6 in kurzen und 20 in langen Chromosomenarmen. Der COM2-Index liegt mit $COM2_i = 1,3\%$ verglichen mit anderen Taxa des Subgenus im unteren Bereich.

3.1.4.5.2 *H. pratense*

Das große Verbreitungsgebiet von *Helictotrichon pratense*, der morphologisch variabelsten Art der gesamten *H. blaii*-Gruppe, umfasst weite Teile West- und Mitteleuropas, Großbritanniens, die südlichen Gebiete Skandinaviens, das Baltikum und reicht bis nach Nordspanien, im Osten über Niederösterreich, Mähren, die Slowakei, Polen und Rumänien bis zu den westlichen und südlichen Regionen des europäischen Teils der ehemaligen UdSSR. In den Alpen kommt *H. pratense* nicht vor, sondern wird dort durch *H. praeustum* vertreten. In den Karpaten wird *H. pratense* zumeist durch *H. adsurgens*

ERGEBNISSE

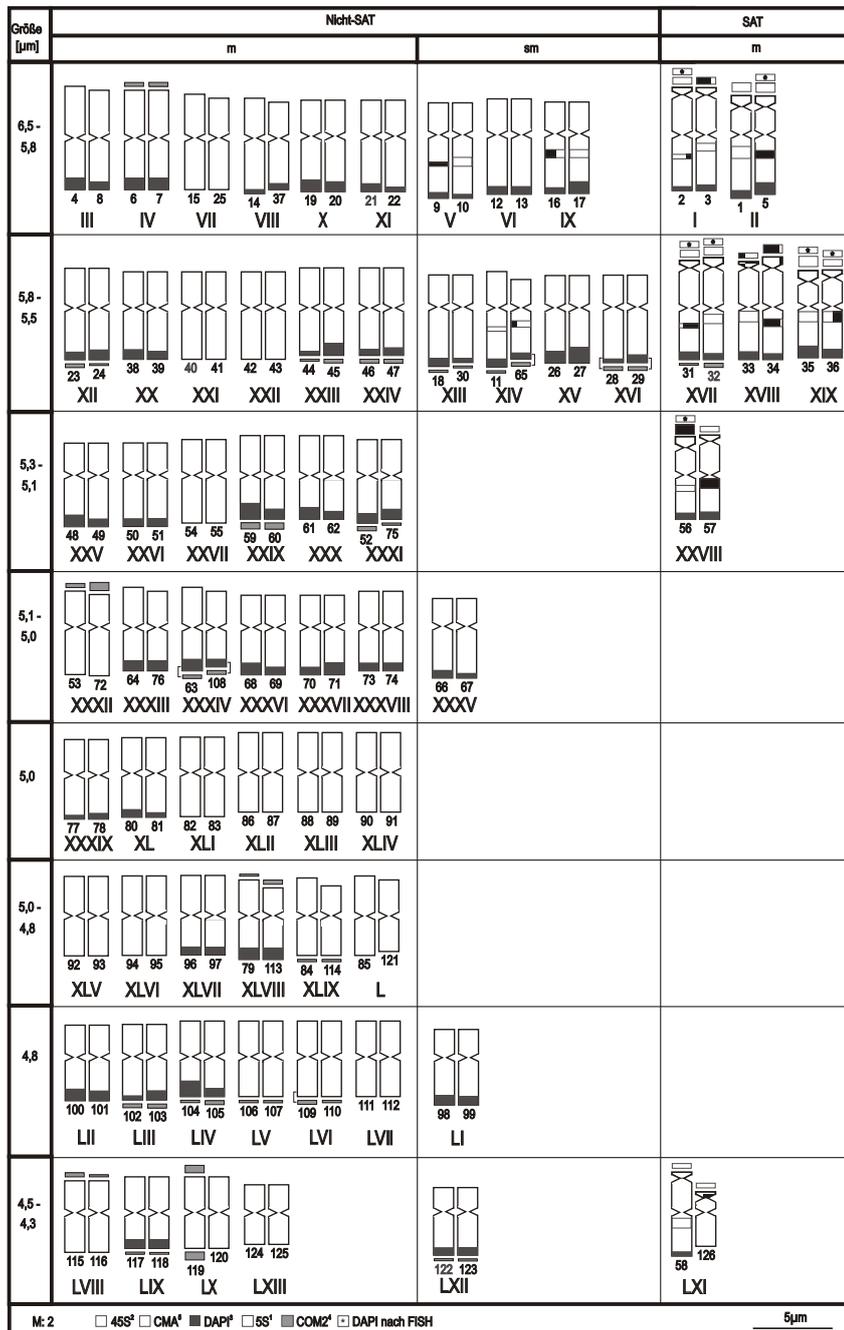


Abb. 40. Idiogramm für *H. pratense* subsp. *pratense* (Rö 10207). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.5.2.1.

ersetzt (vgl. SAUER & CHMELITSCHKE 1976). *Helictotrichon pratense* gliedert sich in eine Reihe von Unterarten, von denen jedoch nur die subsp. *pratense* ein weites Areal einnimmt, während sich die übrigen hier studierten Unterarten auf bestimmte Gebiete Südwestfrankreichs und der Iberischen Halbinsel beschränken. Diese Pflanzen werden bei HOLUB (1980a) auch als eigenständige Arten anerkannt. Die Angaben aus anderen Teilen Europas (u.a. Ungarn, Italien, Slowenien, Bosnien, Griechenland (u.a. SOÓ 1973, HOLUB 1980a, DAMANAKIS & SCHOLZ 1990) sowie aus Vorderasien (DOĞAN 1985) und Nordafrika (MAIRE & WEILLER 1953, GERVAIS 1973a)

beruhen auf Verwechslungen mit anderen *Helictotrichon*-Arten (vgl. LANGE 1995a). Für einen Teil der folgenden Taxa existieren noch keine gültigen Namen (siehe Kap. 2.1.1).

3.1.4.5.2.1 *H. pratense* subsp. *pratense*

Verbreitung: Das Gesamtareal der Art (s.o. und vgl. CONERT 1976-1998) wird – mit Ausnahme der größeren Gebirge und der an die Mittelmeerregion angrenzenden Gebiete – im Wesentlichen durch die subsp. *pratense* gebildet.

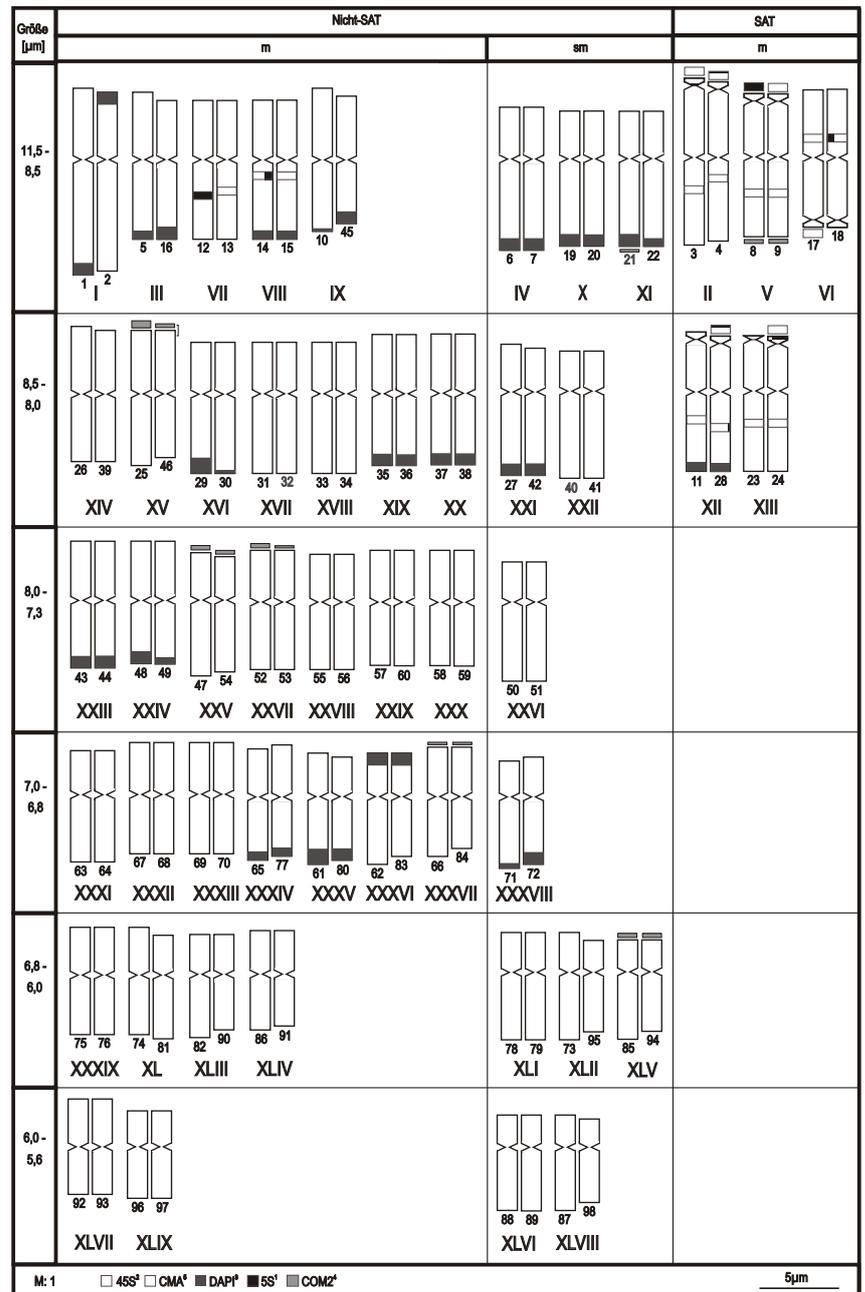


Abb. 41. Idiogramm für *H. pratense* subsp. aff. *pratense* (Rö 3998). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.5.2.2.

Ökologie: Die weitverbreitete subsp. *pratense* kommt in der planaren und kollinen, seltener bis zur montanen Höhenstufe vor. Sie tritt dennoch meist relativ selten auf und ist fast nur in nährstoffarmen Mager- und Halbtrockenrasen zu finden.

Chromosomenzahlen: Bei früheren Chromosomenzählungen, die sich eindeutig auf *H. pratense* subsp. *pratense* beziehen lassen, wurden zumeist Zahlen um $2n = 126$, damit einem 18x Chromosomensatz entsprechend, gefunden (vgl. RÖSER 1998).

Karyologie: In der Population von *H. pratense* subsp. *pratense* aus England (Rö 10207) wurde eine Chromosomenzahl

von $2n = 126$ ermittelt. Davon sind 20 Chromosomen submetazentrisch. Bei 14 Chromosomen wurden Bänder der 45S rDNA in den subtelerischen Bereichen, die zugleich Chromomycin-positives Heterochromatin enthielten, nachgewiesen. Alle 14 NORs der Satellitenchromosomen zeigten eine Silberimpregnierung. Es ergibt sich folgende Karyotypformel für diesen Chromosomensatz: $92m\ 20sm\ SAT: 14m$ (Tabelle 3; Abb. 40; Tafel 7: A).

Aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 656,8\ \mu m$ resultiert eine für polyploide Arten gewöhnliche Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 5,2\ \mu m$. Aufgrund des kleinen Chromosomenpaares LXIII ist der Größengra-

ERGEBNISSE

dient-Index mit $G_i = 50,0\%$ gering. Der Symmetrie-Index liegt mit $S_i = 76,2\%$ im mittleren Bereich bezüglich der hochpolyploiden Arten dieser Untergattung.

Da die chromosomalen Satelliten z.T. klein sind, ergibt sich ein vergleichsweise niedriger Satelliten-Index von $SAT_i = 3,5$. Die gesamte Länge der Chromomycin- und 45S rDNA-Bänder führt zu CMA- und 45S-Indizes von $Hi(C) = 45S_i = 1,2\%$, die im üblichen Bereich liegen.

Der Chromosomensatz von *H. pratense* subsp. *pratense* fällt durch eine Vielzahl von insgesamt 87 DAPI-Bändern auf, die zumeist in den langen Armen liegen. Die Chromosomen 4, 96, 97, 117 und 118, die ebenfalls jeweils ein DAPI-Band besitzen, haben jeweils gleich lange Arme ($r = 1$). Es ergibt sich ein hoher Wert für den DAPI-Index von $Hi(D) = 7,0\%$. Mit Ausnahme des Chromosoms 126 besitzen alle Satellitenchromosomen DAPI-Bänder im Arm ohne Satellit.

Die insgesamt 19 Hybridisierungsstellen der 5S rDNA bedingen einen 5S-Index von $5S_i = 1,5\%$. Mit Ausnahme des Chromosoms 126 besitzen alle Satellitenchromosomen im langen Arm ein 5S rDNA-Band in Zentromernähe – ähnlich *H. blauii* subsp. *blauii*. Die anderen 5S rDNA-Bänder liegen in den submetazentrischen Chromosomen der Paare V, IX und XIV ebenfalls in den langen Armen.

Die Satelliten-DNA COM2 befindet sich an 44 Positionen im submetomerischen Bereich, davon acht in den kurzen und 31 in den langen Armen. Die Chromosomen 84, 117, 118 und 119 haben gleiche Armlängen ($r = 1$). Sie besitzen ebenfalls jeweils ein COM2-Band bzw. zwei (119) COM2-Bänder. In 28 Positionen der COM2-Bänder wurde zugleich DAPI-positives Heterochromatin nachgewiesen. Der COM2-Index liegt mit $COM2_i = 1,5\%$ im unteren Bereich.

3.1.4.5.2.2 *H. pratense* subsp. aff. *pratense*

Verbreitung: Die Pflanzen der subsp. aff. *pratense* kommen in einem Gebiet der Pyrenäen vor, in dem die Areale der subsp. *pratense* und *amethysteum* überlappen. Hier sind offenbar Hybridpopulationen anzutreffen. Individuen solcher Populationen können die unterschiedlichsten Kombinationen von Merkmalen der Elterntaxa zeigen (M. RÖSER, persönl. Mitteil.). Die hier untersuchte Population aus den Ostpyrenäen kommt morphologisch der subsp. *pratense* am nächsten.

Ökologie: Anthro-po-zoogene Gebüsch und Weidflächen in der hochmontanen bis subalpinen Stufe auf basenarmen Böden.

Chromosomenzahlen: In früheren eigenen Zählungen (unveröffentlicht) wurden stets $2n = 98$ Chromosomen gefunden.

Karyologie: Im Chromosomensatz von *H. pratense* subsp. aff. *pratense* (Rö 3998) aus den Ostpyrenäen mit $2n = 98$

konnten 24 submetazentrische Chromosomen ermittelt werden. Die 45S rDNA liegt im submetomerischen Bereich von zehn Chromosomen. In den Chromosomen 3, 4, 8, 9, 17, 24 und 28 zeigen diese Orte Chromomycin-positives Heterochromatin, in den Chromosomen 4, 11, 18, 23 und 24 befinden sich an diesen Stellen sekundäre Einschnürungen. Es kann davon ausgegangen werden, dass es sich bei allen Stellen um Nukleolenbildungsorte handelt. Daraus folgt die Karyotypformel: $64m\ 24sm\ SAT: 10m$ (Tabelle 3; Abb. 41).

Da nur prometaphasische Chromosomen untersucht werden konnten, sind die Werte von $L = 748,0\ \mu m$ und $L_m = 7,6\ \mu m$ nicht direkt mit jenen der anderen Taxa vergleichbar. Dasselbe betrifft den niedrigen Größengradient-Index von $G_i = 44,7\%$, der mit dem unterschiedlichen Kondensationsverhalten langer und kurzer prophasischer Chromosomen zusammenhängt. Beim Symmetrie-Index ($S_i = 71,5\%$) jedenfalls liegt der Wert in einem, auch für die anderen hochpolyploiden Arten der Untergattung charakteristischen Bereich.

Die chromosomalen Satelliten sind relativ klein. Da sich zwei von ihnen (Chromosomen 17 und 18) zudem in den langen Armen befinden, ist der Satelliten-Index mit $SAT_i = 7,9$ vergleichsweise hoch. Der Anteil an Chromomycin-positiven Heterochromatin und der 45S rDNA bezüglich der Gesamtchromosomenlänge, was durch die CMA- und 45S-Indizes von $Hi(C) = 0,5\%$ und $45S_i = 0,6\%$ ausgedrückt wird, ist daher sehr niedrig.

Die Zahl von nur 36 DAPI-Bändern, die wie bei *H. pratense* subsp. *pratense* zumeist in den langen Armen liegen, bedingen einen vergleichsweise niedrigen DAPI-Index von $Hi(D) = 3,2\%$. In den Chromosomen 2, 62 und 83 liegen sie in den kurzen Armen. Die Chromosomen 10 und 45, die ebenfalls jeweils ein DAPI-Band besitzen, haben gleichlange Arme ($r = 1$). Nur zwei der zehn Satellitenchromosomen besitzen im langen Arm jeweils ein DAPI-Band.

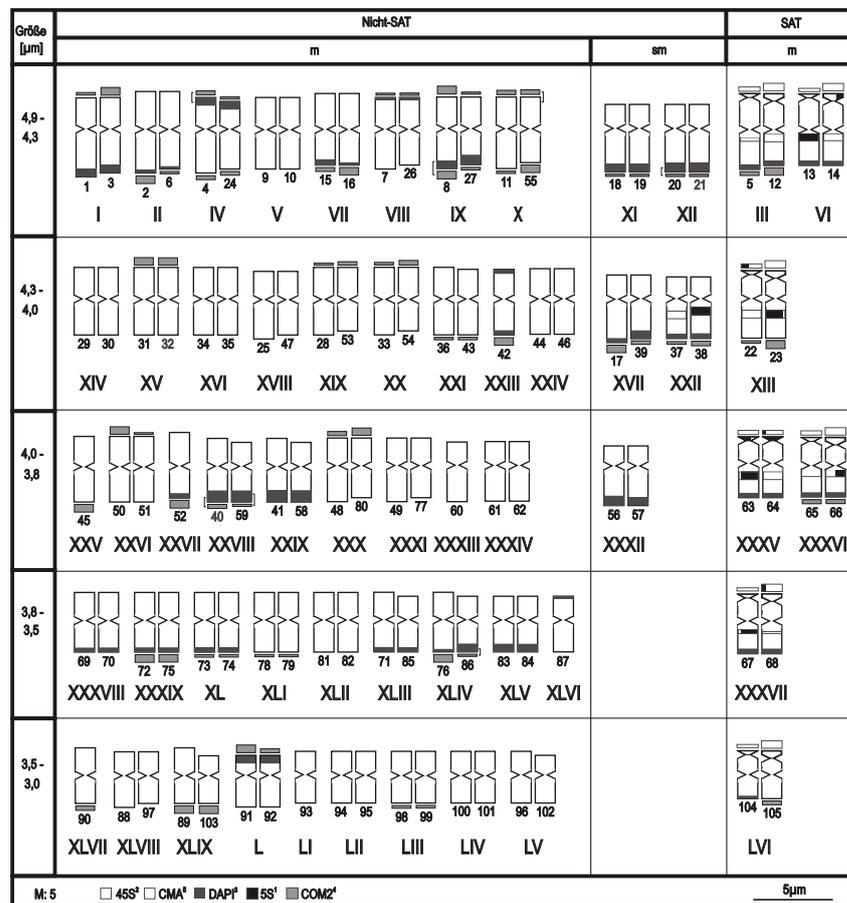
Die insgesamt 14 Loci der 5S rDNA bedingen einen relativ niedrigen 5S-Index von $5S_i = 0,9\%$. Ähnlich wie bei *H. pratense* subsp. *pratense* besitzen alle Satellitenchromosomen ein interkalares 5S rDNA-Band im Chromosomenarm ohne Satellit. Vier weitere Bänder liegen ebenfalls interkalar in den langen Armen der Chromosomen 12, 13, 14 und 15.

Die Satelliten-DNA COM2 kommt im submetomerischen Bereich von nur 13 Chromosomen vor. Acht der Bänder liegen in den kurzen, drei in den langen Armen. Die Chromosomen 46 und 84 haben gleichlange Arme ($r = 1$) und jeweils ein COM2-Band. Der COM2-Index ist mit $COM2_i = 0,4\%$ sehr gering.

3.1.4.5.2.3 *H. pratense* subsp. *ibericum*

Verbreitung: *Helictotrichon pratense* subsp. *ibericum* stellt die weitestverbreitete Unterart von *H. pratense* in Südwestfrankreich und auf der Iberischen Halbinsel dar. Ihr Verbreitungsgebiet umfasst die zentralen und westlichen Pyre-

Abb. 42. Idiogramm für *H. pratense* subsp. *ibericum* (Rö 3774). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.5.2.3.



näen, die Picos de Europa, die Cordillera Cantábrica, das Iberische Randgebirge und, als südliche Vorposten, die Sa. Mariola und die Sa. de Pozo (Prov. Alicante und Jaén). Zu dieser Unterart gehören auch jene Pflanzen, die in der 'Flora europaea' unter '*Avenula mirandana*' verstanden worden sind und für die Nordafrika unzutreffenderweise als weiteres Verbreitungsgebiet angegeben wurde (HOLUB 1980a).

Ökologie: Die subsp. *ibericum* kommt von der kollinen bis zur subalpinen Stufe in offenen Gebüsch, Trockenrasen und z.T. Weidflächen vor.

Chromosomenzahlen: Eine Reihe früherer Chromosomenzählungen lässt sich, z.T. aufgrund der Herkunftsangaben auf die subsp. *ibericum* beziehen (vgl. RÖSER 1998). Es wurden Zahlen von $2n = 12x, 14x, 15x, 17x, 18x = 84, 98, 105, 119, 120-126$ gefunden.

Karyologie: Von *H. pratense* subsp. *ibericum* wurden hier Pflanzen von zwei benachbarten Populationen aus den Picos de Europa (Rö 3774 und 3814) und eine weitere aus dem südlichen Vorland der Pyrenäen (Tal des Rio Aragón, Rö 10568) karyologisch untersucht.

Für die Population Rö 3774 aus den Picos de Europa wurden Chromosomenzahlen von $2n = 84, 98$ und 105 ermittelt.

Der Chromosomensatz der Pflanze mit $2n = 105$ Chromosomen wurde molekular-cytogenetisch näher untersucht. Durch das Vorkommen von 45S rDNA und Chromomycin-positivem Chromatin zeichnen sich subtelerische Bereiche von 14 Chromosomen aus, die offenbar die Orte der Nukleolenbildung sind. Zehn der 105 Chromosomen sind submetazentrisch. Es ergibt sich eine Karyotypformel von: $81m\ 10sm\ SAT: 14m$ (Tabelle 3; Abb. 42).

Aufgrund vergleichsweise stark kondensierter Chromosomen resultiert aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 412,0\ \mu m$ eine niedrige Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 3,9\ \mu m$. Längenunterschiede zwischen den einzelnen Chromosomen sind aus demselben Grunde relativ gering ($G_i = 60,0\%$), ebenso jene zwischen langen und kurzen Chromosomenarmen ($S_i = 79,9\%$).

Die chromosomalen Satelliten zeigen indessen eine für polyploide Arten des subg. *Pratavenastrum* charakteristische Ausdehnung, ebenso die Länge der Chromomycin- und 45S rDNA-Bänder ($SAT_i = 4,8$; $Hi(C) = 1,1$; $45Si = 1,2\%$).

Insgesamt wurden 55 DAPI-Bänder im Chromosomensatz nachgewiesen. Diese liegen mehrheitlich in den langen Armen. Nur in den Chromosomen 4, 24, 87, 91 und 92 befinden sie sich in den kurzen Armen. Das Chromosom 42 besitzt in beiden Armen jeweils ein DAPI-Band. Die sieben Chromosomen 12, 13, 14, 15, 16, 52 und 104 haben jeweils

ERGEBNISSE

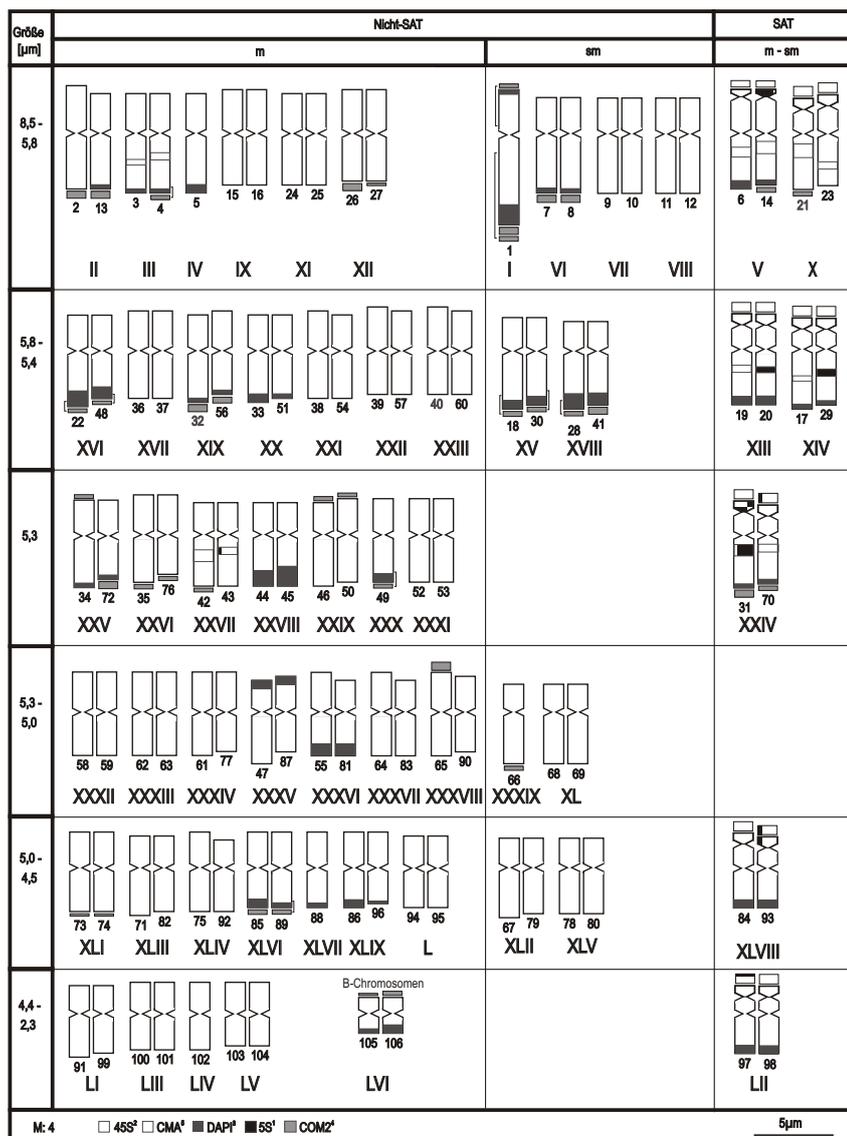


Abb. 43. Idiogramm für *H. pratense* subsp. *ibericum* (Rö 3814). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.5.2.3.

gleichlange Arme und besitzen jeweils in einem ein DAPI-Band. Mit Ausnahme der Chromosomen 22, 23 und 105 haben alle Satellitenchromosomen DAPI-Bänder im Arm ohne Satellit. Der DAPI-Index von $Hi(D) = 4,9\%$ liegt – bezogen auf die Untergattung – im mittleren Bereich.

Die insgesamt 14 Orte mit 5S rDNA bedingen einen mittleren 5S-Index von $5Si = 1,5\%$. Mit Ausnahme der Chromosomen 104 und 105 besitzen alle Satellitenchromosomen im langen Arm ein 5S rDNA-Band in Zentromernähe. Demgegenüber enthalten die submetazentrischen Nicht-Satellitenchromosomen 37 und 38 jeweils ein 5S rDNA-Band im interkalaren Bereich, das von den Satellitenchromosomen 104 und 105 hierher transloziert worden sein könnte.

Die Satelliten-DNA COM2 befindet sich an 67 Positionen im subtelomerischen Bereich. Der COM2-Index ist mit $COM2i = 4,6\%$ daher relativ hoch. In sechs Chromosomen kommen die COM2-Bänder in beiden Chromosomenarmen vor, in den anderen jeweils nur in einem Arm. In 34 Positi-

onen (ca. 51%) sind die Hybridisierungsstellen der Satelliten-DNA COM2 zugleich DAPI-positiv.

Für die zweite Population von den Picos de Europa (Rö 3814) wurden die Chromosomenzahlen von $2n = 98$ und $104 + 2B$ ermittelt. Der Chromosomensatz mit $2n = 104 + 2B$ Chromosomen wurde molekular-cytogenetisch näher untersucht. Durch die Hybridisierung mit der 45S rDNA und Färbung mit Chromomycin konnten auch hier insgesamt 14 Positionen im subtelomerischen Bereich sichtbar gemacht werden, die als NOR anzusehen sind. Entgegen den Ergebnissen bei den zuvor besprochenen Taxa (z.B. *H. sedenense* subsp. *sedense*, *H. albinerve*), bei denen die B-Chromosomen stets eine NOR tragen, enthalten die B-Chromosomen 105 und 106 bei dieser Herkunft keine NOR (siehe Tafel 7: B2). Insgesamt 18 Nicht-Satellitenchromosomen und zwei Satellitenchromosomen sind submetazentrisch. Es ergibt sich eine Karyotypformel von $75m\ 18sm + 2B\ SAT: 12m\ 2sm$ (Tabelle 3; Abb. 43; Tafel 7: B).

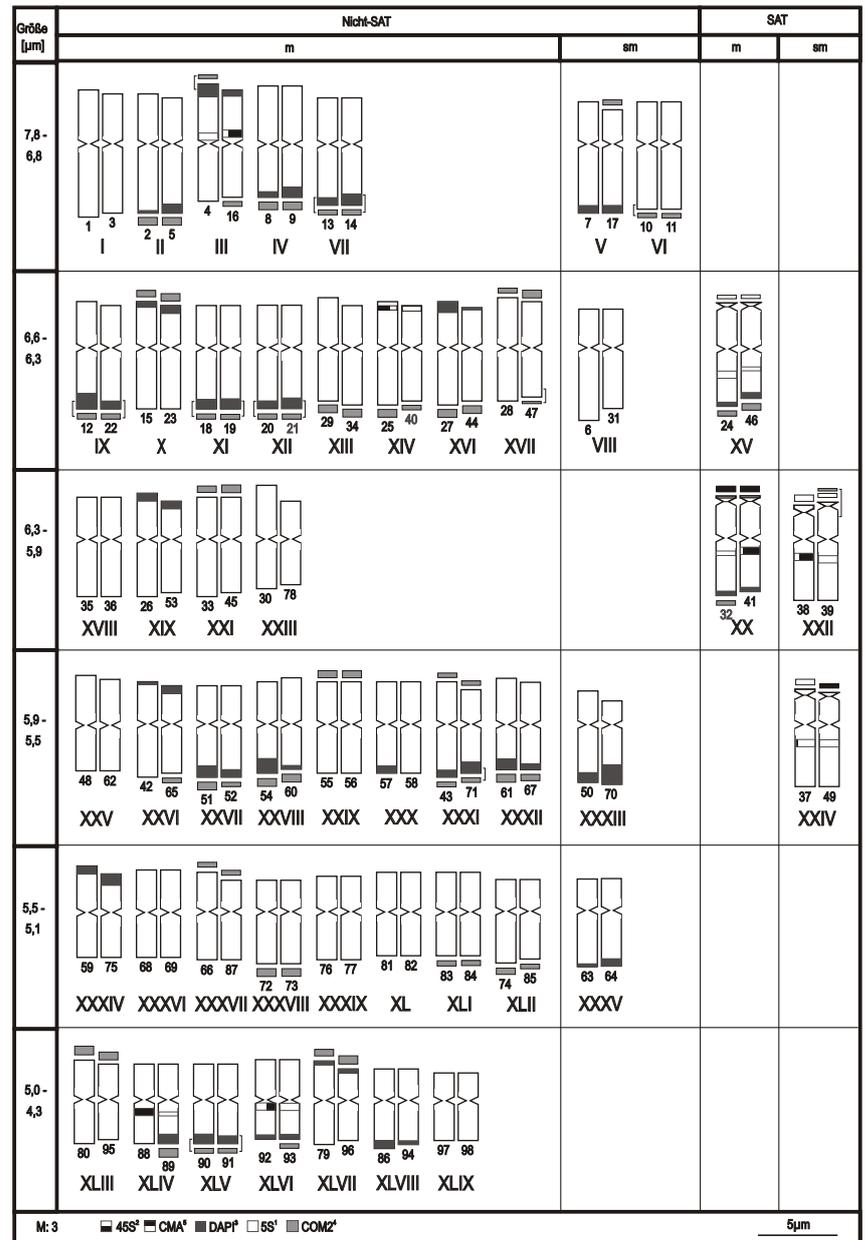


Abb. 44. Idiogramm für *H. pratense* subsp. *ibericum* (Rö 10568). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.5.2.3.

Die Chromosomen zeigen eine durchschnittliche Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 5,3 \mu\text{m}$ (ohne B-Chromosomen) bzw. $5,2 \mu\text{m}$ (mit B-Chromosomen). Aufgrund des sehr langen, vermutlich durch Translokation größerer Chromosomenabschnitte entstandenen Chromosoms 1, ist der Größengradient-Index auch ohne Berücksichtigung der B-Chromosomen mit $G_i = 47,1\%$ sehr niedrig. Die Werte für den Symmetrie-Index liegen mit $S_i = 73,6\%$ (ohne B-Chromosomen) bzw. $73,7\%$ (mit B-Chromosomen) im mittleren Bereich bezüglich der hochpolyploiden Arten dieser Untergattung.

Da die chromosomalen Satelliten sehr ausgedehnt sind, sämtlich in den kurzen Armen vorkommen und zwei Satellitenchromosomen submetazentrisch sind, ergibt sich ein vergleichsweise niedriger Wert für den Satelliten-Index von $SAT_i = 2,2$. Die Werte für die CMA- und 45S-Indizes sind

mit $Hi(C) = 45Si = 1,8\%$ dementsprechend hoch (ohne und mit B-Chromosomen).

Die Anzahl von insgesamt 46 DAPI-Bändern (mit B-Chromosomen), die wiederum zumeist in den langen Armen liegen, bedingt einen mittleren DAPI-Index von $Hi(D) = 4,0\%$. In dem bereits genannten großen Chromosom 1 befinden sich die DAPI-Bänder in beiden Armen. In den Chromosomen 47 und 87 liegen sie in den kurzen Armen. Das ebenfalls ein DAPI-Band-enthaltende Chromosom 96 hat gleich lange Arme. Mit Ausnahme der Chromosomen 21 und 23 besitzen alle Satellitenchromosomen DAPI-Bänder im Chromosomenarm ohne Satellit.

Auch in dieser Population kommen insgesamt 14 Stellen mit 5S rDNA vor. Zehn davon liegen in den langen Armen der Satellitenchromosomen 6, 14, 17, 19, 20, 21, 23, 29, 31

ERGEBNISSE

und 70. Die übrigen vier liegen ebenfalls in langen Armen jedoch in den Nicht-Satellitenchromosomen der Paare III und XXVII. Es ergibt sich ein 5S-Index von $5Si = 1,4\%$.

Die Satelliten-DNA COM2 befindet sich an 36 Positionen im subtelomerischen Bereich. Die COM2-Bänder liegen mit Ausnahme des Chromosoms 1 jeweils nur in einem Arm. Im Chromosom 1 wurden sowohl im langen als auch im kurzen Arm, interkalare COM2-Bänder und im langen Arm zudem ein subtelomerisches COM2-Band nachgewiesen. Auch dies deutet darauf hin, dass hier Chromosomenmutationen stattgefunden haben. In 21 der COM2-Bänder (ca. 58%) wurde zugleich DAPI-positives Heterochromatin nachgewiesen. Der COM2-Index zeigt mit $COM2i = 2,1\%$ einen moderaten Wert.

In der Population aus dem Tal des Rio Aragón (Rö 10568) wurde eine Chromosomenzahl von $2n = 98$ ermittelt. Nur in acht Chromosomen kommen im subtelomerischen Bereich Stellen mit 45S rDNA und gleichzeitig Chromomycin-positives Heterochromatin vor. Von den 98 Chromosomen sind 14 submetazentrisch, so dass folgende Karyotypformel zustande kommt: $80m\ 10sm\ SAT: 4m\ 4sm$ (Tabelle 3; Abb. 44).

Aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 578,8\ \mu m$ ergibt sich eine für polyploide Arten übliche Mittlere Chromosomenlänge von $Lm = 5,9\ \mu m$. Die Werte für den Größengradient-Index ($Gi = 53,1\%$) und den Symmetrie-Index ($Si = 71,8\%$) liegen ebenfalls im mittleren Bereich bezüglich der hochpolyploiden Arten der Untergattung.

Die Ausdehnung der chromosomalen Satelliten ist sehr gering, woraus sich ein vergleichsweise hoher Satelliten-Index von $SATi = 7,8$ ergibt und niedrige Werte für die CMA- und 45S-Indizes von $Hi(C) = 0,6\%$ und $45Si = 0,4\%$ resultieren. Außer in den NORs wurden in zwei weiteren Chromosomen Chromomycin-Bänder im subtelomerischen Bereich gefunden (Chromosomen 25 und 40), die jedoch wahrscheinlich keine NORs anzeigen.

Insgesamt wurden in 52 Chromosomen DAPI-Bänder in jeweils einem Arm nachgewiesen. Für den DAPI-Index ergibt sich ein Wert von $Hi(D) = 4,6\%$.

Wie bereits in den anderen Populationen von *H. pratense* subsp. *ibericum* wurden auch hier insgesamt 14 Stellen mit 5S rDNA nachgewiesen. Davon liegen acht in den für die meisten Arten der Untergattung *Pratavenastrum* charakteristischen Positionen in den Armen ohne Satellit der Satellitenchromosomen. Die anderen sechs befinden sich in Nicht-Satellitenchromosomen. Der 5S-Index liegt mit $5Si = 1,1\%$ im üblichen Bereich.

Die Satelliten-DNA COM2 kommt in 62 Positionen im subtelomerischen Bereich vor. Insgesamt 32 der COM2-Bänder (ca. 52%) sind zugleich DAPI-positiv. Der COM2-Index ist mit $COM2i = 3,8\%$ relativ hoch.

3.1.4.5.2.4 *H. pratense* subsp. *amethysteum*

Verbreitung: Bei *H. pratense* subsp. *amethysteum* handelt es sich um eine endemische Unterart der zentralen und östlichen Pyrenäen, zu der auch die in der 'Flora europaea'

(vgl. HOLUB 1980a) als '*Avenula pungens*' und '*A. requienii*' verstandenen Pflanzen zu stellen sind.

Ökologie: Die subsp. *amethysteum* kommt im montanen Bereich in Trockenrasen auf Mergel, Schiefer und amphibolitischen Gestein vor.

Chromosomenzahlen: Für *H. pratense* subsp. *amethysteum* existieren offenbar keine früheren Chromosomenzählungen in der Literatur (vgl. RÖSER 1998). In früheren eigenen Zählungen (unveröffentlicht) wurde eine Chromosomenzahl von $2n = 18x = 126 + 3B$ ermittelt.

Karyologie: Von *H. pratense* subsp. *amethysteum* wurden drei Populationen aus den Ostpyrenäen und ihrem Vorland, d.h. aus Andorra (Rö 3990), aus Spanien (Rö 4013) und aus Frankreich (Rö 4015), karyologisch untersucht. Die Chromosomensätze der subsp. *amethysteum* sind durch das Fehlen bzw. das Vorkommen von allenfalls wenigen und dann sehr schmalen DAPI-Bändern deutlich von allen anderen hier untersuchten hochpolyploiden Taxa unterschieden.

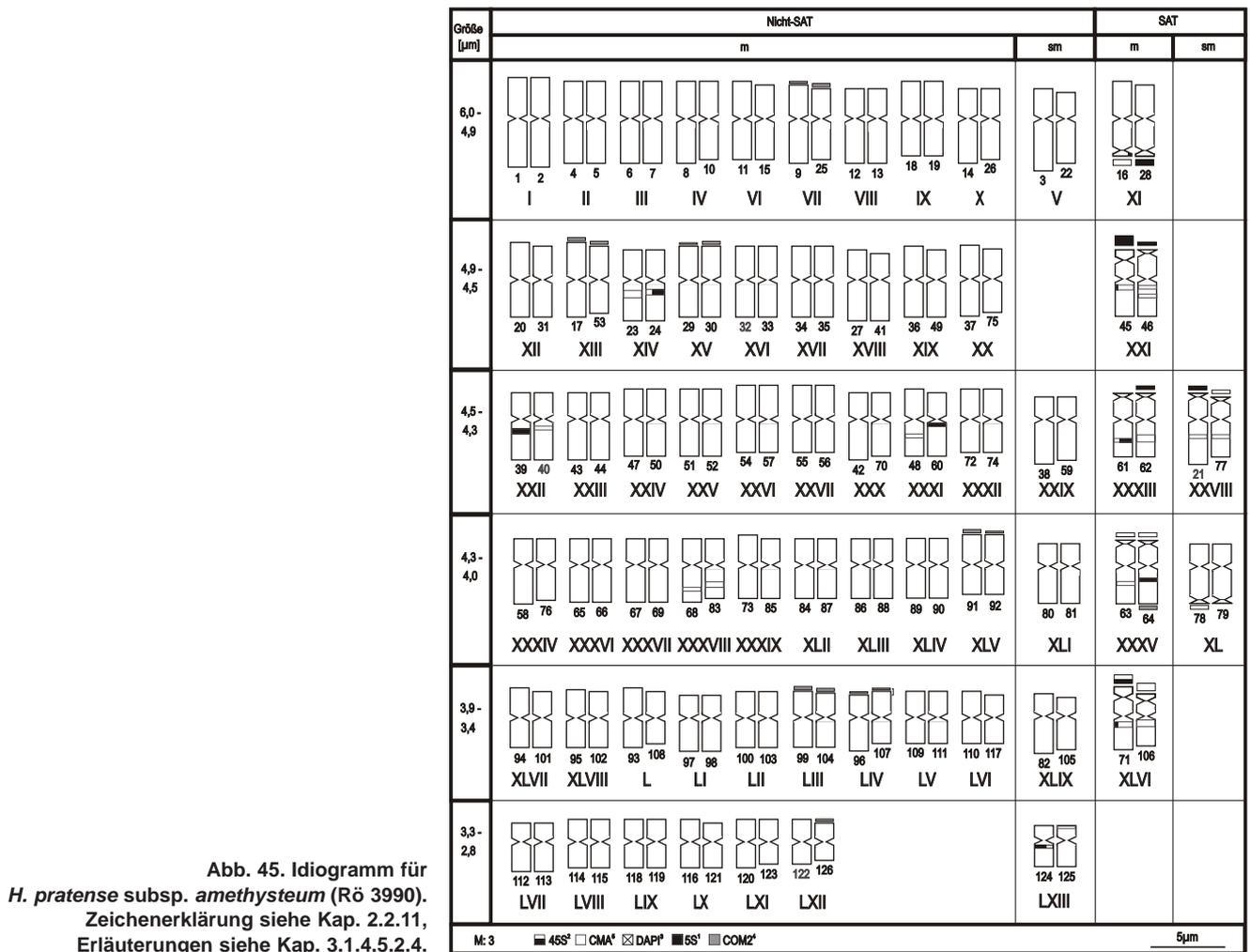
In der Population aus Andorra (Rö 3990) wurden unter $2n = 126$ insgesamt 14 submetazentrische Chromosomen ermittelt. Die 45S rDNA ließ sich an insgesamt 16 Orten nachweisen, von denen aber nur 14 entweder Chromomycin-positiv oder durch eine sekundäre Einschnürung gekennzeichnet und als NORs anzusehen sind. Vier dieser Satellitenchromosomen sind submetazentrisch. Es ergibt sich folgende Karyotypformel für den Chromosomensatz: $102m\ 10sm\ SAT: 10m\ 4sm$ (Tabelle 3; Abb. 45; Tafel 7: C).

Aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 537,5\ \mu m$ resultiert eine Mittlere Chromosomenlänge von $Lm = 4,3\ \mu m$. Durch das Vorkommen des sehr kleinen Chromosoms 126 ist der Größengradient-Index mit $Gi = 41,7\%$ gering. Im Vergleich zu den anderen hochpolyploiden Taxa dieser Untergattung ist der Chromosomensatz dieser Population jedoch sehr symmetrisch (hoher $Si = 79,0\%$).

Aufgrund der moderaten Ausdehnung der chromosomalen Satelliten ergeben sich für den Satelliten-, den CMA- und den 45S-Index Werte im mittleren Bereich [$SATi = 5,5$; $Hi(C) = 0,8\%$; $45Si = 1,0\%$]. Außerhalb der 14 NORs wurden in den Chromosomen 124 im interkalaren und im Chromosom 125 im subtelomerischen Bereich 45S rDNA-Bänder gefunden. Da sie jedoch weder Chromomycin-positiv sind, noch eine sekundäre Einschnürung zeigen, sind sie nicht als NORs anzusehen (siehe Kap. 4.2.2).

Die insgesamt 19 Stellen mit 5S rDNA ergeben einen moderaten 5S-Index von $5Si = 1,1\%$. Zehn der Satellitenchromosomen tragen ein 5S rDNA-Band im Arm ohne Satellit. Das Satellitenchromosom 46 besitzt gleichzeitig zwei 5S rDNA-Bänder. Die übrigen acht kommen interkalar in den langen Armen von Nicht-Satellitenchromosomen vor.

Die Satelliten-DNA COM2 befindet sich nur an 14 Positionen in subtelomerischen Chromosomenbereichen, davon liegen sieben in kurzen Armen und eines in einem langen Arm.



Die Chromosomen 17, 53, 91, 92, 107 und 126 mit jeweils gleichlangen Armen ($r = 1$) besitzen ebenfalls je ein COM2-Band. Der COM2-Index ist mit $COM2i = 0,5\%$ sehr niedrig.

DAPI-Bänder kommen in den Chromosomen dieser Population nicht vor.

In der Population aus Spanien (Rö 4013) wurden unter $2n = 126$ insgesamt 16 submetazentrische Chromosomen ermittelt. Die 45S rDNA liegt an insgesamt 12 Orten. Chromomycin-positives Heterochromatin konnte – vermutlich präparatebedingt – nicht nachgewiesen werden. Nur in sechs der zwölf 45S rDNA-Hybridisierungsstellen liegt eine nachweisbare sekundäre Einschnürung. Ein Vergleich mit der Population aus Andorra (s.o.) legt nahe, dass es sich bei den 45S rDNA-Bändern im subtelerischen Bereich von zwölf Chromosomen dennoch um die NORs handelt. Wiederum sind vier dieser Chromosomen submetazentrisch. Folgende Karyotypformel lässt sich daher für den Chromosomensatz angeben: $102m\ 12sm\ SAT: 8m\ 4sm$ (Tabelle 3; Abb. 46).

Aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 596,3\ \mu m$ ergibt sich eine Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 4,7\ \mu m$. Die Längenunterschiede zwischen den Chromosomen von $l = 6,0-2,3$ sind verhältnismäßig ausgeprägt,

so dass sich ein niedriger Größengradient-Index von $G_i = 37,5\%$ ergibt. Sowohl bezüglich der Mittleren Chromosomenlänge, der Varianz von Chromosomenlängen als auch bezüglich der hohen Symmetrie der Chromosomensätze (hier $S_i = 79,1\%$) zeigen die Populationen aus Andorra und aus Spanien weitgehende Übereinstimmung.

Die chromosomalen Satelliten sind etwas ausgedehnter als in der andorranischen Population ($SAT_i = 4,0$). Der Anteil von 45S rDNA-Bändern an der Gesamtlänge des Chromosomensatzes ($45S_i = 1,0\%$) liegt jedoch wie bei dieser im mittleren Bereich der hochpolyploiden Arten der Untergattung.

DAPI-Bänder kommen nur in den zwei Chromosomen 7 und 29 vor, der DAPI-Index ist $Hi(D) = 0\%$.

Die insgesamt 16 5S rDNA-Stellen sind als sehr schmale Bänder ausgebildet, so dass sich daraus ein relativ niedriger 5S-Index von $5S_i = 0,7\%$ ergibt. Wie in der andorranischen Population tragen zehn der Satellitenchromosomen ein 5S rDNA-Band im langen Chromosomenarm. Die übrigen sechs kommen interkalar in den langen Armen von Nicht-Satellitenchromosomen vor.

In der Population aus Frankreich (Rö 4015) wurden Chromosomenzahlen von $2n = 126$ und 130 ermittelt. Der Satz mit

ERGEBNISSE

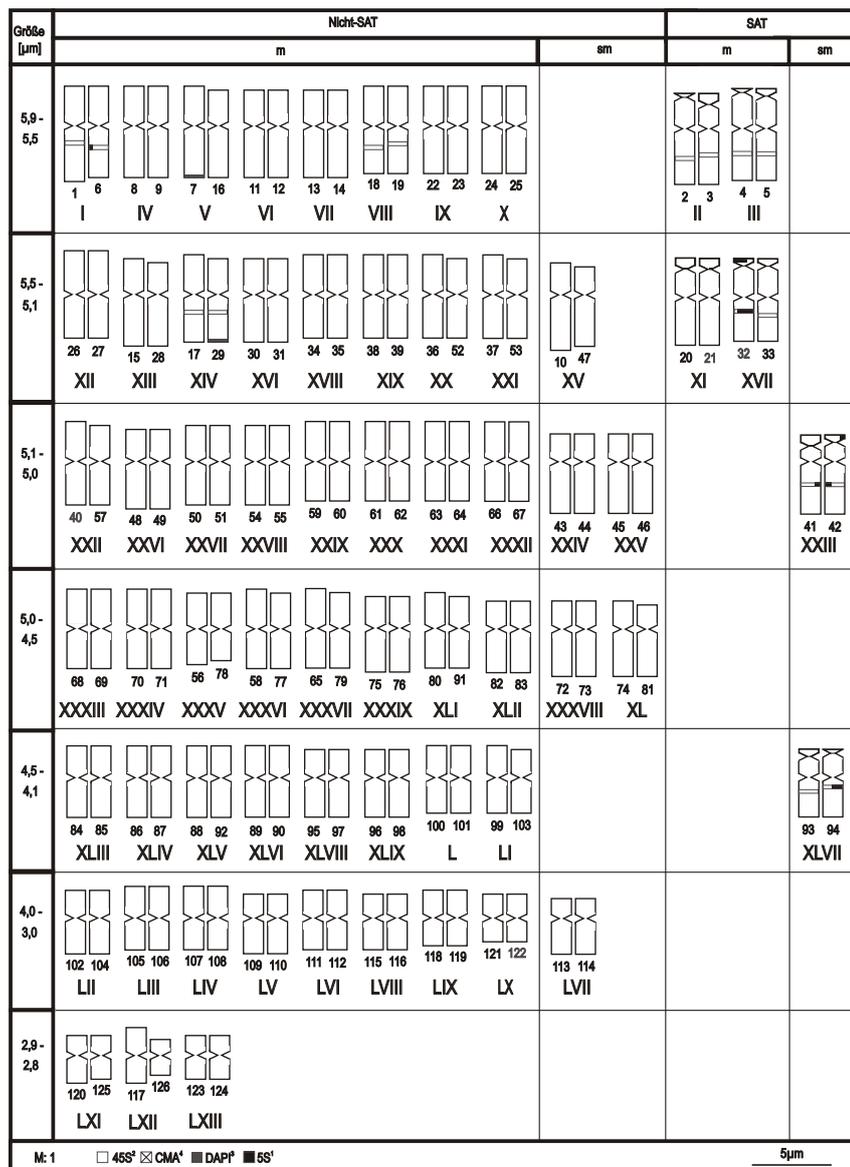


Abb. 46. Idiogramm für *H. pratense* subsp. *amethysteum* (Rö 4013). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.5.2.4.

$2n = 130$ Chromosomen wurde karyologisch näher untersucht. Die 45S rDNA befindet sich an insgesamt 15 Orten. Diese enthalten mit Ausnahme der Chromosomen 4 und 75 Chromomycin-positives Heterochromatin. In diesen beiden Chromosomen wurde jedoch in den Bereichen der 45S rDNA-Hybridisierungsstellen eine deutliche sekundäre Einschnürung nachgewiesen, so dass dieser Chromosomensatz wahrscheinlich durch insgesamt 15 NORs gekennzeichnet ist. Von den 20 submetazentrischen Chromosomen tragen sechs eine NOR. Folgende Karyotypformel kann daher für diesen Chromosomensatz angegeben werden: 101m 14sm SAT: 9m 6sm (Tabelle 3; Abb. 47).

Bezüglich der Mittleren Chromosomenlänge ($L_m = 4,9$ µm), des sehr niedrigen Größengradient-Index ($G_i = 26,7\%$) und des relativ hohen Symmetrie-Index ($S_i = 77,0\%$) zeigt diese Population klare Übereinstimmung mit den beiden anderen untersuchten Herkünften der subsp. *amethysteum*.

Dies gilt auch für die Länge der chromosomalen Satelliten ($SAT_i = 4,3$) und den proportionalen Anteil der Chromomycin- und 45S rDNA-Bänder [$Hi(C) = 0,9\%$; $45Si = 1,1\%$] im gesamten Chromosomensatz.

Im Gegensatz zu den beiden anderen Populationen, in denen keine bzw. nur zwei DAPI-Bänder auftreten, wurde hier DAPI-positives Heterochromatin in insgesamt 22 Chromosomen nachgewiesen. Die DAPI-Bänder sind allerdings sehr schmal und der daraus resultierende DAPI-Index mit $Hi(D) = 1,1\%$ gering.

Die Satelliten-DNA COM2 konnte in den Herkünften Rö 4013 und Rö 4015 vermutlich präparatebedingt nicht nachgewiesen werden.

Die insgesamt 18 Orte der 5S rDNA bedingen einen 5S-Index von $5Si = 1,4\%$. Mit Ausnahme des Chromosoms 129 besitzen alle Satellitenchromosomen im Arm ohne Satellit ein 5S rDNA-Band. Die übrigen 5S rDNA-Bänder liegen in den Chromosomen der Paare XXVI und XXXI.

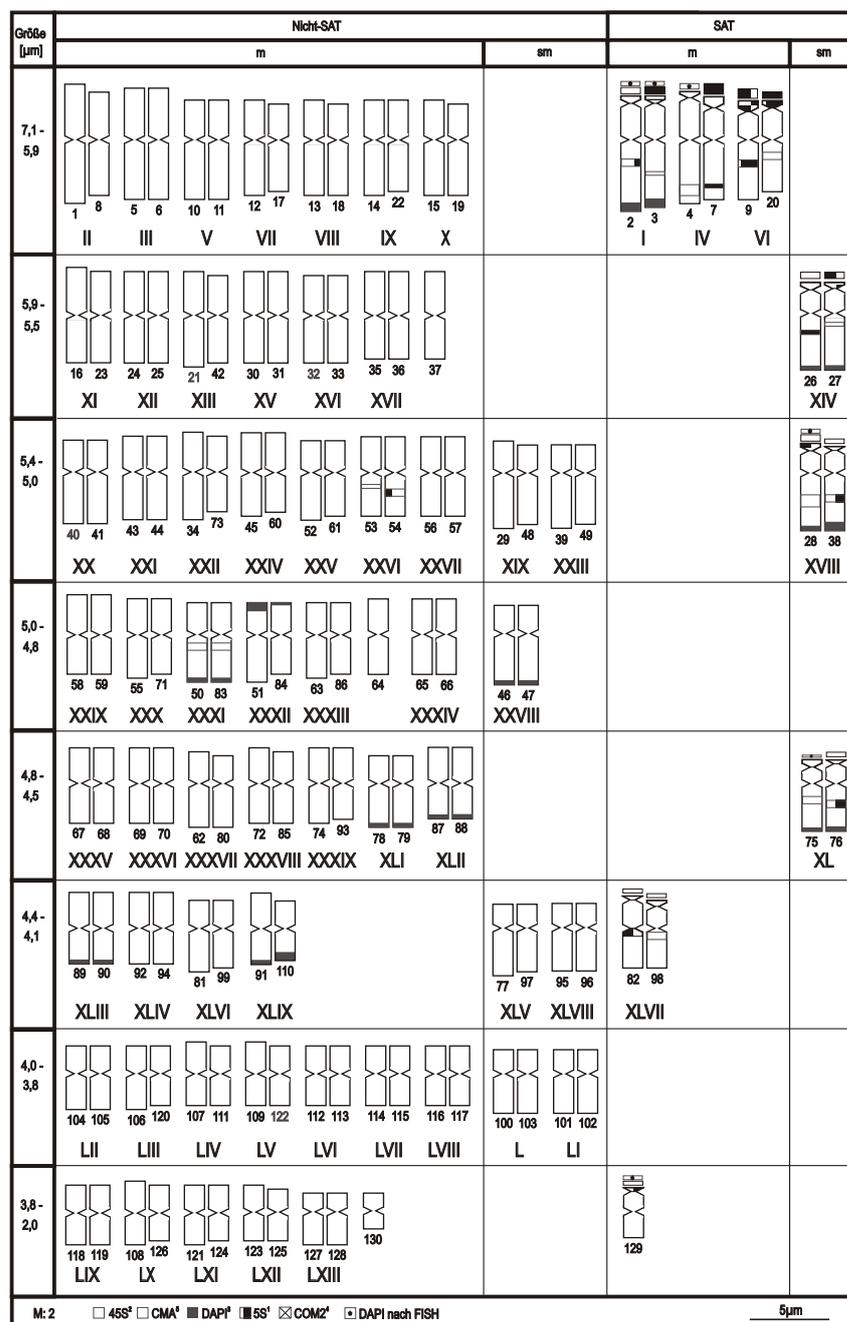


Abb. 47. Idiogramm für *H. pratense* subsp. *amethysteum* (Rö 4015). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.5.2.4.

3.1.4.5.2.5 *H. pratense* s.l.

Die Pflanzen der Population vom Mt. Ventoux (Rö 10633) lassen sich keiner der beschriebenen Unterarten von *H. pratense* zuordnen. Sie sind morphologisch intermediär zwischen den subspp. *pratense* und *amethysteum* (vgl. ROMERO ZARCO 1989). Möglicherweise handelt es sich um eine Hybridpopulation zwischen beiden Unterarten.

Karyologie: Von *H. pratense* s.l. wurden Chromosomenzahlen von $2n = 120 \pm 2$ und 130 gefunden. Der Satz mit $2n = 130$ Chromosomen wurde karyologisch näher untersucht.

Darin konnten 39 submetazentrische Chromosomen ermittelt werden. Die 45S rDNA liegt in den sublomerischen Bereichen von 10 Chromosomen, die gleichfalls durch eine sekundäre Einschnürung gekennzeichnet sind. Vier der zehn Satellitenchromosomen sind submetazentrisch. Es ergibt sich folgende Karyotypformel für diesen Chromosomensatz: 85m 35sm SAT: 6m 4sm (Tabelle 3; Abb. 48).

Aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 714,8 \mu\text{m}$ resultiert eine für polyploide Arten der Untergattung übliche Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 5,5 \mu\text{m}$. Längenunterschiede zwischen den Chromosomen sind relativ groß, so dass sich ein vergleichsweise niedriger Größengradient-

ERGEBNISSE

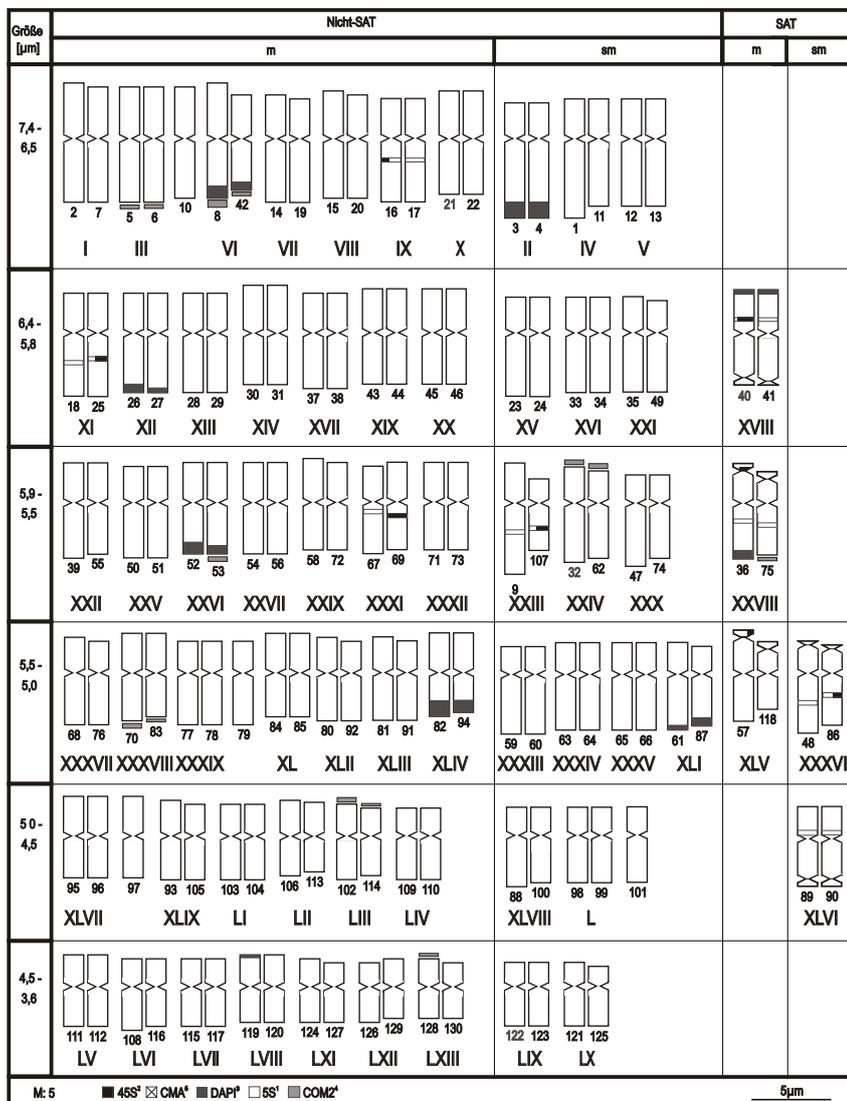


Abb. 48. Idiogramm für *H. pratense* s.l. (Rö 10633). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.5.2.5.

Index von $G_i = 46,7\%$ ergibt. Durch die hohe Zahl von 39 submetazentrischen Chromosomen kommt ein verhältnismäßig geringer Symmetrie-Index von $S_i = 69,9\%$ zustande.

Die Ausdehnung chromosomaler Satelliten bedingt einen moderaten Satelliten-Index von $SAT_i = 5,5$. Die nur zehn Stellen der 45S rDNA in den Chromosomen ergeben einen relativ geringen 45S-Index mit $45S_i = 0,6\%$. Chromomycinpositives Heterochromatin konnte an diesen Stellen im Präparat nicht nachgewiesen werden.

Der Chromosomensatz dieser Population enthält nur 16 DAPI-Bänder. Daraus resultiert ein sehr niedriger DAPI-Index von $Hi(D) = 1,2\%$.

Die 16 schmalen Bänder der 5S rDNA ergeben den niedrigen 5S-Index von $5S_i = 0,6\%$. Mit Ausnahme des Paares XLV besitzen alle Satellitenchromosomen im Arm ohne Satellit ein 5S rDNA-Band. Von den anderen 5S rDNA-Bändern liegen sechs in den metazentrischen Chromosomen der Paare IX, XI und XXXI und zwei in den submetazentrischen Chromosomen 9 und 107.

Die Satelliten-DNA COM2 befindet sich in 13 Positionen im subtelerischen Bereich der Chromosomen. Durch ihre geringe Anzahl ergibt sich der niedrige COM2-Index von $COM2_i = 0,4\%$.

3.1.4.5.3 *H. praeustum* subsp. *praeustum*

Verbreitung: *Helictotrichon praeustum* ist eine charakteristische südostalpin verbreitete Art, die von den Dolomiten und dem Monte Baldo an ostwärts verbreitet ist und in den Julischen und Karnischen Alpen auch Slowenien erreicht. In den Zentralalpen kommt sie nur in Nord- und Südtirol vor. Nach SAUER & CHMELITSCHKE (1976) kommt neben der subsp. *praeustum* eine weitere Unterart, die subsp. *pseudoviolaceum* vor, deren Verbreitungsgebiet sich auf die Karwendel- und Samnaungruppe, der Ötztaler Alpen und der Dolomiten beschränkt.

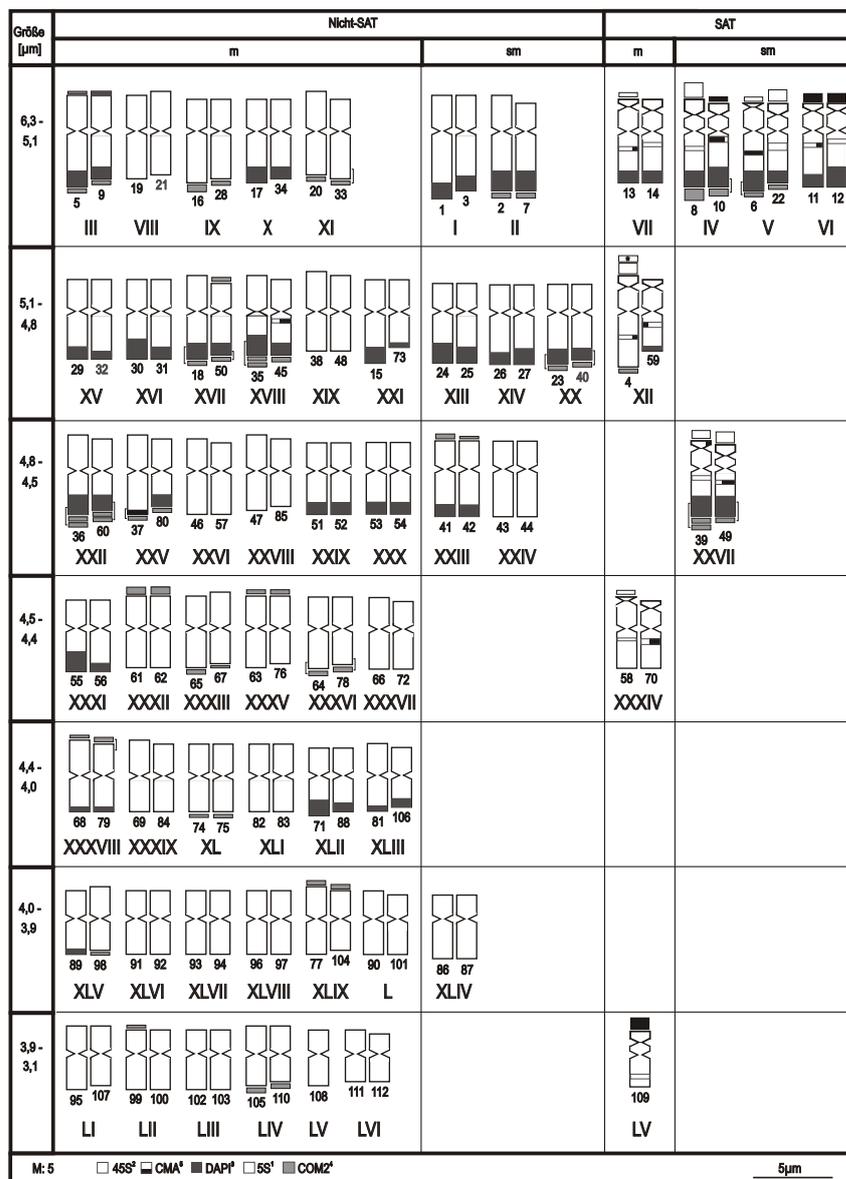


Abb. 49. Idiogramm für *H. praeustum* subsp. *praeustum* (W 10). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.5.3.

Ökologie: Die hier untersuchte subsp. *praeustum* kommt in hochmontanen bis subalpinen, wärmebegünstigten Rasen-, Felsrasen- und Zwergstrauchgesellschaften über kalkreichen Unterlagen vor (CONERT 1976-1998).

Chromosomenzahlen: Für *H. praeustum* wurden in früheren Untersuchungen Chromosomenzahlen von $2n = 18x = \pm 126$ bis $20x = 147-154$ gefunden (vgl. RÖSER 1998).

Karyologie: Von *H. praeustum* wurden zwei Populationen aus den italienischen Alpen, eine aus den Dolomiten, Prov. Bozen (W 10) und eine vom Monte Baldo, Prov. Verona (Rö 10232) karyologisch untersucht.

Für die Population aus den Dolomiten (W 10) wurden Chromosomenzahlen von $2n = 112$ festgestellt. In 15 Chromosomen liegt die 45S rDNA im subtelomerischen Bereich.

Mit Ausnahme der Chromosomen 14 und 59 wurde in diesen Orten Chromomycin-positives Heterochromatin nachgewiesen. Da in diesen beiden Chromosomen jedoch eine sekundäre Einschnürung nachgewiesen wurde, handelt es sich wahrscheinlich bei allen 15 45S rDNA-Bändern um NORs. Von den insgesamt 24 submetazentrischen Chromosomen sind acht Satellitenchromosomen. Es ergibt sich folgende Karyotypformel: $81m\ 16sm\ SAT: 7m\ 8sm$ (Tabelle 3; Abb. 49).

Aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 512,5\ \mu m$ ergibt sich eine Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 4,6\ \mu m$. Aufgrund des relativ kleinen Chromosoms 112 ($3,0\ \mu m$) folgt ein vergleichsweise niedriger Größengradient-Index von $G_i = 46,2\%$. Die Chromosomen dieses Satzes zeigen eine im Vergleich durchschnittliche Symmetrie ($S_i = 71,0\%$).

Die chromosomalen Satelliten sind relativ groß. Da sich alle zudem in den kurzen Armen befinden, ist der Satelliten-

ERGEBNISSE

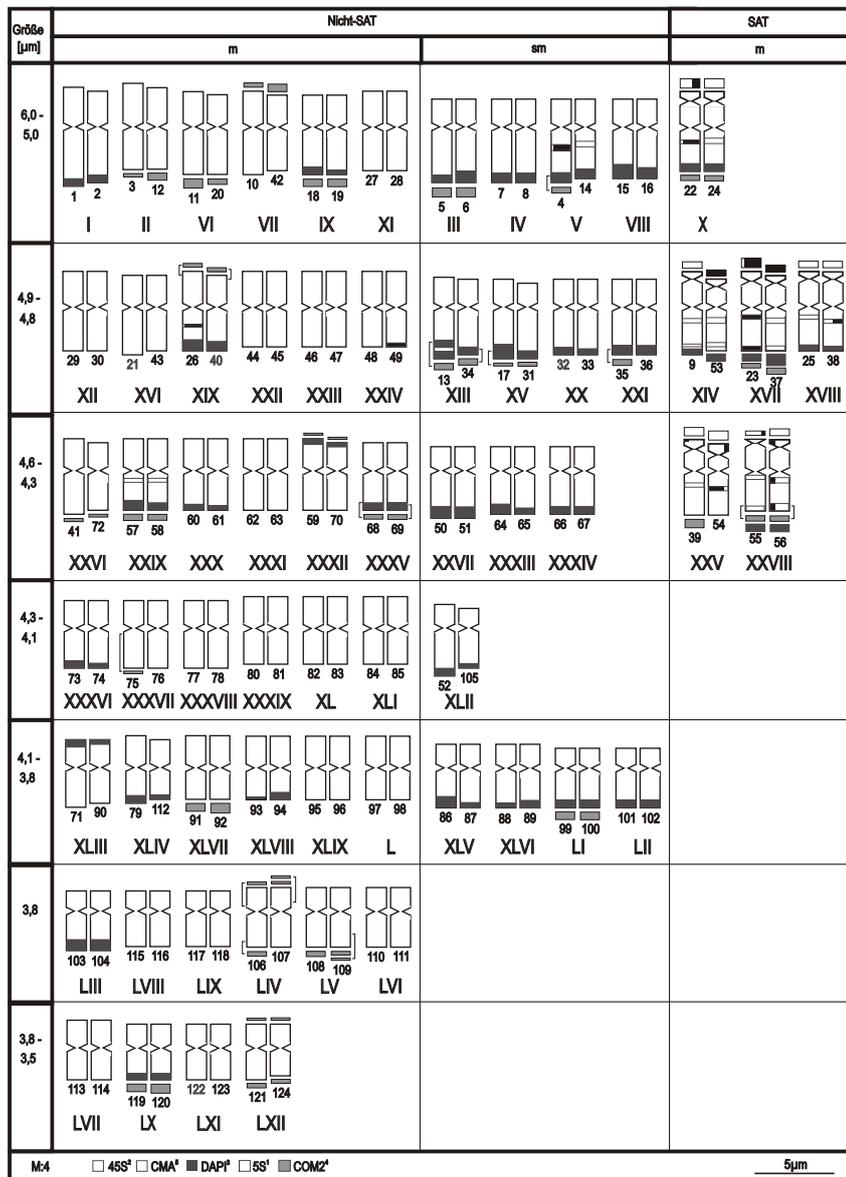


Abb. 50. Idiogramm für *H. praeustum* subsp. *praeustum* (Rö 10232). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.5.3.

Index mit SATi = 2,0 sehr niedrig. Die Chromomycin- und 45S rDNA-Bänder dieser Stellen sind vergleichsweise stark ausgedehnt, was sich in hohen CMA- und 45S-Indizes von $Hi(C) = 1,6\%$ und $45Si = 1,8\%$ ausdrückt.

Im Chromosomensatz von *H. praeustum* der Population aus den Dolomiten wurden insgesamt 55 zumeist sehr ausgedehnte DAPI-Bänder nachgewiesen. Diese befinden sich mit Ausnahme des Chromosoms 9, das in beiden Armen DAPI-Bänder besitzt und dem Chromosom 68, mit gleichlangen Armen, ausschließlich in den langen Chromosomenarmen. Der DAPI-Index ist durch die starke Ausdehnung der DAPI-Bänder mit $Hi(D) = 8,9\%$ sehr hoch.

Alle 15 Satellitenchromosomen und zwei weitere Nicht-Satellitenchromosomen besitzen im langen Arm ein 5S rDNA-Band. Da diese Bänder relativ schmal sind, ergibt sich ein 5S-Index von nur $5Si = 0,9\%$.

Die Satelliten-DNA COM2 befindet sich an 47 Positionen im subtelomerischen Bereich. In den Chromosomen 35, 36, 39 und 60 kommt sie – wie bei den beiden Unterarten von *H. gervaisii* – als Doppelbande vor. Die Chromosomen 5 und 50 enthalten in beiden Armen COM2-Bänder. In 20 Positionen (ca. 43%) sind die Orte der COM2-Bänder zugleich DAPI-positiv. Der COM2-Index beträgt $COM2i = 2,5\%$.

Für die Population vom Monte Baldo (Rö 10232) wurden Chromosomenzahlen von $2n = 124$ und 126 ermittelt. Der Satz mit $2n = 124$ Chromosomen wurde karyologisch und cytogenetisch näher untersucht. In zwölf Chromosomen liegt die 45S rDNA in subtelomerischen Bereichen, die durchweg Chromomycin-positives Heterochromatin aufweisen und offenbar die NORs dieses Satzes sind. Insgesamt 32 Nicht-Satellitenchromosomen sind submetazentrisch. Folgende Karyotypformel kann damit für diesen Chromosomensatz angegeben werden: $80m\ 32sm\ SAT: 12m$ (Tabelle 3; Abb. 50).

Aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 548,4 \mu\text{m}$ ergibt sich eine Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 4,4 \mu\text{m}$. Aus den unterschiedlichen Chromosomenlängen von $l = 6,3-3,3 \mu\text{m}$ resultiert ein mittlerer Größengradient-Index von $G_i = 52,0\%$. Da hier keine der Satellitenchromosomen, dafür insgesamt 32 Nicht-Satellitenchromosomen, submetazentrisch sind, besitzen beide Herkünfte von *H. praeustum* subsp. *praeustum* annähernd gleiche Symmetrie-Indizes ($S_i = 70,3\%$).

Die chromosomalen Satelliten sind wiederum relativ ausgedehnt, woraus sich ein vergleichsweise niedriger Satelliten-Index von $SAT_i = 3,1$ ergibt. Obwohl nur zehn Satellitenchromosomen vorliegen, die Chromomycin- und 45S rDNA-Bänder enthalten, liegen die Werte für den CMA- und den 45S-Index mit $Hi(C) = 45S_i = 1,2\%$ dennoch im mittleren Bereich.

Im Chromosomensatz der Population vom Monte Baldo wurden insgesamt 69 DAPI-Bänder nachgewiesen. Außer in den Chromosomen der Paare XXXII, XLIII und XLVIII liegen diese in den langen Armen. Letzteres Paar hat gleiche Armlängen. Alle submetazentrischen Chromosomen besitzen DAPI-Bänder. Im Chromosom 13 kommen gleich zwei DAPI-Bänder im langen Arm vor. Der DAPI-Index ist durch die starke Ausdehnung der DAPI-Bänder mit $Hi(D) = 6,3\%$ ebenfalls sehr hoch.

Wiederum alle Satellitenchromosomen weisen im Arm ohne Satellit ein 5S rDNA-Band auf. Weitere 5S rDNA-Bänder kommen in den submetazentrischen Chromosomen 4 und 14 sowie den metazentrischen Chromosomen 26, 57 und 58 vor. In den Satellitenchromosomen der Paare XIV, XVII und XXVIII liegen weitere 5S rDNA-Bänder jeweils im subtelomerischen Bereich der langen Arme. Der Wert für den 5S-Index liegt mit $5S_i = 1,2\%$, verglichen mit den anderen hochpolyploiden Arten dieser Untergattung, im mittleren Bereich.

Die Satelliten-DNA COM2 befindet sich an 59 Positionen. In den Chromosomen 75, 106, 107 und 109 befindet sie sich interkalar, in den weiteren Chromosomen im \pm subtelomerischen Bereich. In den Chromosomen 107 und 109 kommt sie als Doppelbänder vor. Die Chromosomen 106, 121 und 124 besitzen in beiden Armen COM2-Bänder. In 26 Positionen (ca. 46%) sind die Orte der COM2-Bänder zugleich DAPI-positiv. Der COM2-Index liegt mit $COM2_i = 3,0\%$ im mittleren Bereich.

3.1.4.6 *H. adsurgens*-Gruppe

Das Gesamtareal der *H. adsurgens*-Gruppe ist disjunkt-eurasisch. Das westliche Teilareal umfasst das östliche Mitteleuropa, Südosteuropa und das nördliche Kleinasien in denen die zwei hier untersuchten Arten *H. adsurgens* und *H. planiculme* vorkommen. Das östliche Teilareal entspricht dem Verbreitungsgebiet von *H. dahuricum* (KOM.) KITAG., einer Art, die in Ostasien vom Baikalseegebiet bis Kamtschatka und über die Mongolei und Nordostchina bis zur Korea-Halbinsel verbreitet ist (HONDA 1930, YURTSEV 1964,

TZVELEV 1976, MA 1983, PROBATOVA 1985, WU & KUO 1987, MALYSHEV & PESHKOVA 1990). Zwischen beiden Teilarealen liegt eine Lücke von ca. 3200 km. Nach LANGE (1995a) wird *H. dahuricum* aufgrund des Fehlens der für die anderen beiden Arten charakteristischen Struktur der Blattspreitenepidermis jedoch nicht zur *H. adsurgens*-Gruppe gerechnet. Alle drei Arten sind hochpolyploid mit zumeist einer Ploidiestufe von $18x$. Für *H. dahuricum* wird unter Berufung auf eine Chromosomenzählung durch ZHUKOVA (1969) gelegentlich auch die Zahl von $2n = 4x = 28$ wiedergegeben (vgl. LANGE 1995a), jedoch wurde diese Angabe durch ZHUKOVA & PETROVSKY (1975) korrigiert, da eine Fehlbestimmung des Materials zugrunde lag.

3.1.4.6.1 *H. adsurgens*

Verbreitung: *Helictotrichon adsurgens* besitzt einen karpatisch-balkanischen Verbreitungsschwerpunkt. Die meisten Vorkommen liegen in den südlich des Nördlichen Karpatenbogens liegenden Gebirgen und Hochländern, die das Alföld und das rumänische Donautiefland umgeben (Ost- und Südkarpaten, Siebenbürgen, ungarische Hügelländer, Ost- und Südostausläufer der Alpen). Ein isoliertes Vorkommen liegt in der Kolchis, d.h. im Pontischen Gebirge in der nordöstlichen Türkei (vgl. LANGE 1995a).

Ökologie: *Helictotrichon adsurgens* kommt in thermophilen Rasengesellschaften und offenen Kiefernwäldern von der kollinen bis zur (hoch-)montanen, seltener bis zur subalpinen Stufe vor. Für eine infraspezifische Gliederung von *H. adsurgens* wurden zwar schon verschiedene Vorschläge unterbreitet (u.a. HOLUB 1961, 1977; SAUER & CHMELITSCHKE 1976; LANGE 1995a), eine wirklich überzeugende Lösung der taxonomischen Probleme ist jedoch erst, ähnlich wie bei der *H. blauii*-Gruppe, von der kritischen Revision des gesamten Formenkreises zu erwarten.

Chromosomenzahlen: Für *H. adsurgens* werden Chromosomenzahlen von $2n = 15x, 16x, 17x$ und $18x = \pm 100, \pm 112, \pm 116$ und $\pm 120-126-129$ angegeben (vgl. RÖSER 1998).

Karyologie: Im Chromosomensatz von *H. adsurgens* aus dem Retezat-Gebirge in Rumänien (Rö 9575) konnten unter den $2n = 126$ insgesamt 20 submetazentrische Chromosomen festgestellt werden. Die 45S rDNA liegt im subtelomerischen Bereich von 14 und im interkalaren Bereich von weiteren vier Chromosomen (2, 26, 37, 114), bei zwei von ihnen in beiden Armen. Chromomycin-positives Heterochromatin und sekundäre Einschnürungen konnten in den Bereichen der 45S rDNA-Hybridisierungsstellen – vermutlich präparatbedingt – in dieser Untersuchung nicht nachgewiesen werden. Für die gleiche Population wurden in einer separaten Färbung mit den Fluorochromen Chromomycin und DAPI

ERGEBNISSE

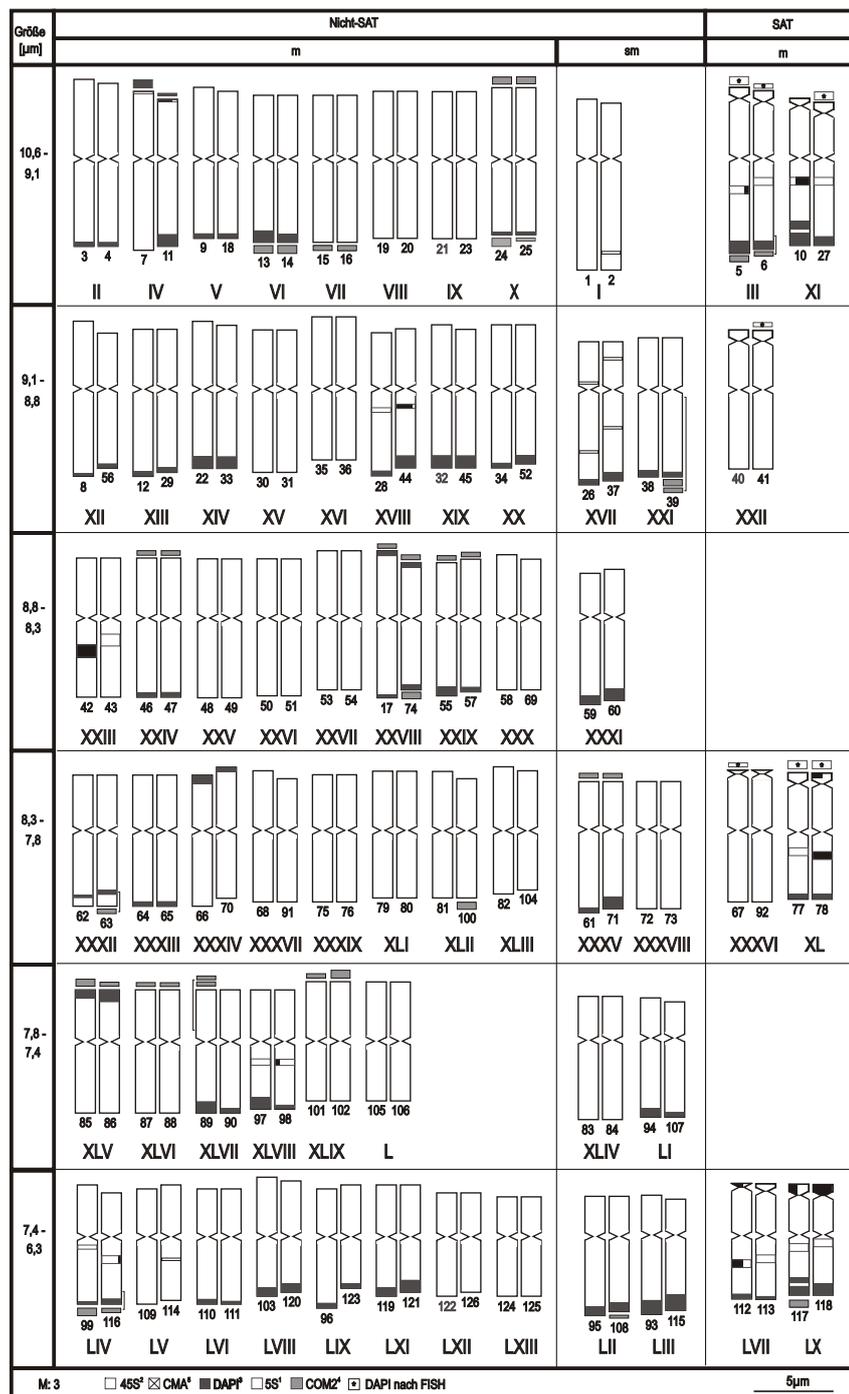


Abb. 51. Idiogramm für *H. adsurgens* (Rö 9575). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.6.1.

insgesamt jedoch 14 Chromomycin-positive Bänder im subtelomerischen Bereich nachgewiesen. Unter der Annahme, dass die 14 Stellen der 45S rDNA in den subtelomerischen Bereichen demzufolge die NORs des untersuchten Chromosomensatzes darstellen, ergibt sich folgende Karyotypformel: 92m 20sm SAT: 14m (Tabelle 3; Abb. 51).

Da die Chromosomen der untersuchten Metaphaseplatte nicht vollständig kondensiert vorliegen (Übergang von der Pro- zur Metaphase) ergibt sich eine große Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 8,3 \mu\text{m}$ ($L = 1045,8 \mu\text{m}$). Die

Längenvarianz der Chromosomen ist für hochpolyploide Arten relativ gering, was einen vergleichsweise hohen Größengradient-Index von $G_i = 58,1\%$ bedingt. Der Symmetrie-Index liegt mit $S_i = 75,2\%$ im mittleren Bereich

Die Ausdehnung der chromosomalen Satelliten ergibt den moderaten Satelliten-Index von $SAT_i = 6,2$. Trotz der weiteren sechs, jedoch schmalen interkalaren 45S rDNA-Bänder, in den Chromosomen 26 und 37 sogar in beiden Armen vorkommend, liegt der Wert für den 45S-Index mit $45S_i = 0,9\%$ ebenfalls im mittleren Bereich.

Insgesamt wurden 79 DAPI-Bänder nachgewiesen. Diese befinden sich in den Chromosomen 11, 17 und 74 in beiden Armen. Ansonsten liegen sie jeweils nur in einem und mit Ausnahme der Chromosomen 7, 66, 70, 85 und 86 im langen Arm. Die Satellitenchromosomen 10 und 117 besitzen im langen Arm zwei DAPI-Bänder. Trotz der relativ zahlreichen DAPI-Bänder ergibt sich aufgrund ihrer z.T. geringen Ausdehnung ein vergleichsweise niedriger DAPI-Index von $Hi(D) = 3,1\%$.

Von den 20 Bändern der 5S rDNA liegen zehn in den Satellitenchromosomen im Arm ohne Satellit und zehn in Nicht-Satellitenchromosomen. Der 5S-Index beträgt $5Si = 0,8\%$.

Die Satelliten-DNA COM2 liegt an 35 Positionen. Mit Ausnahme der Chromosomen 39, 63, 89 und 116 liegen diese im subtelomerischen Bereich. Nur die Chromosomen 24, 25 und 74 besitzen in beiden Armen COM2-Bänder, die anderen jeweils nur in einem Arm. Insgesamt 17 Stellen (ca. 49%) der Satelliten-DNA COM2 sind zugleich DAPI-positiv. Der COM2-Index ist mit $COM2i = 1,1\%$ niedrig.

3.1.4.6.2 *H. planiculme*

Verbreitung: Das Gesamtareal von *Helictotrichon planiculme* ist bis jetzt nicht vollständig bekannt. Mit Sicherheit kommt diese Art in den Ostsudeten, den Beskiden, der Tatra sowie den Waldkarpaten vor (vgl. SAUER & CHMELITSCHEK 1976, LANGE 1995a). In den Ost- und Südkarpaten sowie im nördlichen Vorland der Tatra existieren offenbar Übergangsformen (Hybridpopulationen?) zu *H. adsurgens*, die taxonomisch bislang nicht eingehend untersucht worden sind. Die Art kommt nicht in den Alpen vor.

Ökologie: *Helictotrichon planiculme* zeigt ungewöhnliche Standortsansprüche, da diese Art in feuchten, quelligen Wiesen über kristallinem Gestein oder anderen sauren Substraten vorkommt. Die Vorkommen liegen in der hochmontanen bis subalpinen Stufe (1000-1900 m).

Chromosomenzahlen: Frühere Chromosomenzählungen ergaben zumeist $2n = 120-126$, damit offenbar einer 18x-Ploidie entsprechend; vgl. BOLKHOVSKIKH et al. (1969) und FREY et al. (1977; Polen).

Karyologie: Das hier untersuchte Material von *H. planiculme* aus den Sudeten, gesammelt in der Nähe der Typuslokalität (H 401), hat $2n = ca. 18x = 123$. Der Chromosomensatz weist 23 submetazentrische Chromosomen auf. Die 45S rDNA befindet sich im subtelomerischen Bereich von 14 Chromosomen. Da an diesen Orten – vermutlich präparatebedingt – kein Chromomycin-positives Heterochromatin nachgewiesen werden konnte und nur die fünf Chromosomen 3, 5, 6, 7 und 52 hier eine erkennbare sekundäre Einschnürung besitzen, lässt sich nicht angeben, ob alle 45S

rDNA-Bänder Nukleolenbildungsorten entsprechen (wahrscheinliche Karyotypformel: $86m\ 23sm\ SAT: 14m$ – Tabelle 3; Abb. 52).

Aus der Gesamtlänge des Chromosomensatzes von $L = 660,0\ \mu m$ ergibt sich eine für polyploide Arten gewöhnliche Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 5,4\ \mu m$. Die Werte für den Größengradient-Index ($Gi = 53,6\%$) und den Symmetrie-Index ($Si = 71,3\%$) liegen ebenfalls im mittleren Bereich bezüglich der hochpolyploiden Arten dieser Untergattung.

Aufgrund der Ausdehnung der Satelliten bzw. 45S rDNA-Bänder (bei fehlender sekundärer Einschnürung), resultiert ein vergleichsweise niedriger Satelliten-Index von $SATi = 3,8$. Der 45S-Index liegt jedoch mit $45Si = 1,3\%$ im üblichen Bereich.

Die insgesamt $68 \pm$ ausgedehnten DAPI-Bänder führen zu einem DAPI-Index von $Hi(D) = 4,8\%$. Mit Ausnahme der Chromosomen 31, 49, 67 und 81 liegen die DAPI-Bänder in den langen Armen. Die 45S rDNA-enthaltenden Chromosomen 4 und 37 besitzen keine DAPI-Bänder, während in den anderen DAPI-positives Heterochromatin nachgewiesen werden konnte.

Die insgesamt 23 Stellen mit 5S rDNA bedingen einen 5S-Index von $5Si = 1,5\%$. Alle 14 Chromosomen mit 45S rDNA besitzen 5S rDNA-Bänder im langen Chromosomenarm. Im Chromosom 15 befindet es sich im subtelomerischen Bereich, während sie ansonsten interkalar liegen. Die weiteren neun Orte mit 5S rDNA sind in den metazentrischen Nicht-Satellitenchromosomen 16, 17, 30, 39, 71, 96, 115 und 116 lokalisiert. Das Chromosom 71 besitzt gleichzeitig zwei 5S rDNA-Bänder im kurzen Chromosomenarm.

Satelliten-DNA COM2 kommt an 53 Positionen vor. In den Chromosomen 41 und 98 liegen diese interkalar, in allen anderen Chromosomen subtelomerisch. Sechs Chromosomen haben subtelomerische COM2-Bänder in beiden Armen. Bei 22 COM2-Bändern (ca. 41%) wurde zugleich DAPI-positives Heterochromatin nachgewiesen. Der COM2-Index beträgt $COM2i = 2,6\%$.

3.1.4.7 *H. lusitanicum*

Verbreitung: *Helictotrichon lusitanicum* ist ein Endemit der Serra de Nogueira südwestlich von Bragança in Nordostportugal. Die Art ist nur von der Typuslokalität bekannt (ROMERO ZARCO 1984a).

Ökologie: Die Art kommt in der montanen Region auf serpentinitischem Gestein vor.

Chromosomenzahlen: Eine Chromosomenzahl mit $2n = 18x = 126$ wird durch RÖSER (1998) angegeben.

Karyologie: Für *H. lusitanicum* (Rö 3710) wurden hier Chromosomenzahlen von $2n = 133$ und 138 ermittelt, was einem

ERGEBNISSE

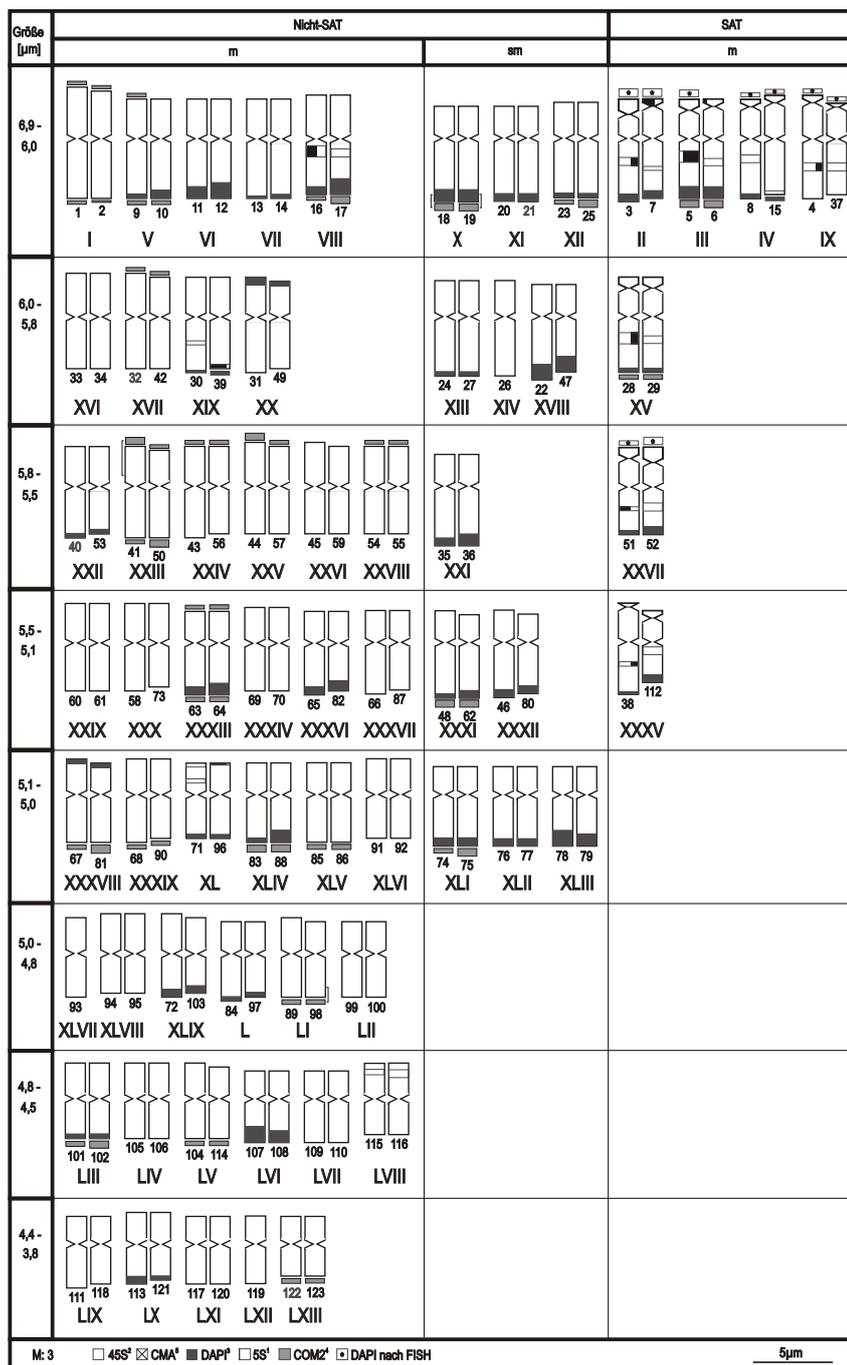


Abb. 52. Idiogramm für *H. planiculme* (H 401). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.6.2.

19x- bzw. 20x-Niveau entsprechen dürfte. Diese Art hat damit die höchsten Chromosomenzahlen aller hier untersuchten Taxa. Die Population mit $2n = 138$ wurde karyologisch und molekular-cytogenetisch genauer charakterisiert. Die Hybridisierungsstellen der 45S rDNA befinden sich im subtelerischen Bereich der kurzen Arme von 14 Chromosomen. Diese Orte besitzen zugleich Chromomycin-positives Heterochromatin und dürften die NORs dieses Chromosomensatzes darstellen. Von den insgesamt 18 submetazentrischen Chromosomen besitzen zwei eine NOR (44 und 72). Diese Art wird durch fol-

gende Karyotypformel gekennzeichnet: $108m \ 16sm \ SAT: 12m \ 2sm$ (Tabelle 3; Abb. 53; Tafel 6: D).

Sowohl bezüglich der Mittleren Chromosomenlänge von $L_m = 5,6 \mu m$, der Unterschiede zwischen längstem und kürzestem Chromosom von $l = 7,0-5,6 \mu m$ ($Gi = 57,1\%$) und der Symmetrie der Chromosomen ($Si = 75,6\%$) ergeben sich für *H. lusitanicum* Werte, die auch für andere polyploide Taxa üblich sind.

Auch im Hinblick auf die Ausdehnung der chromosomalen Satelliten und den Anteil der 45S rDNA sind die Werte

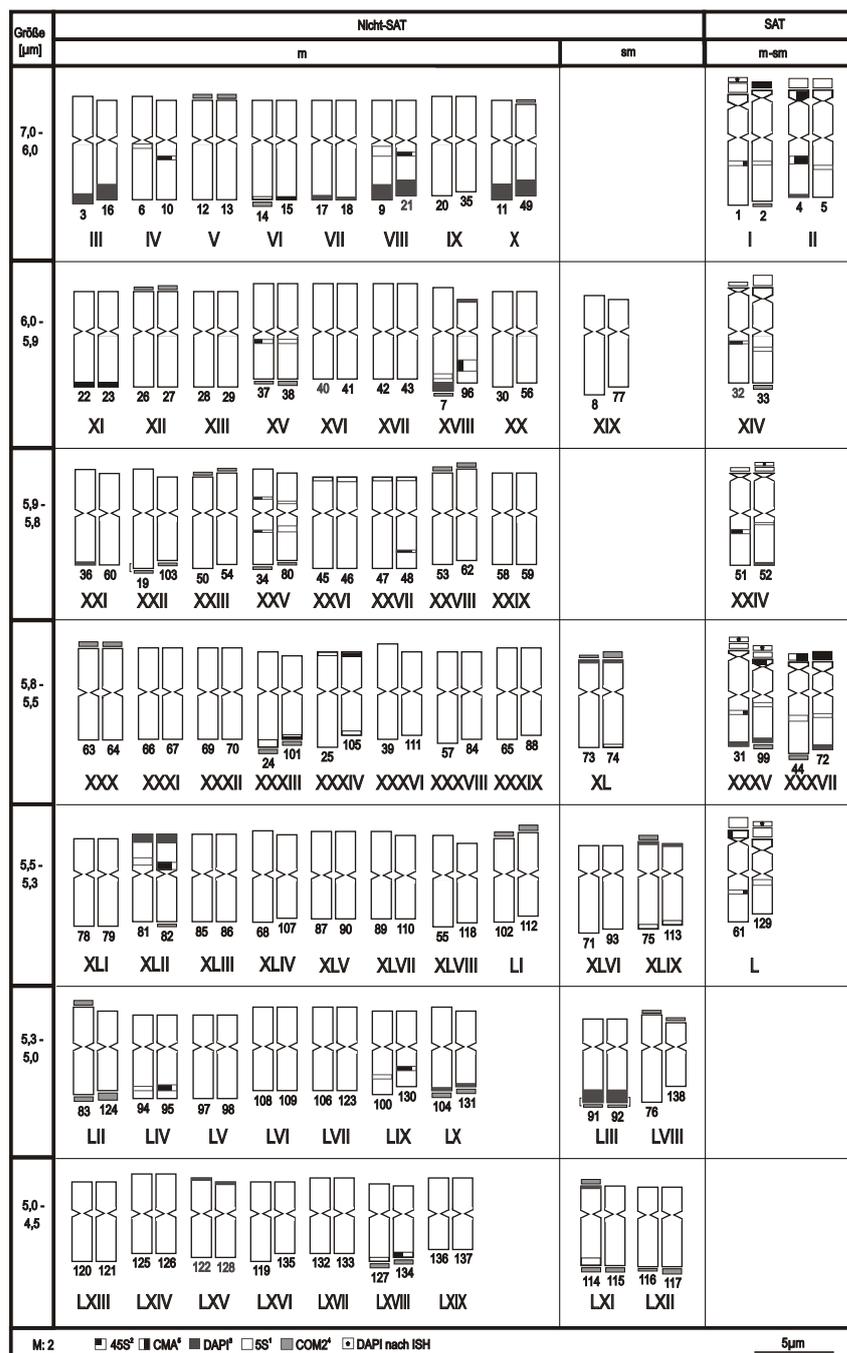


Abb. 53. Idiogramm für *H. lusitanicum* (Rö 3710). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.1.4.7.

moderat (SATi = 4,6; 45Si = 1,0%). Neben dem Chromomycin-positiven Heterochromatin in den Regionen der chromosomalen Satelliten kommen weitere Chromomycin-Bänder im subtelomerischen Bereich von 17 Nicht-Satellitenchromosomen vor. Davon liegen sechs in den kurzen Armen und elf in den langen Armen. Der CMA-Index liegt daher relativ hoch [Hi(C) = 1,6%].

DAPI-Bänder konnten an den Chromosomenenden von nur 29 Chromosomen, zehn in den kurzen und 19 in den langen Armen, nachgewiesen werden. Starke Ausdehnung ($\geq 0,8 \mu\text{m}$) zeigen die Bänder jedoch nur in 11 Positionen. Es ergibt sich daher der sehr niedrige DAPI-Index von Hi(D) = 1,5%.

Alle 14 Satellitenchromosomen besitzen Bänder der 5S rDNA interkalar (zentromernah) in den langen Armen. Darüberhinaus kommen weitere 5S rDNA-Bänder in 17 Chromosomen ebenfalls interkalar vor. Die Chromosomen 34 und 80 zeigen 5S rDNA-Bänder in beiden Armen. Mit Ausnahme der Chromosomen 81 und 82 liegen die anderen in den langen Armen. Acht davon liegen stärker zentromernah, die anderen sieben eher telomernah. Die Ausdehnung der 5S rDNA-Bänder in Bezug auf die Gesamtsatellitenlänge ist mit 5Si = 1,2% moderat.

Stellen der Satelliten-DNA COM2 befinden sich bei *H. lusitanicum* an insgesamt 47 Positionen im subtelomeri-

ERGEBNISSE

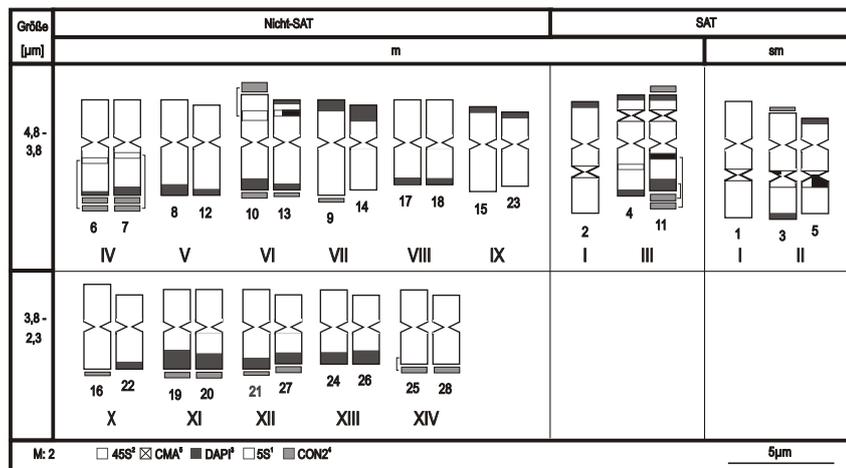


Abb. 54. Idiogramm für *Agrostis capillaris* (Rö 10660). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.2.

schen Bereich. Davon enthalten nur die Chromosomen 83 und 114 die Satelliten-DNA COM2 in beiden Armen. In 17 Chromosomen kommt sie in den kurzen, in 23 in den langen Armen vor. Die Chromosomen 37, 38 und 112 mit $r = 1$ haben Satelliten-DNA COM2 in jeweils einem ihrer Arme. Der COM2-Index liegt mit $COM2i = 1,3\%$ vergleichsweise niedrig. Zehn der 47 Satelliten-DNA COM2-Bänder (ca. 21%) sind gleichzeitig DAPI-positiv.

3.2 *Agrostis capillaris*

Verbreitung: *Agrostis capillaris* besitzt ein eurasisches Verbreitungsgebiet. Die Art kommt in fast ganz Europa, in Asien und Nordafrika vor. Darüber hinaus wurde sie weltweit verschleppt (CONERT 1976-1998).

Ökologie: Das ausdauernde Gras ist von der Ebene bis in die subalpine Stufe sehr häufig anzutreffen. Es kommt auf frischen, kalkarmen, wenig nährstoffreichen, rohen oder humosen Lehm- und Sandböden vor (CONERT 2000).

Chromosomenzahlen: Tetraploide Chromosomenzahlen von $2n = 28$ werden von JONES (1956; Großbritannien), LÖVE & LÖVE (1956; Island), SORSA (1962; Finnland), HEDBERG & HEDBERG (1964; Schweden), HEITZ (1967; Frankreich), GADELLA & KLIPHUIS (1968a; Niederlande), VOVK (1970; Ukraine), WIDÉN (1971; Finnland), SOKOLOVSKAJA & PROBATOVA (1974; Kurilen), MEERTS & LEFÈBVRE (1989; Belgien), EDGAR & FORDE (1991; Neuseeland) und KOZUHAROV & PETROVA (1991; Pirin Mt., Bulgarien) angegeben. Chromosomenzahlen von $2n = 28-31, 33-35, 41$ ermittelten STUCKEY & BANFIELD (1946; Rhode Island und angrenzende Gebiete, USA) und $2n = 28, 32, 34$ BOWDEN (1960; Kanada).

Karyologie: Der Chromosomensatz von *Agrostis capillaris* aus der Oberlausitz (Rö 10660) besitzt $2n = 28$ Chromosomen. Sechs Chromosomen weisen im Bereich der 45S rDNA-

Loci eine sekundäre Einschnürung auf, die jeweils einen sehr großen Satelliten abtrennen. Drei dieser Satellitenchromosomen sind submetazentrisch. Daraus ergibt sich folgende Karyotypformel: $22m SAT: 3m 3sm$ (Tabelle 3; Abb. 54).

Während der Chromosomensatz bezüglich der Mittleren Chromosomenlänge ($Lm = 4,1 \mu m$), dem Größengradient-Index ($Gi = 59,1\%$) und dem Symmetrie-Index ($Si = 79,1\%$) relativ unauffällig ist, resultiert aus der starken Ausdehnung der chromosomalen Satelliten ein sehr niedriger Satelliten-Index von $SATi = 0,9$. Der 45S-Index ist mit $45Si = 3,0\%$ relativ hoch.

Die große Zahl von 27, z.T. sehr breiten DAPI-positiven Heterochromatinbändern, die ausschließlich an den Chromosomenenden nachgewiesen wurden, ergeben einen hohen DAPI-Index von $Hi(D) = 9,0\%$. In den Chromosomen 3, 4 und 11 liegen die DAPI-Bänder jeweils distal der 45S rDNA-Bänder im Satelliten. Ein fehlender Nachweis des Chromomycins ist offenbar präparationsbedingt.

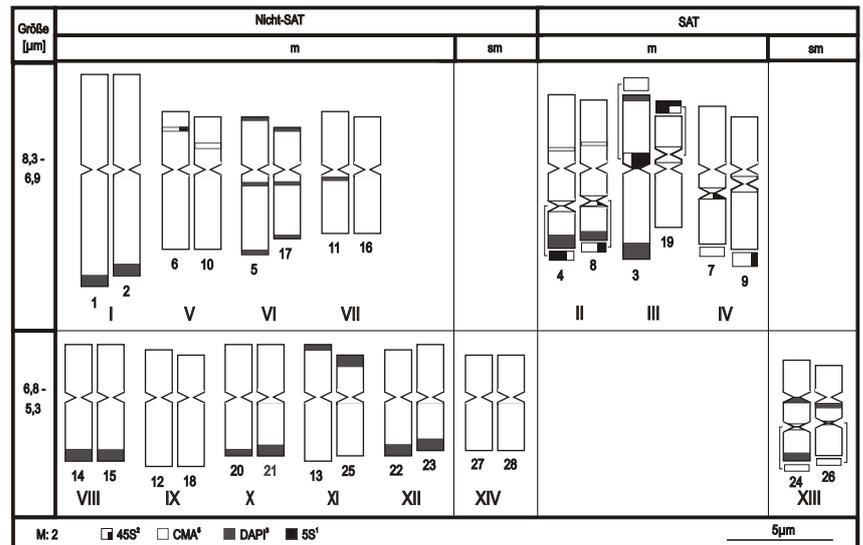
Die 5S rDNA-Bänder befinden sich interkalar in den vier Nicht-Satellitenchromosomen 6, 7, 10 und 13 und in den zwei Satellitenchromosomen 4 und 11. Mit einem 5S-Index von $5Si = 1,5\%$ erreichen die Bänder dieser Sequenz einen Anteil an der Gesamtsatellitenlänge der Satzes, der bereits in der Gattung *Helictotrichon* relativ konstant auftrat.

Die für *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon* spezifische Satelliten-DNA CON2 (GREBENSTEIN et al. 1996) wurde auch bei *A. capillaris* an den Chromosomenenden in 15 Regionen sowie in den Bereichen der 5S rDNA-Bänder der Chromosomen 6, 7, 10 und 11 nachgewiesen. Der CON2-Index beträgt $CON2i = 3,8\%$. Ebenso wie bei *H.* subg. *Helictotrichon* lässt sich demgegenüber die 5S rDNA-Sequenz nicht in den subtelomerischen Bändern der Satelliten-DNA CON2 nachweisen.

3.3 *Ammophila arenaria* subsp. *arundinacea*

Verbreitung: Die Art ist an den Küsten Europas verbreitet. Alle nördlich von Portugal wachsenden Pflanzen gehören

Abb. 55. Idiogramm für *Ammophila arenaria* subsp. *arundinacea* (HB Lisboa 742). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.3.



zur subsp. *arenaria*, südlich dieser Grenze wächst die subsp. *arundinacea*. Letztere Unterart ist im ganzen Mittelmeergebiet verbreitet. Synanthrope Vorkommen liegen in Südafrika, Australien, Nordamerika und der ehemaligen UdSSR (CONERT 1976-1998).

Ökologie: Die ausdauernde Art gedeiht an der Küste auf basenreichen Flugsanddünen (Weißdünen). Sie ist salztolerant und wird häufig zur Dünenbefestigung angepflanzt. Im Binnenland kommt sie ebenfalls angepflanzt auf Sandfeldern und an sandigen Böschungen vor. Aus der Kultur verwildert findet sie sich gelegentlich an Ufern und Bahndämmen (CONERT 1976-1998).

Chromosomenzahlen: Tetraploide Chromosomenzahlen von $2n = 28$ sind für *Ammophila arenaria* – ohne Angaben der Unterarten – TISCHLER (1950) zusammengefasst und werden desweiteren von WENTWORTH et al. (1991; Großbritannien, Irland) sowie SPIES et al. (1996; Südafrika) angegeben. Eine oktoploide Chromosomenzahl von $n = 28$ wurde in TISCHLER (1950) notiert. Diploide Sippen mit $2n = 14$ sind in CONERT (1976-1998) ohne nähere Angaben verzeichnet.

Karyologie: Auch der hier untersuchte Chromosomensatz von *Ammophila arenaria* subsp. *arundinacea* aus Südportugal (HB Lisboa 742) ist tetraploid ($2n = 28$). Offenbar handelt es sich bei den acht breiten Hybridisierungsstellen der 45S rDNA, die zugleich Chromomycin-positiv sind um Orte der Nukleolenbildung. Ähnlich wie bei den sechs Satellitenchromosomen von *Agrostis capillaris* sind die Satelliten sehr groß. In den Chromosomen 3, 7, 9 und 19 liegen die 45S- und Chromomycin-Bänder nahe der primären Einschnürung, beim Chromosom 3 sogar direkt im Bereich der primären Einschnürung. Es ergibt sich folgende Karyotypformel: $18m\ 4sm\ SAT: 6m$ (Tabelle 3; Abb. 55).

Die Mittlere Chromosomenlänge ($Lm = 5,9\ \mu m$) und die Symmetrie des Chromosomensatzes ($Si = 78,0\%$) zeigen Werte wie sie bei der Mehrheit der hier untersuchten Taxa anzutreffen sind. Die Längenunterschiede zwischen größtem und kleinstem Chromosom von $l = 10,0-4,0\ \mu m$ sind jedoch sehr ausgeprägt ($Gi = 40,0\%$). Aufgrund der sehr großen Satelliten – ähnlich *A. capillaris* und stark abweichend von denen der Taxa von *Helictotrichon* – ergibt sich ein Satelliten-Index von $SATi = 0,5$.

Die 45S- und Chromomycin-Bänder sind besonders in den Chromosomen, wo sie zentromernah liegen, sehr breit. Daraus resultieren die hohen Werte für den 45S- und den CMA-Index von $45Si = Hi(C) = 2,5\%$.

In 18 Chromosomen kommen insgesamt 24 Regionen mit DAPI-positivem Heterochromatin vor. Die Chromosomen 3, 5 und 17 besitzen DAPI-Bänder im subtelerischen Bereich jeweils beider Arme. Die Chromosomen 5, 11, 17, 24 und 26 weisen interkalare bzw. zentromernah DAPI-Bänder auf. In den Chromosomen 4, 8 und 24 kommen, wie bei *A. capillaris*, DAPI-Bänder jeweils distal zur NOR vor. Der DAPI-Index beträgt $Hi(D) = 5,0\%$.

Der Nachweis von nur vier sehr schmalen Hybridisierungsstellen der 5S rDNA ergibt einen vergleichsweise niedrigen 5S-Index von $5Si = 0,4\%$. Zwei der 5S rDNA-Bänder liegen in den Satellitenchromosomen 4 und 8 in den Armen, die keine NORs besitzen. Die anderen beiden 5S rDNA-Bänder befinden sich in den kurzen Armen der Chromosomen 6 und 10.

3.4 Amphibromus nervosus

Verbreitung: Endemisch in New South Wales, australisches Hauptstadtgebiet, Victoria, West- und Südaustralien (JACOBS & LAPINPURO 1986, WEILLER et al. 1995).

ERGEBNISSE

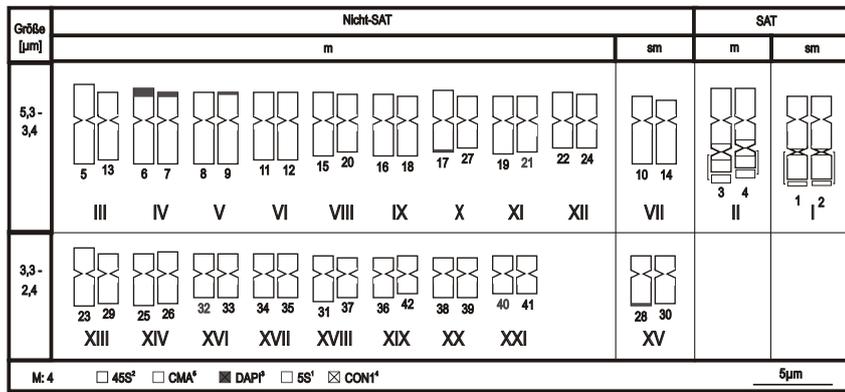


Abb. 56. Idiogramm für *Amphibromus nervosus* (Rö 10764). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.4.

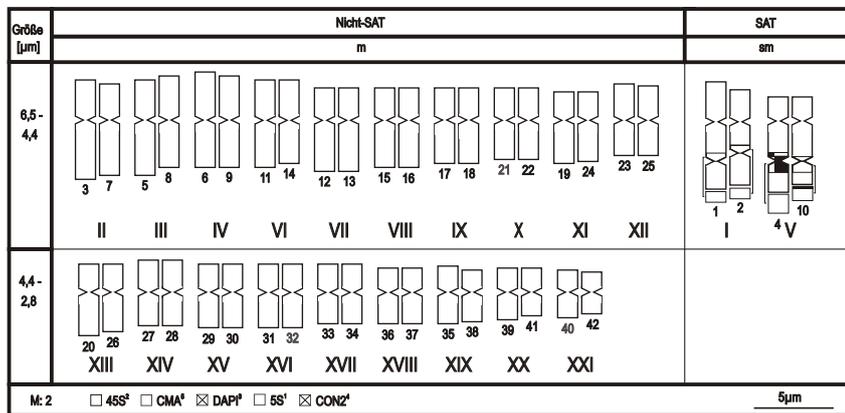


Abb. 57. Idiogramm für *Amphibromus nervosus* (Rö 10770). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.4.

Ökologie: Die Art kommt in Auen und auf Uferböschungen von Flüssen des südlichen australischen Festlandes vor (WEILLER et al. 1995).

Chromosomenzahlen: Für die Gattung *Amphibromus* existieren bislang keine veröffentlichten Chromosomenzahlen.

Karyologie: Von *Amphibromus nervosus* wurden zwei Populationen, eine aus Victoria (Rö 10764) und eine weitere aus New South Wales (Rö 10770) untersucht. Die Chromosomen beider hexaploiden Herkünfte sind relativ klein, zeigen starke Längenunterschiede der Chromosomen untereinander und eine vergleichsweise hohe Asymmetrie. Von den $2n = 42$ Chromosomen besitzen jeweils vier einen Satelliten. Es wurden nur wenige (Rö 10764) bzw. keine (Rö 10770) DAPI-Bänder nachgewiesen.

In der Population aus Victoria (Rö 10764) sind sechs Chromosomen – davon zwei Satellitenchromosomen – submetazentrisch anzusprechen (34m 4sm SAT: 2m 2sm – Tabelle 3; Abb. 56). Die Chromosomengrößen von I = 5,3-2,4 µm ergeben einen Größengradient-Index von $G_i = 45,2\%$. Die Mittleren Chromosomenlänge beträgt $L_m = 3,6$ µm. Mit einem Symmetrie-Index von $S_i = 68,9\%$ ist der Satz etwas asymmetrischer als der der Population aus New South Wales (s.u.).

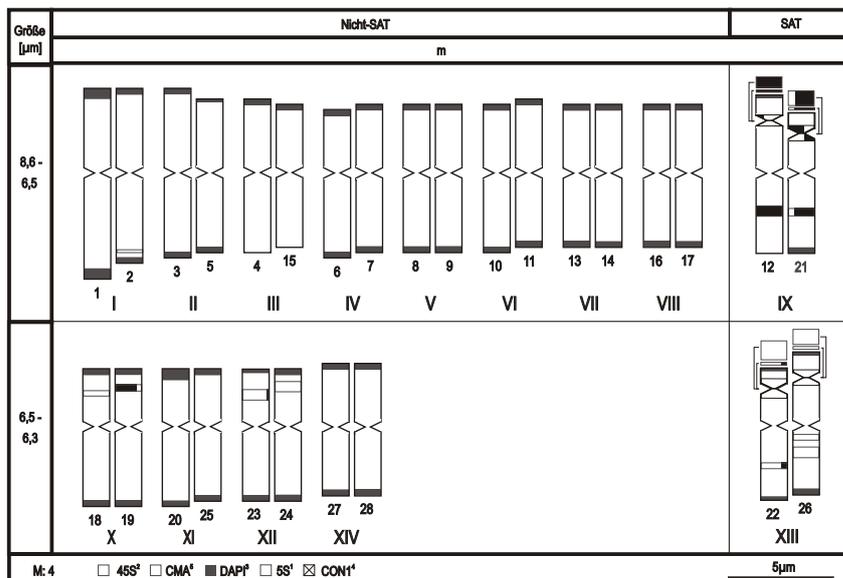
Die 45S rDNA befindet sich in den Chromosomen 1 und 2 zu beiden Seiten der sekundären Einschnürung. In den Chromosomen 3 und 4 liegen die 45S rDNA-Bänder dagegen nur distal zur sekundären Einschnürung, während sich

proximal die Bänder der 5S rDNA befinden. Alle vier Loci der 45S rDNA sind Chromomycin-positiv. Aufgrund ihrer geringen Ausdehnung ergeben sich die niedrigen Werte von $45S_i = H_i(C) = 1,0\%$. Die Satelliten sind jedoch sehr groß, woraus ein niedriger SAT_i von 1,3 resultiert. Sie liegen stets in den langen Chromosomenarmen. DAPI-positives Heterochromatin befindet sich lediglich in fünf Chromosomen im subtelomerischen Bereich [niedriger DAPI-Index $H_i(D) = 0,7\%$]. Aufgrund des Vorkommens von nur zwei 5S rDNA-Bändern ist auch der 5S-Index mit $5S_i = 0,7\%$ sehr niedrig. Diese 5S rDNA-Loci befinden sich in den Chromosomen 3 und 4 proximal zur NOR.

In der Population aus New South Wales (Rö 10770) sind alle vier Satellitenchromosomen submetazentrisch. Alle weiteren Chromosomen sind metazentrisch (38m SAT: 4sm – Tabelle 3; Abb. 57), so dass der Chromosomensatz im Vergleich zur Herkunft aus Victoria insgesamt etwas symmetrischer ist ($S_i = 73,0\%$), jedoch stärkere Längenvarianzen der Chromosomen aufweist ($G_i = 38,9\%$).

Die 45S rDNA befindet sich in den Chromosomen 1 und 2 proximal, in den Chromosomen 4 und 10 distal der sekundären Einschnürung. Diese Loci sind zudem Chromomycin-positiv. Wie bei der Herkunft aus Victoria besitzen zwei der vier Satellitenchromosomen (4 und 10) 5S rDNA-Bänder proximal zur sekundären Einschnürung. Die 45S- und CMA-Indizes betragen $45S_i = H_i(C) = 1,4\%$. Da die sehr großen Satelliten auch hier ein Teil der langen Arme sind, ergibt sich bezüglich der Population Rö 10764 ein annähernd gleicher Satelliten-

Abb. 58. Idiogramm für *Arrhenatherum elatius* (W 77). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.5.



Index von SATi = 1,4. Aufgrund der etwas höheren Mittleren Chromosomengröße ($L_m = 4,5 \mu\text{m}$) ist der 5S-Index mit $5S_i = 0,3\%$ noch niedriger. Wie in der Herkunft RÖ 10764 kommen jedoch die zwei 5S rDNA-Loci auch proximal zur NOR vor, wie es innerhalb der Gattung *Helictotrichon* nur bei einzelnen Chromosomen bzw. Chromosomensätzen gefunden wurde (z.B. von *H. bromoides*, *H. aetolicum*, *H. gervaisii* und *H. agropyroides*). DAPI-positives Heterochromatin wurde in diesem Chromosomensatz nicht nachgewiesen.

Die Population RÖ 10764 wurde auf das Vorkommen der Satelliten-DNA CON1, die Population 10770 auf das Vorkommen der Satelliten-DNA CON2 getestet. Beide Satelliten-DNAs kommen nicht vor.

3.5 *Arrhenatherum elatius* subsp. *elatius*

Verbreitung: *Arrhenatherum elatius* ist eine morphologisch sehr variable Art, bei der eine Reihe von Varietäten und Formen unterschieden werden können (vgl. CONERT 1976-1998), die z.T. als eigene Unterarten angesehen werden (vgl. ROMERO ZARCO 1985c). Die Art kommt mit Ausnahme der arktischen Gebiete in ganz Europa und in Nordafrika vor. In Südeuropa und Nordafrika (Algerien und Marokko) gedeiht sie nur in den Gebirgen. Auf Kreta kommt die Art nicht vor. Als Futtergras kultiviert und auch verwildert ist *A. elatius* heute in allen ozeanisch-temperaten Zonen weltweit verbreitet (vgl. CONERT 1976-1998).

Ökologie: Das ausdauernde Gras ist im Zentrum seines Areals verbreitet und häufig. Es wächst von der Ebene bis in die mittlere Gebirgslage. In Tieflagen kommt es vor allem in Fettwiesen und grasreicher Ruderalvegetation, an Wegrändern, Gräben, an Bahndämmen sowie im Saum von Gebüsch, lichten Waldstellen und Steinbrüchen vor. In höheren Lagen ist die Art vor allem auf nährstoffreichen Ruderal-

standorten und auf mikroklimatisch wärmebegünstigen Wiesenstandorten zu finden. Eine Besonderheit sind die Vorkommen in montanen Naturgrashalden. Besiedelt werden nährstoff- und basenreiche, milde bis mäßig saure, feuchte bis mäßig trockene, lockere und durchlässige lehmige Böden. Die Art bevorzugt Gegenden mit milden Wintern sowie warmen und mäßig feuchten Sommern (CONERT 1976-1998).

Chromosomenzahlen: Ohne Angaben der Unterarten wurden folgende Chromosomenzahlen verzeichnet, $2n = 14$: CHOPANOV & YURTSEV (1976; Turkmenistan), DEVESA et al. (1990; Spanien), $2n = 28$: vgl. TISCHLER (1950), vgl. LÖVE & LÖVE (1956), PROBATOVA & SOKOLOVSKAJA (1978; Dagestanskaya Respublika), vgl. SKALINSKA et al. (1978; Polen), vgl. GOLDBLATT (1981, 1984), vgl. GOLDBLATT & JOHNSON (1994), vgl. SOROKIN (1993), NAZAROWA & GOUKASIAN (1995; Armenien), $2n = 42$: BOWDEN & SENN (1962; Uruguay) bzw. $n = 28$: MEHRA & SHARMA (1975; Indien, Himalaja). Für die subsp. *elatius* selbst werden diploide Chromosomenzahlen von $2n = 14$: FAVARGER et al. (1979; Marokko) sowie tetraploide Zahlen von $2n = 28$: vgl. FEDOROV (1969) und ROMERO ZARCO (1985c; Spanien) angegeben.

Karyologie: Bei der untersuchten Herkunft von *Arrhenatherum elatius* aus einer angesäten Wiese (W 77) wurden $2n = 28$ Chromosomen sowie eine nicht konstante Zahl von bis zu vier B-Chromosomen nachgewiesen. Ein Chromosomensatz ohne B-Chromosomen wird hier vorgestellt. Entsprechend den Studien von Sorokin (1993) sind alle 28 Chromosomen metazentrisch. Davon besitzen vier jeweils einen deutlich erkennbaren chromosomalen Satelliten (24m SAT: 4m - Tabelle 3; Abb. 58; Tafel 8: A).

Der Chromosomensatz mit einer Mittleren Chromosomenlänge von $L_m = 6,8 \mu\text{m}$ ist durch eine hohe Symmetrie (hoher $S_i = 85,7\%$) und durch geringe Größenvarianzen von $l = 9,0-6,6 \mu\text{m}$ (hoher $G_i = 69,4\%$) gekennzeichnet.

ERGEBNISSE

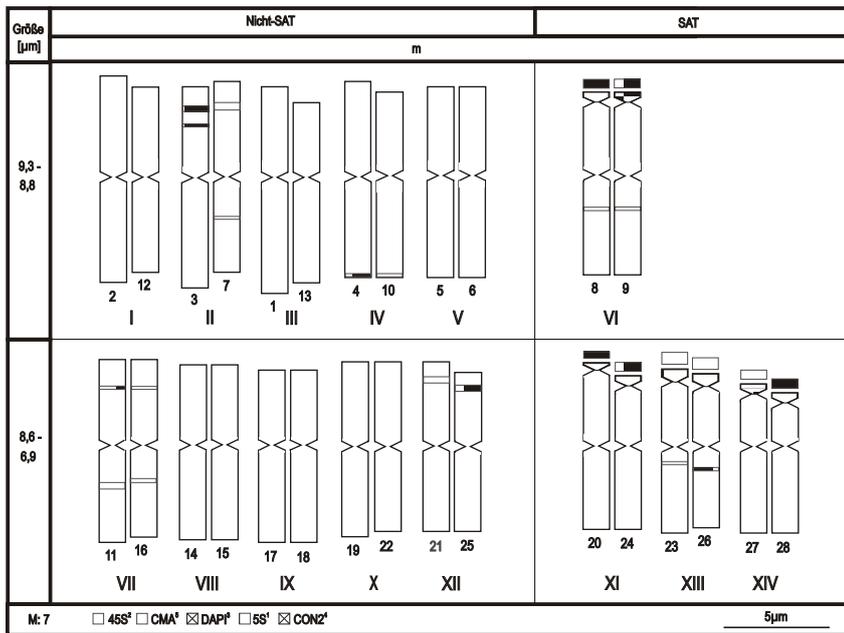


Abb. 59. Idiogramm für *Avena macrostachya* (CC 7068). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.6.

Aufgrund der langen chromosomalen Satelliten ist der Satelliten-Index mit $SAT_i = 1,5$ sehr niedrig. Die 45S rDNA hybridisierte zu beiden Seiten der sekundären Einschnürungen, die zugleich Chromomycin-positives Heterochromatin enthalten. Der 45S- sowie der CMA-Index betragen $45Si = Hi(C) = 1,6\%$.

Mit Ausnahme jeweils eines Armes der Chromosomen 4, 12, 15 und 21 besitzen alle Chromosomen im subtelerischen Bereich beider Arme ausgedehnte und recht einheitlich große DAPI-Bänder. Der DAPI-Index ist mit $Hi(D) = 6,8\%$ relativ hoch. Interkalare und subtelerische Giemsa-C-Bänder (GREBENSTEIN 1992, MITCHELL et al. 2003) konnten mit den basenspezifischen Farbstoffen Chromomycin und DAPI nicht gekennzeichnet werden.

Der Nachweis von insgesamt $14 \pm$ ausgedehnten 5S rDNA-Bändern ergibt einen hohen 5S-Index von $5Si = 2,2\%$. Vier der 5S rDNA-Bänder befinden sich im Bereich der sekundären Einschnürung inmitten der 45S rDNA (siehe Kap. 4.2.3). Weitere fünf Bänder der 5S rDNA liegen in den Satellitenchromosomen in den Armen ohne Satellit. Im Chromosom 26 befinden sich zwei 5S rDNA-Bänder nebeneinander. Die anderen fünf 5S rDNA-Bänder liegen in Nicht-Satellitenchromosomen jeweils im interkalaren, jedoch telomeren Bereich. Damit ist *A. elatius* die einzige Art, bei der die 5S rDNA in den Satellitenchromosomen in der NOR, in den Armen ohne Satellit und zugleich auch in Nicht-Satellitenchromosomen vorkommt. Die Satelliten-DNA CON1 wurde nicht nachgewiesen ($CON1_i = 0,0\%$).

3.6 *Avena macrostachya*

Verbreitung: Bei *A. macrostachya* handelt es sich um eine endemische Art Algeriens, die nur aus den Hochlagen (1500-2200 m) von drei Gebirgszügen des zentralen Tell-Atlas

nördlich des Hochlands der Schotts bekannt ist (Djurdjura, Aurès, Mts. de Bellezma; vgl. MAIRE & WEILLER 1953, QUÉZEL & SANTA 1962). Die hier untersuchten Pflanzen gehen zurück auf eine Aufsammlung im Djurdjura, die von Dr. J. W. Martens (Winnipeg) im Jahre 1972 gemacht wurde.

Ökologie: Die einzige ausdauernde Art der Gattung *Avena* kommt in einer Höhe von 1500 bis 2200 m an Felshängen sowie in Weideland und Gebirgsweiden vor (BAUM & RAJHATHY 1976).

Chromosomenzahlen: Die früheren Chromosomenzählungen ergaben für *A. macrostachya* $2n = 28$ (BAUM & RAJHATHY 1976, POSTOYKO & HUTCHINSON 1986, FOMINAYA et al. 1988).

Karyologie: Im Chromosomensatz von *Avena macrostachya* (CC 7068) wurden unter den $2n = 28$ metazentrischen Chromosomen acht Satellitenchromosomen ermittelt (20m SAT: 8m - Tabelle 3; Abb. 59; Tafel 3: B).

Der Satz besitzt relativ große Chromosomen ($L_m = 8,4 \mu m$), die vergleichsweise symmetrisch sind (hoher $Si = 88,4\%$), und eine geringe Längenvarianz zwischen größtem ($l = 9,8 \mu m$) und kleinstem Chromosom ($l = 6,8 \mu m$; hoher $Gi = 69,2\%$). Er ist in diesen Merkmalen dem Chromosomensatz von *Helictotrichon jahandiezii* (Kap. 3.1.2.1 und Tafel 3) sehr ähnlich.

Die chromosomalen Satelliten sind bezüglich ihrer jeweiligen Chromosomenarme vergleichsweise kurz, woraus sich ein hoher Satelliten-Index von $SAT_i = 6,1$ ergibt. Die 45S rDNA befindet sich in den Bereichen der chromosomalen Satelliten, die zugleich Chromomycin-positiv sind. Darüber hinaus wurden schmale 45S rDNA-Bänder im interkalaren Bereich der Arme ohne Satellit in den vier Satellitenchromosomen 8, 9, 23

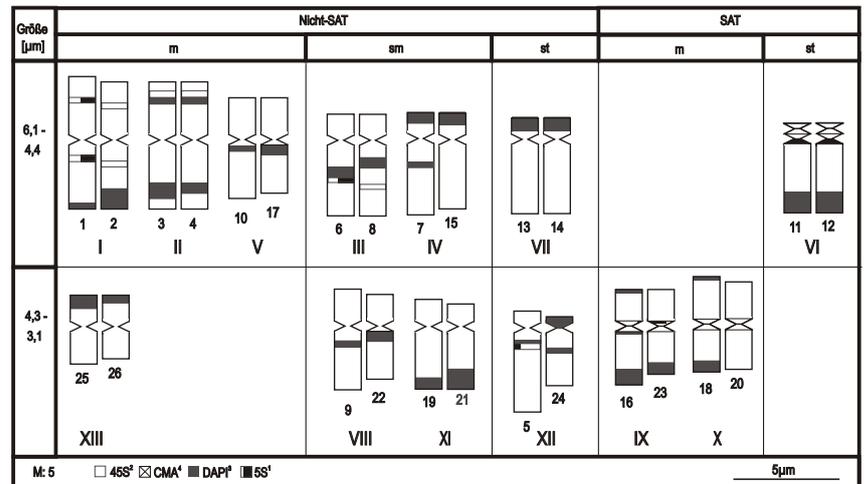


Abb. 60. Idiogramm für *Deschampsia cespitosa* subsp. *cespitosa* (Rö 10734). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.7.

und 26 gefunden. Der 45S-Index liegt deshalb mit $45Si = 2,0\%$ etwas höher als der CMA-Index mit $Hi(C) = 1,8\%$.

Die 5S rDNA hybridisierte in acht Chromosomen. In den vier Chromosomen 3, 7, 11 und 16 kommen jeweils zwei Bänder zugleich vor. Mit Ausnahme des Chromosoms 3, in dem diese zwei 5S rDNA-Bänder in einem Arm beieinander liegen (Translokation?), befinden sie sich bei den anderen Chromosomen in jeweils nur einem Arm. Die Chromosomen 4, 10, 21 und 25 besitzen lediglich ein 5S rDNA-Band. Der 5S-Index beträgt $5Si = 1,0\%$. Der 5S-Index, der die Ausdehnung der 5S rDNA-Bänder im Chromosomensatz beschreibt, erweist sich auch hier als wenig veränderliche Größe. DAPI-positives Heterochromatin und Satelliten-DNA CON2 wurden nicht nachgewiesen.

3.7 *Deschampsia cespitosa* subsp. *cespitosa*

Verbreitung: *Deschampsia cespitosa* s.l. besitzt eine weite circumpolare Verbreitung vor allem in der nördlichen Hemisphäre. Sie kommt in Europa, Asien, Nordafrika, in den Gebirgen Ost- und Zentralafrikas, in Südastralien und Nordamerika vor. Es handelt sich um eine Art, die bereits vor der Eiszeit weltweit verbreitet war, dann aber in verschiedene Refugien zurückgedrängt wurde und sich in eine Reihe von Sippen aufspaltete (vgl. CONERT 1976-1998). Je nach Autor werden diese als Unterarten oder Varietäten von *D. cespitosa* angesehen.

Ökologie: Die morphologisch sehr variable, ausdauernde Art ist von der Ebene bis in die Voralpenstufe verbreitet und häufig. Sie kommt in den Alpen bis zur nivalen Stufe (2800 m) vor. Sie wächst in feuchten bis nassen Wiesen und Sümpfen, in feuchten Wäldern (besonders Erlen-Auenwälder), im Ufergeröll von Seen, an Bächen, auf feuchten Alpenmatten sowie in ausgesprochenen Feuchtgebieten, häufig auf nährstoffreichen, humosen Lehm- und Tonböden. Die subsp. *cespitosa* favorisiert dabei eher offene, sonnige Stellen (CONERT 1976-1998).

Chromosomenzahlen: Für *Deschampsia cespitosa* s.str. wurden eine Reihe von Chromosomenzahlen angegeben, wobei in den meisten Fällen nicht zwischen Unterarten differenziert wurde. Diploide Zahlen von $2n = 26$ bzw. $n = 13$: NYGREN (1949; Island, Nordschweden), vgl. TISCHLER (1950), HEDBERG (1958; Schottland), JOHNSON & PACKER (1968; Alaska), vgl. FEDOROV (1969), vgl. ALBERS (1980), POJAR (1973; British Columbia), MÁJOWSKY et al. (1974; Slowakei), HEDBERG & HEDBERG (1977; Uganda), PROBATOVA & SOKOLOVSKAJA (1978, 1980; Kaukasus, Altai), FREY (1982; Polen), ROTHERA & DAVY (1986; Großbritannien), HEDBERG (1986; Großbritannien, Schweden), CHINNAPPA & CHMIELEWSKI (1987; Kanada), PASHUK (1987; ukrainische Karpaten), SOROKIN (1990, 1993; Gebiet St. Petersburg), BUSH & BARRETT (1993; Ontario, Kanada), PURDY & BAYER (1995; USA, Kanada) und GARCIA-SUAREZ et al. (1997; Spanien). Offenbar gibt es auch diploide Zahlen von $n = 14$: vgl. Tischler (1950). Triploide Zahlen ($2n = \pm 39$) werden von HEDBERG (1986; Großbritannien, Schweden) und tetraploide Zahlen ($2n = 52$) von HEDBERG (1966; Schottland, Nordamerika), JOHNSON & PACKER (1968; Alaska), MCALLISTER (1973; Schottland), PROBATOVA & SOKOLOVSKAJA (1980; Altai), HEDBERG (1986; Großbritannien, Schweden) und ROTHERA & DAVY (1986; Großbritannien) angegeben. Weitere Chromosomenzahlen von $2n = 24-25$, $24-26$, 26 , 27 , 28 sind zusammengefasst bei BOLKHOVSKIKH et al. (1969), $2n = 18$ werden von DAVLIANIDZE (1985; Georgien) und $2n = 24$ von DAVLIANIDZE & MOSULISCHVILI (1984; Georgien) angegeben.

Karyologie: Der Chromosomensatz von *Deschampsia cespitosa* subsp. *cespitosa* aus der Oberlausitz (Rö 10734) besitzt $2n = 26$ Chromosomen. Die metazentrischen Chromosomen der Paare IX und X sowie die subtelozentrischen Chromosomen des Paares VI enthalten – wie die Chromosomen 3, 9 und 19 von *Ammophila arenaria* (Abb. 55) – 45S rDNA-Bänder im zentromernahen Bereich. Insgesamt wurden zwölf metazentrische, acht submetazentrische und sechs subtelozentrische Chromosomen festgestellt (8m 8sm 4st

ERGEBNISSE

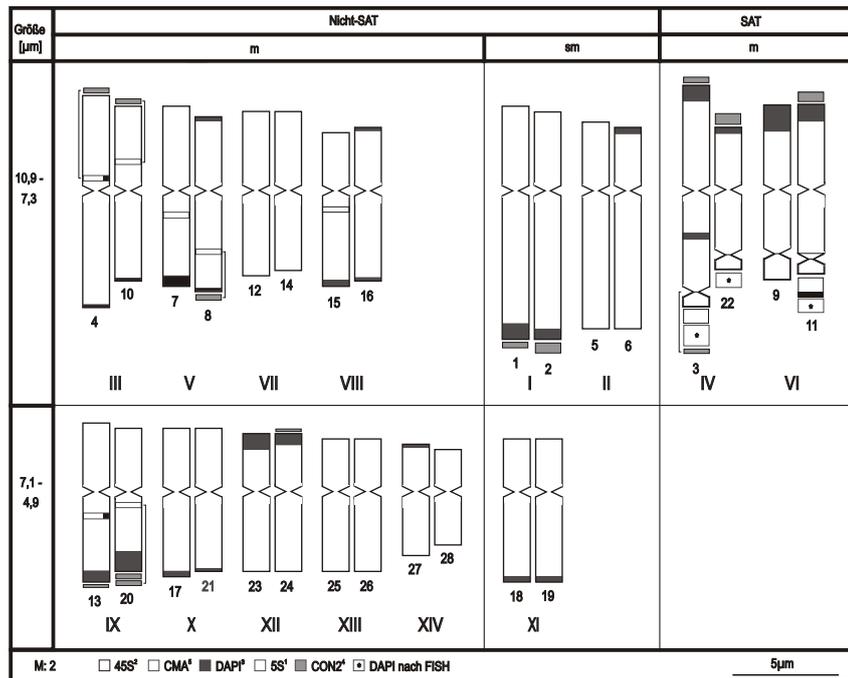


Abb. 61. Idiogramm für *Holcus mollis* subsp. *mollis* (Rö 10658). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.8.

SAT: 4m 2st – Tabelle 3; Abb. 60; Tafel 8: C). Wie frühere Karyotypuntersuchungen zeigen (FREY 1982, SOROKIN 1993, GARCIA-SUAREZ et al. 1997), kommen bei *D. cespitosa* offenbar große infraspezifische Karyotypunterschiede vor.

Aufgrund der sechs subtelozentrischen und der acht submetazentrischen Chromosomen liegt der Symmetrie-Index des Chromosomensatzes sehr niedrig ($S_i = 53,3\%$). Die Mittlere Chromosomenlänge beträgt $L_m = 4,6 \mu\text{m}$. Die Größenunterschiede zwischen den Chromosomen ($l = 6,2-3,0 \mu\text{m}$) sind ausgeprägt und ergeben einen niedrigen Wert für $G_i = 48,0\%$. Dieser niedrige Größengradient-Index basiert im vorliegenden Fall jedoch nicht auf dem Vorkommen eines sehr großen Chromosoms, das in anderen Akzessionen von *D. cespitosa* gefunden worden ist (u.a. GARCIA-SUAREZ et al. 1997). Da die nachgewiesenen NORs nahe der primären Einschnürungen liegen, ergibt sich für *D. cespitosa* ein sehr niedriger Satelliten-Index von $SAT_i = 0,8$.

Aus der vergleichsweise starken Ausdehnung der 45S rDNA-Bänder resultiert ein relativ hoher 45S-Index ($45S_i = 2,5\%$). Chromomycin-positives Heterochromatin konnte – offenbar präparatebedingt – nicht nachgewiesen werden.

Aufgrund von 18 subteleromisch und 19 interkalar bzw. zentromernah gelegenen, \pm ausgedehnten DAPI-Bändern ergibt sich ein ausgesprochen hoher DAPI-Index von $Hi(D) = 13,5\%$.

Die 5S rDNA befindet sich in sieben Chromosomen in interkalaren Bereichen, bei den Chromosomen 1 und 2 sogar in beiden Armen. Der 5S-Index beträgt $5S_i = 1,9\%$. Mit Ausnahme des Chromosomenpaares XII ermöglichen die Resultate der DAPI-, 5S rDNA- und 45S rDNA-Bänderung mehrheitlich eine eindeutige Identifikation homologer Chromosomen.

3.8 *Holcus mollis* subsp. *mollis*

Verbreitung: *Holcus mollis* ist ein subatlantisch bis submediterranes Florenelement. Die Art kommt in West- und Mitteleuropa, Südkandinavien und in den höheren Lagen der Apenninen- und Balkanhalbinsel vor (vgl. CONERT 1976-1998).

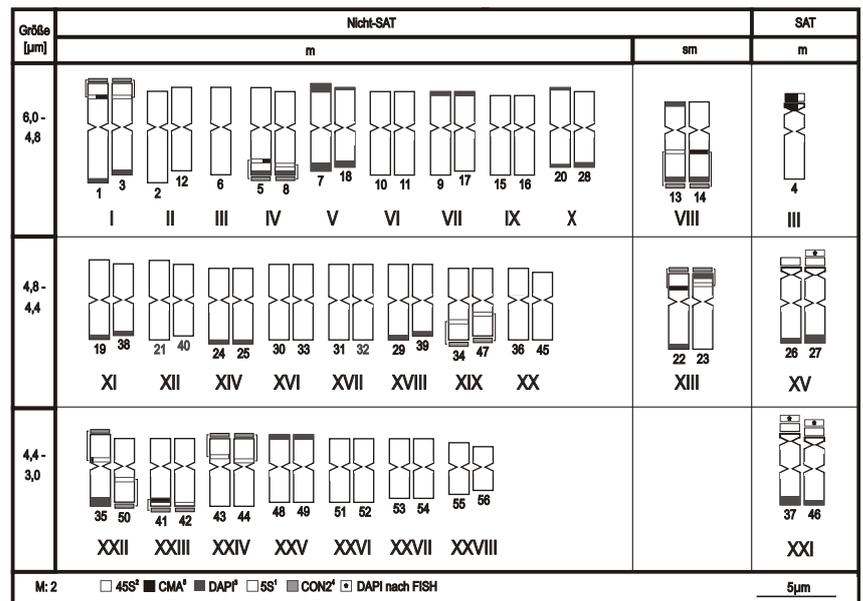
Ökologie: Das ausdauernde Gras ist von der Ebene bis in die Gebirgstufe verbreitet. Es kommt in lichten, artenarmen Eichen-Birken-, Eichen-Buchen- und Fichtenwäldern sowie deren Schlag- oder Randbereichen, auf Wiesen und Weiden, bisweilen in Heiden und ufernahen Flächen, auf Hochmooren (z.B. in NW-Deutschland) und in Geestäckern auf nährstoff- und kalkarmen, modrig-torfigen, humushaltigen, sandigen oder steinigen Lehmböden vor (CONERT 2000).

Chromosomenzahlen: Für *Holcus mollis* wurden Chromosomenzahlen von $2n = 14, 28$: vgl. TISCHLER (1950), $2n = 28$ bzw. $n = 14$: LÖVE & KJELLQVIST (1973; Spanien), ROMERO ZARCO & DEVESA (1983; Spanien), $2n = 21, 23, 24$: QUEIRÓS (1973; Portugal), $2n = 21, 35, 42, 49$: JONES (1957; Großbritannien) und $2n = 35$: DUCKERT-HENRIOD (1991; Schweiz) angegeben.

Karyologie: Im tetraploiden Chromosomensatz von *Holcus mollis* aus der Oberlausitz ($2n = 28$, Rö 10658) kommen vier metazentrische Satellitenchromosomen vor. Sechs Nicht-Satellitenchromosomen sind submetazentrisch. Daraus folgt die Karyotypformel: $18m \ 6sm \ SAT: 4m$ (Tabelle 3; Abb. 61).

Das lange Chromosom 1 ($L = 11,0 \mu\text{m}$) ist mehr als doppelt so lang wie das kürzeste Chromosom 28 ($L = 4,5 \mu\text{m}$), so dass sich der sehr niedrige Größengradient-Index von $G_i = 40,9\%$

Abb. 62. Idiogramm für *Koeleria cristata* subsp. *cristata* (Rö 10727). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.9.



ergibt. Die Mittlere Chromosomenlänge beträgt $L_m = 7,7 \mu\text{m}$. Aufgrund der sechs submetazentrischen Chromosomen resultiert der vergleichsweise niedrige Symmetrie-Index von $S_i = 72,9\%$.

Die chromosomalen Satelliten sind sehr ausgedehnt. Da sie aber in den Chromosomen 3, 9 und 22 in den langen Armen, im Chromosom 11 in einem der beiden gleichlangen Arme liegen, ergibt sich dennoch ein moderater Satelliten-Index von $SAT_i = 4,3$. Die 45S rDNA befindet im Bereich der vier Satelliten. Zusätzlich wurde sie als interkalares Band im Chromosom 15 nachgewiesen, welches vermutlich aber nicht als NOR aktiv ist (siehe Kap. 4.2.2). Der 45S-Index liegt mit $45S_i = 1,9\%$ im mittleren Bereich. Chromomycin-positives Heterochromatin kommt in den Chromosomen 3 und 11 in den Satelliten vor, ließ sich aber nicht – möglicherweise präparatebedingt – in den Satelliten der Chromosomen 9 und 22 nachweisen. So beträgt der CMA-Index $Hi(C) = 0,8\%$. Insgesamt 24 sehr schmale bis sehr ausgedehnte DAPI-Bänder befinden sich an den Chromosomenenden. Im Satellitenchromosom 3 kommt zudem ein DAPI-Band interkalar im langen Arm vor. Der DAPI-Index liegt mit $Hi(D) = 4,6\%$ im mittleren Bereich.

In den sechs Chromosomen 4, 7, 8, 10, 13 und 20 kommen interkalare 5S rDNA-Bänder vor. Der 5S-Index ist mit $5S_i = 0,7\%$ relativ niedrig. In den Chromosomen 4, 8, 10 und 20 wurde an den 5S rDNA-Bändern zugleich die Satelliten-DNA CON2 nachgewiesen. Außerdem kommt diese Sequenz in weiteren acht Positionen an den Chromosomenenden vor. Beim Satellitenchromosom 3 liegt ein CON2-Band proximal zur NOR. Der CON2-Index beträgt ($CON2_i = 1,7\%$).

3.9 *Koeleria cristata* subsp. *cristata*

Verbreitung: Aufgrund ihrer Veränderlichkeit sind auch für *Koeleria cristata* eine Vielzahl von Sippen beschrieben wor-

den. Für Mitteleuropa werden jedoch lediglich zwei Unterarten unterschieden. Die subsp. *cristata* kommt in ganz Europa außerhalb der arktischen und subarktischen Gebiete und des südlichen Mediterrangebietes sowie in Asien und Nordamerika vor, während sich die subsp. *helvetica* auf die Schweiz beschränkt (CONERT 1976-1998).

Ökologie: Das ausdauernde Gras ist ein typischer Bewohner von Halbtrocken- und Trockenrasen. Es wächst häufig auf kalkhaltigem, flachgründigem, steinig-sandigem und kiesigem Untergrund. Die Standorte sind stets offen und ausgesprochen warm, häufig südexponiert und nährstoffarm. Hin und wieder greift die Art auch auf Felsbereiche oder lichte, trockene Kiefernwälder über (CONERT 1976-1998).

Chromosomenzahlen: Frühere Chromosomenzählungen von $2n = 14, 28, 42$ und 70 sind für *K. cristata* bei BOLKHOVSKIKH et al. (1969) zusammengefasst. Desweiteren wurden diploide Zahlen von $2n = 14$ durch FREY et al. (1977; Polen), vgl. KRASNIKOVA (1984; Sibirien), vgl. RUDYKA (1986), vgl. KRASNIKOVA (1991), MALAKHOVA & MARKOVA (1994; Tomsk) und tetraploide Zahlen von $2n = 28$ durch FREY et al. (1977; Polen), PROBATOVA & SOKOLOVSKAJA (1980; unter subsp. *cristata*, Altai), vgl. KRASNIKOVA (1984; unter subsp. *cristata*, Sibirien) als auch oktoploide Zahlen von $2n = 56$ durch BLAISE & CARTIER (1982; Appenninen) ermittelt. In den meisten Fällen erfolgte jedoch keine nähere Angabe über Unterart, Varietät etc.

Karyologie: Der oktoploide Chromosomensatz von *Koeleria cristata* aus Griechenland, Epirus (Rö 10727) besitzt $2n = 56$ Chromosomen. Fünf von ihnen sind Satellitenchromosomen, die durch ein 45S rDNA-Band sowie durch Chromomycin-positives Heterochromatin gekennzeichnet sind. Vier Nicht-Satellitenchromosomen sind submetazentrisch ($47m$ $4sm$ SAT: $5m$ – Tabelle 3; Abb. 62).

ERGEBNISSE

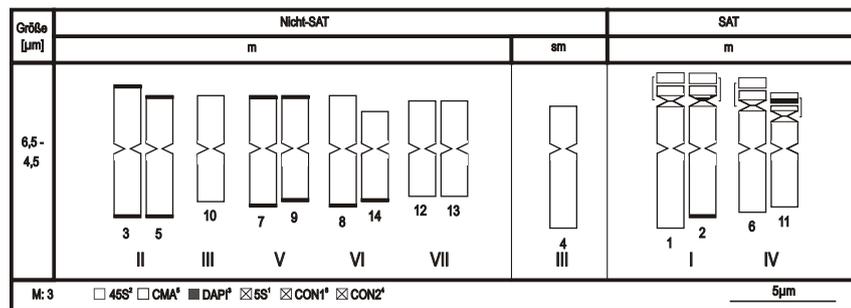


Abb. 63. Idiogramm für *Lagurus ovatus* (Rö 9271). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.10.

Die Längenunterschiede zwischen größtem und kleinstem Chromosom ($L = 6,3-2,8 \mu\text{m}$) sind bei *K. cristata* vergleichsweise hoch. Daraus ergibt sich der niedrige Größengradient-Index von $G_i = 44,0\%$. Der Symmetrie-Index von $S_i = 81,1\%$ verdeutlicht das Vorkommen von relativ symmetrischen Chromosomen. Die Mittlere Chromosomenlänge beträgt $L_m = 4,7 \mu\text{m}$.

Die Satelliten haben moderate Längen, der Satelliten-Index beträgt $SAT_i = 3,5$. Die 45S rDNA-Bänder, die zugleich Chromomycin-positiv sind, nehmen nur einen vergleichsweise geringen Teil an der Länge des gesamten Chromosomensatzes ein. Dies wird durch die niedrigen Werte des 45S- und des CMA-Indexes mit $45S_i = Hi(C) = 1,0\%$ verdeutlicht. Die insgesamt 31 DAPI-Bänder, die sich ausschließlich an den Chromosomenenden befinden, ergeben einen moderaten DAPI-Index von $Hi(D) = 3,3\%$.

5S rDNA befindet sich als relativ schmale Bänder in 16 Chromosomen, in denen ausnahmslos auch die Satelliten-DNA CON2 nachgewiesen wurde. Weitere Hybridisierungsstellen der Satelliten-DNA CON2 wurden nicht gefunden, so dass der 5S-Index und der CON2-Index gleiche Werte zeigen ($5S_i = CON2_i = 1,5\%$).

3.10 *Lagurus ovatus*

Verbreitung: *Lagurus ovatus* hat ein meridional-submeridional, ozeanisch europäisches Verbreitungsgebiet. Die Art kommt auf den Kanaren, Madeira und den Azoren, in Portugal sowie im gesamten Mittelmeergebiet vor. Auf der Krim sowie im östlichen Transkaukasus ist sie vermutlich nur eingeschleppt. In einigen Ländern ist sie aus der Kultur stellenweise verwildert und eingebürgert: z.B. Großbritannien, Pakistan, Nord- und Südamerika, Südafrika und Australien (CONERT 1976-1998).

Ökologie: Das einjährige Gras ist ein Xerophyt offener Habitate. Es bevorzugt sandige Böden in Meeresnähe (WATSON & DALLWITZ 1999).

Chromosomenzahlen: Es wurden durchweg diploide Zahlen von $n = 7$ bzw. $2n = 14$ ermittelt: GADELLA & KLIPHUIS (1968b; Frankreich, Griechenland), LABADIE (1979; Alge-

rien), vgl. GOLDBLATT (1981), vgl. GOLDBLATT & JOHNSON (1994), SPIES & VOGES (1988; Afrika), SPIES & VAN WYK (1995; Südafrika), SPIES et al. (1996; Südafrika) und ROMERO ZARCO (1988; Cádiz).

Karyologie: Im Chromosomensatz von *Lagurus ovatus* aus Portugal, Prov. Minho (Rö 9271) wurden unter den $2n = 14$ Chromosomen vier Satellitenchromosomen nachgewiesen. Ein Nicht-Satellitenchromosom ist submetazentrisch (9m 1sm SAT: 4m - Tabelle 3; Abb. 63).

Bei einer Mittleren Chromosomenlänge von $L_m = 5,4 \mu\text{m}$ sind die Längenvarianzen zwischen dem größten ($L = 6,8 \mu\text{m}$) und dem kleinsten Chromosom ($L = 4,3 \mu\text{m}$) relativ gering ($G_i = 63,0\%$). Der Chromosomensatz zeigt insgesamt sehr symmetrische Ausprägung ($S_i = 85,2\%$).

Da die vier chromosomalen Satelliten in Bezug auf ihre jeweiligen Chromosomenarme eine übliche Ausdehnung zeigen, liegt der Satelliten-Index bei $SAT_i = 2,9$. Die 45S rDNA-Bänder, die zugleich Chromomycin-positiv sind, nehmen bezüglich der Länge des gesamten Chromosomensatzes einen relativ großen Anteil ein, was sich in hohen Werten des 45S- und des CMA-Index mit $45S_i = Hi(C) = 2,7\%$ ausdrückt. *Lagurus ovatus* besitzt nur sehr schmale DAPI-Bänder. Diese liegen subtelomerisch in elf Positionen. Der DAPI-Index ist sehr niedrig [$Hi(D) = 1,8\%$]. 5S rDNA-Bänder konnten präparatebedingt nicht nachgewiesen werden. Aus demselben Grunde lässt sich auch keine Angabe über ein Vorkommen der Satelliten-DNAs CON1 und CON2 machen.

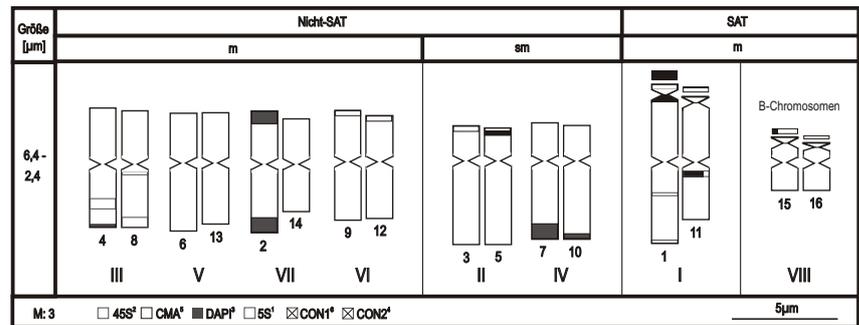
3.11 *Pseudarrhenatherum longifolium*

Verbreitung: Die Art kommt in den atlantischen Gebieten Frankreichs und der Iberischen Halbinsel sowie in Marokko vor (ROMERO ZARCO 1985b).

Ökologie: Die mäßig thermophile Art wächst in Gebüsch- und Heideformationen auf basenarmen Böden (ROMERO ZARCO 1985b).

Chromosomenzahlen: Für *Pseudarrhenatherum longifolium* wurden stets diploide Chromosomenzahlen von $2n = 14$ (ROMERO ZARCO 1985b) ermittelt.

Abb. 64. Idiogramm für *Pseudarrhenatherum longifolium* (Rö 9322). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.11.



Karyologie: Im Satz von *Pseudarrhenatherum longifolium* aus Portugal, Prov. Minho (Rö 9322) wurden unter $2n = 14$ Chromosomen zwei Satellitenchromosomen nachgewiesen (vgl. ROMERO ZARCO 1985b). Zwei B-Chromosomen tragen ebenfalls eine NOR. Sowohl die NORs der Satelliten-A-Chromosomen als auch die der B-Chromosomen konnten mit Silber gefärbt werden. Vier Chromosomen sind submetazentrisch. Folgende Karyotypformel kann für *P. longifolium* angegeben werden: $8m\ 4sm\ SAT: 2m + 2B$ (Tabelle 3; Abb. 64; Tafel 8: B).

Bei Vernachlässigung der B-Chromosomen beträgt die Mittlere Chromosomenlänge $L_m = 5,5\ \mu m$. Aufgrund der Größenunterschiede zwischen größtem ($l = 7,5\ \mu m$) und kleinstem Chromosom ($l = 4,4\ \mu m$) ergibt sich ein moderater Größengradient-Index von $G_i = 58,3\%$. Aufgrund der vier deutlich submetazentrischen Chromosomen ($r = 1,8-2,1$) ist der Symmetrie-Index mit $S_i = 74,4\%$ (ohne B-Chromosom) relativ niedrig.

Die Hybridisierungsstellen der 45S rDNA sind bezüglich der Gesamtlänge des Chromosomensatzes schmal (niedriger $45S_i = 1,0\%$). Die Satelliten in den Chromosomen 1 und 11 sind durch eine sekundäre Einschnürung vom jeweiligen Arm getrennt. Sie sind bezüglich der jeweiligen Chromosomenarme sehr klein (hoher $SAT_i = 8,0$; ohne B-Chromosomen). Sowohl die Satelliten der Chromosomen 1 und 11 als auch die der B-Chromosomen 15 und 16 besitzen Chromomycin-positives Heterochromatin. Da außerhalb der NORs Chromomycin-positives Heterochromatin in vier weiteren Chromosomen (3, 5, 9 und 12) vorkommt, liegt der CMA-Index mit $Hi(C) = 2,4$ (ohne B-Chromosomen) und $2,8\%$ (mit B-Chromosomen) relativ hoch. Diese Stellen sind aufgrund des Fehlens einer sichtbaren sekundären Einschnürung sowie von 45S rDNA-Bändern nicht als NORs anzusehen.

Die sechs DAPI-Bänder ergeben einen DAPI-Index von $Hi(D) = 4,1\%$ (ohne B-Chromosomen). Sie befinden sich im subtelomerischen Bereich der Chromosomen 2, 4, 7 und 10. Das Chromosom 2 besitzt zwei breite DAPI-Bänder jeweils in einem Arm. Im Satellitenchromosom 1 liegt ein DAPI-Band proximal zur sekundären Einschnürung.

Es kommen insgesamt sechs 5S rDNA-Bänder vor. Das Satellitenchromosom 1 und das Nicht-Satellitenchromosom 8 besitzt jeweils zwei 5S rDNA-Bänder. Sie liegen beide in

den langen Armen. Der 5S-Index ist mit $5S_i = 2,1\%$ relativ hoch. Satelliten-DNA CON2 wurde sowohl an den 5S rDNA-Loci als auch subtelomerisch nicht nachgewiesen. Auch die Satelliten-DNA CON1 zeigte kein Hybridisierungssignal. Ob beide Satelliten-DNAs hier nicht vorkommen oder methodisch nicht nachgewiesen werden konnten, kann nicht gesagt werden.

3.12 *Trisetum flavescens* subsp. *flavescens*

Verbreitung: *Trisetum flavescens* kommt in Europa, Vorderasien bis Indien, Nordafrika, adventiv in Nordamerika und Neuseeland vor (CONERT 1976-1998).

Ökologie: Die ausdauernde, morphologisch sehr variable Art ist ein typischer Vertreter der Fettwiesen humider Bergregionen (v.a. im Polygono-Trisetion). Sie kommt aber auch in tieferen Lagen, auf Weiden und Triften, an Ufern, an Straßen- und Wegrändern, in Obstgärten, auf Holzschlägen und in grasigen Waldstellen vor. Die Standorte sind stets auf frischen bis mäßig trockenen, nährstoffreichen und nicht zu basenarmen humosen, lockeren Ton- und Lehmböden. Es ist ein wertvolles Futtergras in Goldhaferwiesen der oberen montanen und subalpinen Stufe (CONERT 1976-1998).

Chromosomenzahlen: Die morphologische Variabilität dieser Art (vgl. CONERT 1976-1998) scheint sich in der Vielzahl der Chromosomenzahlen widerzuspiegeln. Ohne Angaben der Unterarten werden für *T. flavescens* $2n = 24$: vgl. MORRISON (1959), SKALINSKA et al. (1978; Polen), $2n = 28$: BOWDEN (1960; Kanada), HUBBARD (1967; Großbritannien), POGOSYAN (1974; Mt Aragatz, Armenien), KOZHUHAROV & PETROVA (1981; Bulgarien), SOROKIN (1990; Gebiet St. Petersburg), $n = 12, 14$ bzw. $2n = 24, 28$: vgl. TISCHLER (1950), FREY (1992, 1993; Polen), $2n = 36$: STRID & ANDERSON (1985; Griechenland) und $2n = 38-42$: GALLAND (1988; Marokko) notiert.

Chromosomenzählungen von $2n = 24$: vgl. AVDULOV (1931) sowie $2n = 24, 28$: SOKOLOVSKAJA & PROBATOVA (1975; Kamtschatka) und PROBATOVA & SOKOLOVSKAJA (1978; Kaukasus) beziehen sich eindeutig auf die subsp. *flavescens*.

ERGEBNISSE

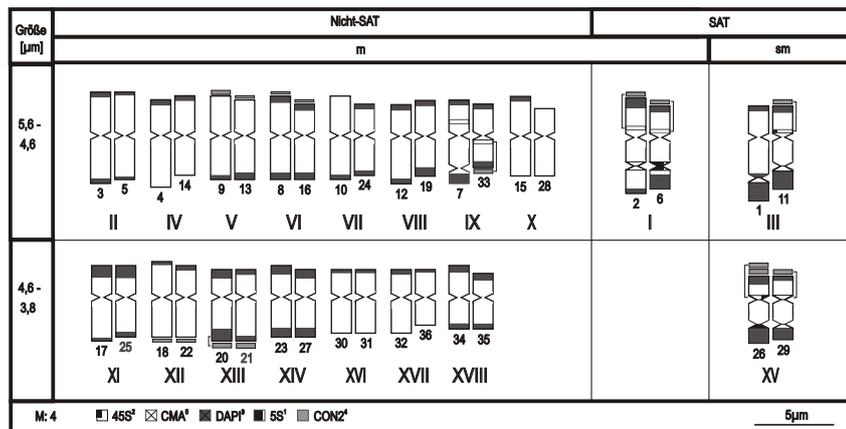


Abb. 65. Idiogramm für *Trisetum flavescens* subsp. *flavescens* (Rö 10728). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.12.

Karyologie: Der Chromosomensatz der hier untersuchten Herkunft von *Trisetum flavescens* subsp. *flavescens* aus Griechenland, Epirus (Rö 10728), besitzt $2n = 36$ Chromosomen. Hier liegt vermutlich ein hexaploider Chromosomensatz vor, der abweichend von den meisten Aveneae mit einer Basischromosomenzahl von $x = 7$, hier durch eine Basischromosomenzahl von $x = 6$ gekennzeichnet ist (oder Dysploidie?, siehe Kap. 4.5.2). Vier der sechs Satellitenchromosomen sind submetazentrisch (30m SAT: 2m 4sm – Tabelle 3; Abb. 65). Das Chromosom 7 besitzt wie die sechs Satellitenchromosomen ebenfalls eine deutliche, wiederholt festgestellte sekundäre Einschnürung im subtelomerischen Bereich. Da hier keine 45S rDNA nachweisbar ist, handelt es sich offensichtlich um keine NOR.

Der Wert für die Mittlere Chromosomenlänge ($L_m = 4,7$ µm), den Größengradient-Index ($G_i = 58,3\%$) und den Symmetrie-Index ($S_i = 77,3\%$) liegt jeweils im moderaten Bereich.

Sehr auffällig sind dagegen die großen Satelliten (niedriger $SAT_i = 1,3$), die in den Chromosomen 1, 11, 26 und 29 vollständig durch DAPI-positives Heterochromatin – und in den Chromosomen 2 und 6 durch \pm ausgedehnte DAPI-Bänder gekennzeichnet sind. Die 45S rDNA hybridisierte als schmale Bänder im Bereich der sekundären Einschnürung von sechs Chromosomen. Der 45S-Index liegt mit $45Si = 1,2\%$ im unteren Bereich. Chromomycin-positives Heterochromatin konnte in diesem Präparat nicht nachgewiesen werden.

Neben den genannten DAPI-Bändern in den Satelliten kommen weitere zahlreiche, z.T. sehr ausgedehnte DAPI-Bänder im subtelomerischen Bereich der Chromosomen vor. Sie bedingen den extrem hohen DAPI-Index von $Hi(D) = 13,3\%$. Insgesamt 23 Chromosomen besitzen DAPI-Bänder in beiden Armen. Weitere zwölf weisen DAPI-Bänder jeweils nur in einem Arm auf. Nur das Chromosom 28 hat gar keine DAPI-Bänder.

Die 5S rDNA-Probe hybridisierte in sieben Chromosomen im interkalaren, jedoch zentromernahen Bereich. Fünf der sechs Satellitenchromosomen besitzen im Arm ohne Satellit ein 5S rDNA-Band. Die zwei weiteren 5S

rDNA-Bänder liegen in den Nicht-Satellitenchromosomen 7 und 33. Der 5S-Index ist mit $5Si = 1,0\%$ relativ gering. Außer im Chromosom 7 hybridisierte im Bereich aller 5S rDNA-Bänder die Satelliten-DNA CON2. Außerdem kommt diese Sequenz in weiteren neun Positionen an den Chromosomenenden vor. Der CON2-Index beträgt $CON2i = 2,8\%$.

3.13 *Festuca rubra* subsp. *rubra*

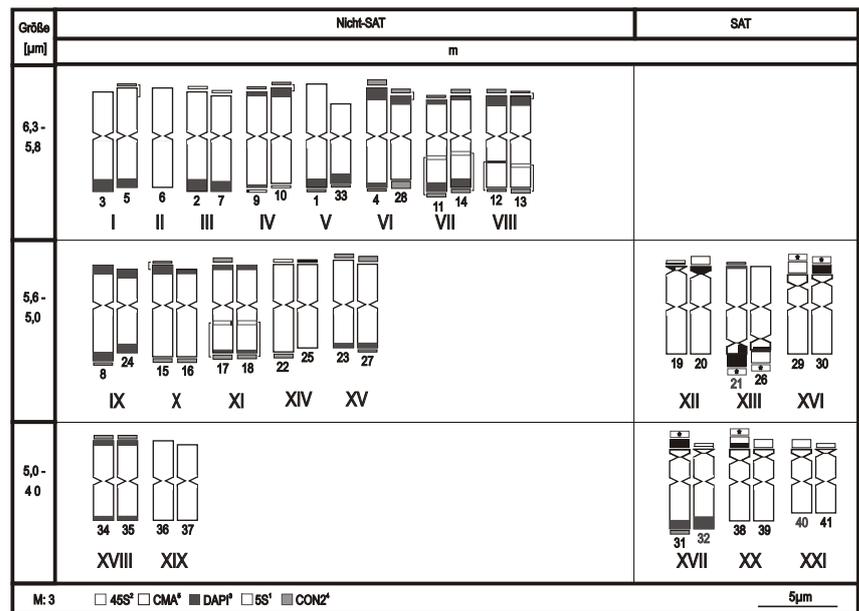
Verbreitung: Der Rotschwengel ist ein nordisch-eurasiatisches Florenelement, das mit Ausnahme einiger Mittelmeerinseln in fast ganz Europa, in Nordafrika und weiten Teilen des temperaten Asiens bis nach Japan verbreitet ist. Die Vorkommen in Nord- und Südamerika, in Neuseeland und Australien, aber auch in einigen Teilen Ostasiens sind synanthrop (CONERT 1976-1998).

Ökologie: Die ökologisch sehr anpassungsfähige, ausdauernde Art kommt häufig in frischen Wiesen und Weiden, auf Grasplätzen, in Waldlichtungen und in Mooren oder als Pionierpflanze an Wegen, Böschungen und Straßenrändern vor. Der Rotschwengel gilt als Charakterart des Wirtschaftsgrünlandes (Molinio-Arrhenatheretea). In den Alpen kommt er auch in Zwerstrauchgesellschaften und Nardeten der subalpinen Stufe vor (CONERT 1976-1998).

Chromosomenzahlen: Chromosomenzahlen von $2n = 42$ werden ohne Angabe der Unterarten von GHORAI & SHARMA (1981; BG Dänemark), SOKOLOVSKAJA et al. (1985; Kamtschatka, Sachalin) und PASHUK (1987; ukrainische Karpaten), mit Angabe der subsp. *rubra* von MÁJOVSKY et al. (1974; Slowakei), PROBATOVA & SOKOLOVSKAJA (1980; Altai) und STACE (1984; Großbritannien) angegeben. Eine Zahl von $n = 14$ ist in TISCHLER (1950) verzeichnet.

Karyologie: Für *Festuca rubra* subsp. *rubra* eines Kulturrausens (W 78) wurden Chromosomenzahlen von $2n = 41$ und 42 ermittelt. Im karyologisch genauer untersuchten Satz mit $2n = 41$ Chromosomen kommen zwölf Satelliten-

Abb. 66. Idiogramm für *Festuca rubra* subsp. *rubra* (W 78). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.13.



chromosomen vor. Alle Chromosomen sind metazentrisch (29m SAT: 12m – Tabelle 3; Abb. 66; Tafel 8: D).

Die mittlere Chromosomenlänge beträgt $L_m = 5,4 \mu\text{m}$. Die Längenvarianzen zwischen größtem ($l = 6,5 \mu\text{m}$) und kleinstem Chromosom ($l = 4,0 \mu\text{m}$) sind relativ gering (hoher $G_i = 61,5\%$). Die Chromosomen des Satzes sind sehr symmetrisch ($S_i = 82,8\%$).

Während von GHORAI & SHARMA (1981) im Chromosomensatz von *F. rubra* insgesamt nur vier Satelliten ermittelt werden konnten, wurden durch die Hybridisierung mit der 45S rDNA insgesamt zwölf Loci festgestellt, die zudem Chromomycin-positive Reaktion zeigen. Es kann davon ausgegangen werden, dass es sich bei diesen Stellen um die NORs handelt. Die jeweilige Größe der Satelliten zeigt eine moderate Ausdehnung ($SAT_i = 4,0\%$). Da außerhalb dieser NORs weitere 45S rDNA-Bänder an sechs Chromosomen nachgewiesen wurden, ist der 45S-Index mit $45S_i = 3,1\%$ gegenüber dem CMA-Index mit $Hi(C) = 2,8\%$ etwas erhöht. Diese zusätzlichen Loci der 45S rDNA lassen sich aber nicht als NORs ansehen (siehe Kap. 4.2.2).

Aus der Anzahl von 37 breiten DAPI-Bändern ergibt sich ein relativ hoher DAPI-Index von $Hi(D) = 6,8\%$. In zehn Chromosomen liegen die DAPI-Bänder in beiden Chromosomenarmen, in weiteren 17 nur in jeweils einem Arm, jedoch immer im subtelerischen Bereich.

Die 5S rDNA-Loci befinden sich interkalar in den langen Armen der Chromosomen 11, 12, 13, 14, 17 und 18. Da diese Bänder sehr schmal sind, ergibt sich ein niedriger 5S-Index ($5S_i = 0,6\%$). Im Bereich aller 5S rDNA-Bänder kommt auch die Satelliten-DNA CON2 vor, die darüber hinaus an weiteren 26 Positionen im subtelerischen Bereich hybridisierte. Der CON2-Index beträgt $CON2_i = 3,0\%$. Von diesen 26 Bändern sind 19 DAPI-positiv (ca. 73%).

3.14 *Cynosurus echinatus*

Verbreitung: *Cynosurus echinatus* ist von Spanien, Süditalien und Griechenland nördlich bis Südkandinavien, östlich bis zum Kaukasus verbreitet. Die Gattung *Cynosurus* mit ca. 10 Arten hat ihren Schwerpunkt im Mittelmeergebiet und ist mit einigen Arten vom Vorderen Orient bis Mittelasien vertreten. *Cynosurus echinatus* geht ostwärts bis zur Krim, dem Kaukasus und Iran. In England ist die Art eingebürgert. Es ist ungeklärt, ob sie auf den Kanalinseln einheimisch ist (CONERT 2000).

Ökologie: Die einjährige Art, die bei uns eindeutig durch den Menschen eingeschleppt wurde, gedeiht in warmen Gebieten als Unkraut in Getreidefeldern, in Gärten, auf trockenen Wiesen, unbeständig in Ruderalgesellschaften sowie an Wegrainen, auf trockenen, schwach sauren, wenig nährstoffhaltigen Sand- und Tonböden (CONERT 1976-1998).

Chromosomenzahlen: Für *Cynosurus echinatus* wurden stets Chromosomenzahlen von $2n = 14$ gefunden: vgl. GOLDBLATT (1981, 1984), BALTISBERGER & LEUCHTMANN (1991; Albanien, Griechenland) und DANIELA (1997; Georgien).

Karyologie: Im Chromosomensatz von *Cynosurus echinatus* aus Griechenland, Peloponnes (Rö 10700) wurden, abweichend von allen bisherigen Zählungen an dieser Art, hier $2n = 18$ Chromosomen gefunden. In vier Chromosomen befindet sich in subtelerischen Abschnitten jeweils eine NOR, die durch Hybridisierung mit der 45S rDNA nachgewiesen und durch Chromomycin-Färbung bestätigt werden konnte. Zwei Nicht-Satellitenchromosomen sind submetazentrisch (12m 2sm SAT: 4m – Tabelle 3; Abb. 67). Sämtliche Satellitenchromosomen (15, 16, 17 und 18) weichen durch ihre

ERGEBNISSE

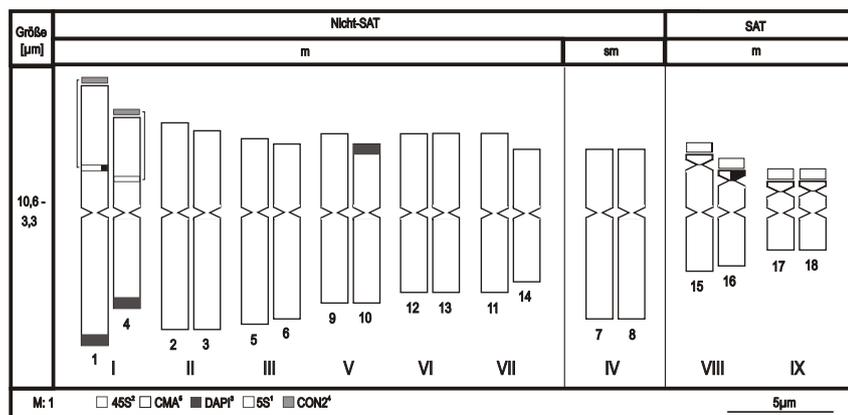


Abb. 67. Idiogramm für *Cynosurus echinatus* (Rö 10700). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.14.

geringe Größe deutlich von den übrigen Chromosomen des Satzes ab, so dass es fragwürdig erscheint, zwei von ihnen als B-Chromosomen zu betrachten. Da die früheren Zählungen mit $2n = 14$ keine Angaben zur Chromosomenmorphologie enthalten, bleibt die Entstehung des vorliegenden Chromosomensatzes mit $2n = 18$ unklar.

Aufgrund der starken Längenunterschiede zwischen dem Chromosom 1 mit $l = 12,3 \mu\text{m}$ und dem Chromosom 18 mit $l = 3,3 \mu\text{m}$ ergibt sich ein ausgesprochen niedriger Größengradient-Index von $G_i = 26,5\%$. Die Mittlere Chromosomenlänge beträgt $L_m = 7,5 \mu\text{m}$. Der Chromosomensatz ist gleichzeitig relativ symmetrisch ($S_i = 82,0\%$).

Die Ausdehnung der Satelliten liegt im moderaten Bereich ($SAT_i = 2,9$). In den 45S rDNA-Bändern kommt Chromomycin-positives Heterochromatin vor. Der 45S-Index entspricht somit dem CMA-Index $45Si = Hi(C) = 1,5\%$.

Da nur die drei Chromosomen 1, 4 und 10 DAPI-Bänder aufweisen, liegt der DAPI-Index mit $Hi(D) = 1,1\%$ dementsprechend niedrig.

Die 5S rDNA-Bereiche liegen als schmale Bänder interkalär in den zwei Chromosomen 1 und 4, so dass der 5S-Index mit $5Si = 0,4\%$ einen dementsprechend niedrigen Wert einnimmt. Da die Satelliten-DNA CON2 nur an den Orten der 5S rDNA-Bänder hybridisierte, stimmt der CON2-Index mit dem 5S-Index überein ($CON2_i = 0,4\%$).

3.15 *Elymus farctus* subsp. *farctus*

Verbreitung: Die Art kommt in Europa in den Mittelmeerraum, an der Atlantikküste und an den Küsten der Nord- und Ostsee sowie auf deren Inseln vor. Während sich die subsp. *farctus* auf die Mittelmeerregion beschränkt, kommt die subsp. *boreoatlanticus* an den Küsten von Atlantik, Nord- und Ostsee vor. Synanthrope Vorkommen liegen in Nordamerika (CONERT 2000).

Ökologie: Die ausdauernde Art besiedelt zusammen mit *Ammophila arenaria* und *Leymus arenarius* die Außendünen.

Sie kommt auch in der Weißen und Grauen Düne vor, wo sie jedoch nicht fruchtet. Seltener ist die Art in *Puccinellia*- und in den untersten *Festuca rubra*-Rasen zu finden (CONERT 2000)

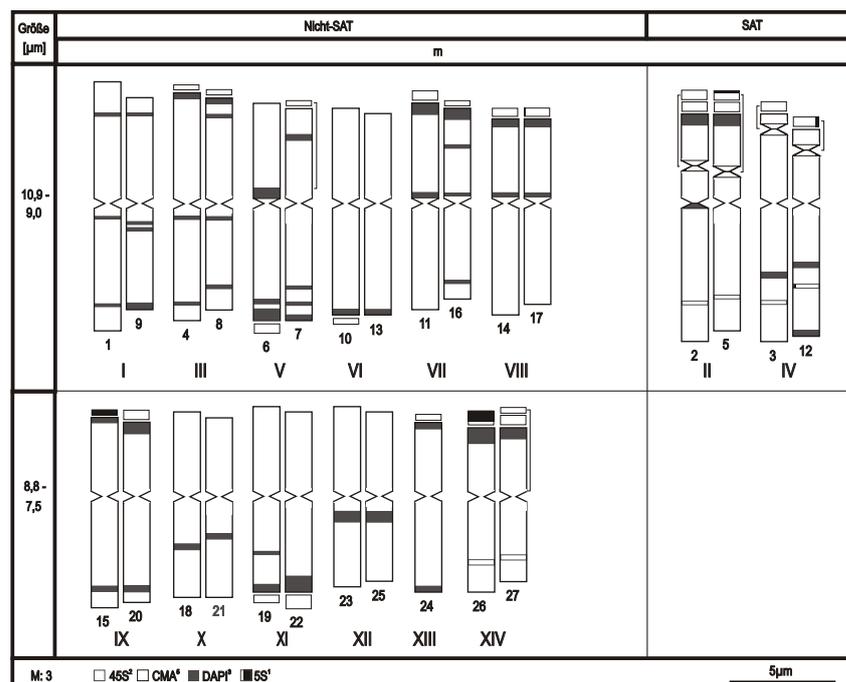
Chromosomenzahlen: Für den Polyploidkomplex von *Elymus farctus* werden Chromosomenzahlen vom diploiden bis zum 12x-Niveau ohne Angaben der Unterarten verzeichnet ($2n = 14, 28, 35, 42, 49, 56, 84$; vgl. FEDOROV 1974). Für die subsp. *farctus* geben BALTISBERGER & LEUCHTMANN (1991; Albanien) eine Zahl von $2n = 6x = 42$ an.

Karyologie: Für den einzigen hier untersuchten Vertreter der Tribus *Triticeae*, *Elymus farctus* subsp. *farctus* aus Portugal, Prov. Minho (Rö 9387) wurden Chromosomenzahlen von $2n = 27$ und 28 ermittelt. Der Satz mit $2n = 27$ wurde karyologisch näher untersucht. Er fällt besonders durch seine zahlreichen interkalären DAPI-Bänder auf. Untersuchungen zur C- und N-Bänderung anderer Vertreter der Gattung *Elymus* (z.B. *E. trachycaulus*, *E. ciliaris*, vgl. MORRIS & GILL 1986) und *Agropyron* (ENDO & GILL 1984) belegen das Vorhandensein zahlreicher interkalärer Bänder von konstitutiven Heterochromatin. In der hier untersuchten Art wurden zudem in 17 Chromosomen ausgedehnte Chromomycin- sowie DAPI-Bänder in den subtelerischen Bereichen an derselben Position sichtbar gemacht. Hier liegen GC-reiche und AT-reiche DNA-Abschnitte offenbar nahe beieinander (siehe Kap. 4.2.6). Vier Chromosomen tragen einen gut sichtbaren chromosomalen Satellit. An der sekundären Einschnürung wurde 45S rDNA und Chromomycin nachgewiesen. Da alle Chromosomen metacentrisch sind, ergibt sich folgende Karyotypformel: $23m \text{ SAT: } 4m$ (Tabelle 3; Abb. 68; Tafel 8: E).

Die sehr großen Chromosomen mit einer Mittlere Chromosomenlänge von $L_m = 9,3 \mu\text{m}$ sind vergleichsweise symmetrisch ($S_i = 83,2\%$). Ihre Längenvarianzen ($l = 11,8-7,3 \mu\text{m}$) ergeben den relativ hohen Größengradient-Index von $G_i = 61,7\%$.

Die Chromosomen 2 und 5 tragen einen sehr ausgedehnten chromosomalen Satellit ($sati = 0,5$ bzw. $0,7$). Nach

Abb. 68. Idiogramm für *Elymus farctus* subsp. *farctus* (Rö 9387). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.15.



Einbeziehung der zwei anderen Satellitenchromosomen ergibt sich ein Satelliten-Index von $SAT_i = 2,2$. Die 45S rDNA befindet sich in schmalen Bereichen beidseitig der sekundären Einschnürung. Der 45S-Index beträgt $45Si = 0,8\%$. Da Chromomycin-positives Heterochromatin außerhalb der NOR in weiteren 17 subtelomerischen und zwei interkalaren Regionen nachgewiesen wurde, liegt der CMA-Index mit $Hi(C) = 3,8\%$ entsprechend hoch.

Die zahlreichen telomer- bis zentromernah gelagerten DAPI-Bänder, die in dieser Form in keinem weiteren hier untersuchten Taxon vorkommen, bedingen einen DAPI-Index im oberen Bereich [$Hi(D) = 6,0\%$].

Die 5S rDNA liegt in den vier Satellitenchromosomen 2, 3, 5 und 12 jeweils im Arm ohne Satellit sowie in den zwei Nicht-Satellitenchromosomen 26 und 27. Die schmalen 5S rDNA-Bänder führen zu einem niedrigen 5S-Index von $5Si = 0,4\%$.

3.16 *Sesleria albicans* subsp. *albicans*

Verbreitung: Die in Europa endemische Art ist in West- und Mitteleuropa von Spanien, Frankreich, Norditalien, Schweiz, Deutschland, Polen, Tschechien, Slowakei, Ungarn, Slowenien, Österreich, im Norden über Belgien, die Niederlande bis Großbritannien, Irland und Island verbreitet (CONERT 1976-1998).

Ökologie: Die ausdauernde Art wächst auf flachgründigen, besonnten, nährstoffarmen, kalkreichen Steinböden in Felsbändern, auf Abwitterungshalden oft an Südwesthängen, auch auf mittelgründigen oder mäßig feuchten Böden in Halbtrockenrasen sowie in Trockenrasen, ferner in lichten

Nadel- und Buchenwäldern, dann oft nord- und nordwestexponiert und in den Tälern auch auf feuchten Stellen kalkreicher Niedermoore (CONERT 2000).

Chromosomenzahlen: Von DRUSHKOVIC & LOVKA (1995) wird für eine Herkunft aus Slowenien die Chromosomenzahl $2n = 28$ angegeben.

Karyologie: Von *Sesleria albicans* subsp. *albicans* aus Frankreich, Dépt. Vaucluse (Rö 11040), dem einzigen hier untersuchten Vertreter aus der Tribus *Seslerieae* wurden Chromosomenzahlen von $2n = 55$ und 56 ermittelt, was einem oktaploiden Niveau entsprechen dürfte. Der Satz mit $2n = 55$ Chromosomen wurde karyologisch näher untersucht. Acht Satellitenchromosomen und zwei submetazentrische Nicht-Satellitenchromosomen konnten nachgewiesen werden (45m 2sm SAT: 8m – Tabelle 3; Abb. 69).

Während der Chromosomensatz bezüglich der Mittleren Chromosomenlänge ($L_m = 6,0 \mu\text{m}$), dem Größengradient-Index ($Gi = 65,5\%$) und dem Symmetrie-Index ($Si = 82,8\%$) relativ unauffällig ist, resultiert aus der starken Ausdehnung der chromosomalen Satelliten ein sehr niedriger Satelliten-Index von $SAT_i = 1,3$. Mit Ausnahme des Chromosoms 12 wurde an den 45S rDNA-Hybridisierungsstellen Chromomycin-positives Heterochromatin nachgewiesen. Der CMA-Index liegt daher geringfügig unter dem 45S-Index [$45Si = 1,4\%$; $Hi(C) = 1,3\%$].

Die Zahl von 25 DAPI-positiven Heterochromatinbändern bedingen einen DAPI-Index von $Hi(D) = 3,3\%$. In drei Chromosomen befinden sich diese DAPI-Bänder in beiden Armen, in weiteren 19 Chromosomen jeweils nur in einem Arm jedoch stets im subtelomerischen Bereich.

ERGEBNISSE

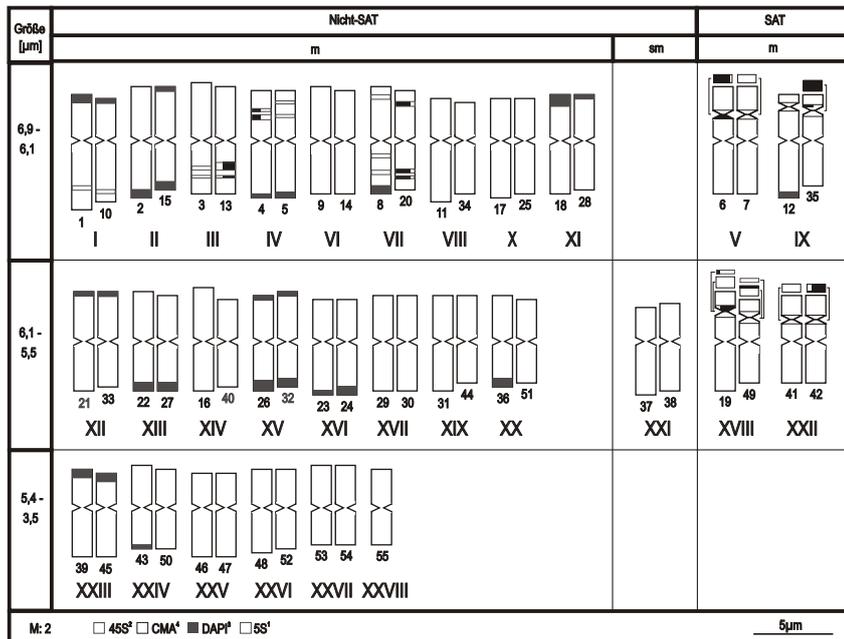


Abb. 69. Idiogramm für *Sesleria albicans* subsp. *albicans* (Rö 11040). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.14

Besonders auffällig erscheint dieser Chromosomensatz durch das Vorkommen von gleichzeitig mehreren 5S rDNA-Bändern in einigen Chromosomen. Insgesamt zehn Chromosomen besitzen 5S rDNA-Bänder. Während in den Chromosomen 1 und 10 jeweils ein 5S rDNA-Band nachgewiesen wurde, tragen die Chromosomen der Paare III, IV und VII jeweils zwei Bänder in einem Arm. Die Chromosomen des Paares VII besitzen darüber hinaus im gegenüberliegenden Arm ein weiteres 5S rDNA-Band, das wahrscheinlich aus den Chromosomen des Paares I hierher transloziert worden ist, so dass sich ursprünglich die 5S rDNA in einheitlicher Form von „Doppelbändern“ in jeweils einem Arm von insgesamt vier Paaren der Nicht-Satellitenchromosomen befinden haben könnte. In den Satellitenchromosomen 19 und 49 liegt jeweils ein 5S rDNA-Band im Bereich der sekundären Einschnürung inmitten des 45S rDNA-Bandes. Da die Bänder zwar zahlreich, aber nur sehr schmal sind, liegt der 5S-Index mit $5Si = 1,1\%$ nicht besonders hoch.

3.17 *Danthonia alpina*

Verbreitung: Die Art kommt in Europa in Spanien, Frankreich, Italien, Schweiz, Südslowakei, ehem. Jugoslawien, Ungarn, Rumänien, Bulgarien, ehem. UdSSR: Transkaukasus und der Loriiskaya-Steppe vor. In Deutschland findet man die Art nur auf der Garchinger Heide in Bayern (CONERT 1976-1998, 2000).

Ökologie: Das ausdauernde Gras kommt auf warmen und trockenen, mageren, basen- und kalkreichen oder entkalkten, neutralen, humosen, lehmigen Stein- und Kiesböden vor (CONERT 2000).

Chromosomenzahlen: Durch WATSON & DALLWITZ (1999) werden für die Gattung *Danthonia* Basischromosomenzahlen von $x = 6$, oder 9 (?) und Chromosomenzahlen von $2n = 18, 36, 48$ angegeben. Die Chromosomenzahl von *D. alpina* wurde bislang offenbar nicht ermittelt.

Karyologie: Von *D. alpina* wurden zwei Populationen aus Griechenland, eine aus Makedonien (Rö 10712) und eine Weitere aus dem Epirus (Rö 10732) untersucht. In beiden Herkünften wurde $2n = 36$ gefunden. Insgesamt kommen nur zwei Satellitenchromosomen vor. Das Chromosomenkomplement beider Herkünfte zeichnet sich durch das Fehlen von DAPI-positivem Heterochromatin aus.

In der Population aus Makedonien (Rö 10712) sind zwei Nicht-Satellitenchromosomen submetazentrisch (32m 2sm SAT: 2m – Tabelle 3; Abb. 70). Die Chromosomen sind – wie bei *Arundo plinii* (s.u.) – bei einer Mittleren Chromosomenlänge von $Lm = 3,6 \mu m$ sehr klein. Die Varianz zwischen größtem ($l = 5,0 \mu m$) und kleinstem Chromosom ($l = 2,8 \mu m$) ergibt den Größengradient-Index von $Gi = 55,0\%$. Der Chromosomensatz besitzt eine moderate Symmetrie ($Si = 77,9\%$). Die chromosomalen Satelliten sind relativ kurz, wie der Satelliten-Index von $SATi = 3,6$ verdeutlicht. Die 45S rDNA-Loci sind zugleich Chromomycin-positiv, so dass der 45S-Index mit dem CMA-Index übereinstimmt [$45Si = Hi(C) = 1,0\%$]. 5S rDNA liegt lediglich in den Chromosomen 2 und 9. Der 5S-Index liegt daher mit $5Si = 0,4\%$ relativ niedrig. Die 5S rDNA-Bänder kommen jeweils nahe dem Chromosomenende vor.

In der Population aus dem Epirus (Rö 10732) sind vier Nicht-Satellitenchromosomen submetazentrisch (30m 4sm SAT: 2m – Tabelle 3; Abb. 71). Gegenüber der makedonischen Population sind die Chromosomen geringfügig kleiner ($Lm = 3,1 \mu m$) und aufgrund der vier submetazentrischen

Abb. 70. Idiogramm für *Danthonia alpina* (Rö 10712). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.17.

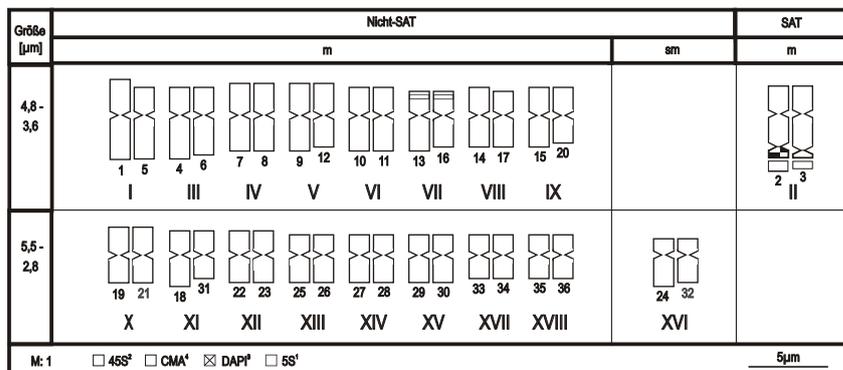
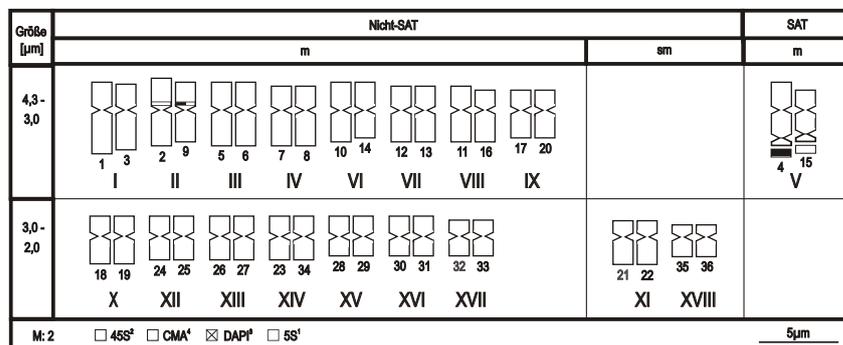


Abb. 71. Idiogramm für *Danthonia alpina* (Rö 10732). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.17.



Chromosomen etwas asymmetrischer ($Si = 77,9\%$). Die Unterschiede zwischen längstem ($l = 4,5 \mu\text{m}$) und kürzestem Chromosom ($l = 2,0 \mu\text{m}$) sind hingegen etwas stärker ausgeprägt ($Gi = 44,4\%$). Hinsichtlich des Satelliten-Index ($SATi = 3,3$), der 45S- und der CMA-Indizes [$45Si = Hi(C) = 0,9\%$] sowie des 5S-Indexes ($5Si = 0,6\%$) ergeben sich weitgehende Übereinstimmungen mit der makedonischen Population. Allerdings liegen die beiden 5S rDNA-Bänder hier im zentromernahen Bereich von zwei Chromosomen.

3.18 *Danthonia decumbens*

Verbreitung: *Danthonia decumbens* kommt fast in ganz Europa vor. Ihr Verbreitungsgebiet reicht im Norden bis Island, im Osten vom Baltikum bis in die nördliche Türkei. Im Mittelmeerraum ist sie nur in den Gebirgen zu finden, auf der Iberischen Halbinsel nur in Portugal und Nordspanien. Die Art ist in Kanada, Neufundland bis Neuschottland sowie in Neuseeland auf der Nordinsel eingebürgert (CONERT 1976-1998).

Ökologie: Die ausdauernde Art *D. decumbens* ist von der Ebene bis in die Gebirgstufe verbreitet und ziemlich häufig. Sie wächst auf nährstoff- und basenarmen oder entkalkten (unter pH 5,5), trockenen bis wechselfeuchten, teils auch torfigen Standorten. Sie ist verbreitet im Silikatmagerrasen, trockenen bis frischen Magerwiesen, lichten Waldstellen in Kiefernforsten und bodensauren Eichen- und Lärchenwäldern sowie an Wegrändern. Auf den Nordseeinseln gedeiht sie in grasigen Dünentälern (CONERT 2000).

Chromosomenzahlen: Chromosomenzahlen von $2n = 36$ werden durch DEVESA et al. (1990; Spanien) und MESICEK (1992; Tschechien) angegeben.

Karyologie: Von *D. decumbens* wurden zwei Herkünfte, eine aus Griechenland, Makedonien (Rö 10711) und eine aus Deutschland, Sachsen (Rö 10659) untersucht. Beide Populationen besitzen $2n = 36$ Chromosomen. Zwei davon sind jeweils Satellitenchromosomen, vier Chromosomen sind jeweils submetazentrisch. Für beide Herkünfte kann die Formel $30m \ 4sm \ SAT: 2m$ angegeben werden (Tabelle 3; Abb. 72, 73; Tafel 8: F). Die Chromosomensätze stimmen auch hinsichtlich weiterer karyologischer Parameter weitgehend überein. In den Chromosomen von *D. decumbens* konnte, wie bei *D. alpina*, kein DAPI-positives Heterochromatin nachgewiesen werden. Karyologisch bestehen zwischen beiden Arten nur geringfügige Unterschiede.

Die kleinen Chromosomen der makedonischen Population (Rö 10711) mit einer Mittleren Chromosomenlänge von $Lm = 2,7 \mu\text{m}$ zeigen eine moderate Symmetrie ($Si = 80,0\%$). Die Unterschiede von größtem zu kleinstem Chromosom ($l = 4,0-1,8 \mu\text{m}$) sind hier relativ groß, woraus ein geringer Größengradient-Index von $Gi = 43,8\%$ resultiert. Die Ausdehnung der Satelliten ist, wie der Satelliten-Index von $SATi = 2,9$ verdeutlicht, wenig auffällig. Die Hybridisierungsstellen der 45S rDNA sind zugleich Chromomycin-positiv, so dass der 45S-Index dem CMA-Index entspricht [$45Si = Hi(C) = 0,7\%$]. Die 5S rDNA hybridisierte in den zwei Chromosomen 22 und 27 nahe am Zentromer. Der 5S-Index liegt mit $5Si = 0,5\%$ im unteren Bereich.

ERGEBNISSE

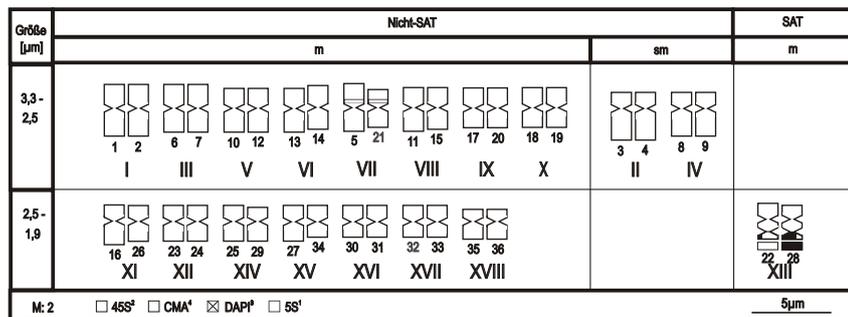


Abb. 72. Idiogramm für *Danthonia decumbens* (Rö 10659). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.18.

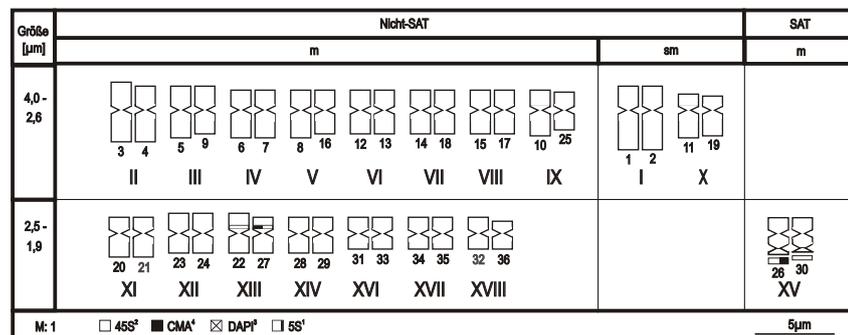


Abb. 73. Idiogramm für *Danthonia decumbens* (Rö 10711). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.18.

Die Chromosomen der Population aus Niederspree (Rö 10659) mit einer Mittleren Chromosomenlänge von $L_m = 2,5 \mu\text{m}$ besitzen ebenfalls eine moderate Symmetrie ($S_i = 82,2\%$). Die Unterschiede von größtem zu kleinstem Chromosom ($l = 3,3-1,9 \mu\text{m}$) sind weniger groß als in der makedonischen Population, woraus sich ein etwas höherer Größengradient-Index von $G_i = 57,7\%$ ergibt. Die chromosomalen Satelliten besitzen in dieser Herkunft eine bezüglich des jeweiligen Chromosomenarmes geringfügig größere Ausdehnung ($SAT_i = 1,5$). Die Hybridisierungsstellen der 45S rDNA sind wiederum zugleich Chromomycin-positiv, so dass der 45S-Index dem CMA-Index entspricht [$45Si = Hi(C) = 1,1\%$]. Die 5S rDNA hybridisierte in den zwei Chromosomen 5 und 21, wie in der makedonischen Population von *Danthonia decumbens* und der Population von *D. alpina* aus dem Epirus, nahe am Zentromer. Der 5S-Index ist mit $5Si = 0,6\%$ auch hier relativ niedrig.

3.19 *Arundo plinii*

Verbreitung: *Arundo plinii* kommt in Portugal und im Mittelmeergebiet (Südspanien, Balearen, Südfrankreich, Korsika, Sardinien, Sizilien, Italien, Jugoslawien, Albanien, Bulgarien, Türkei, Kreta, Tunesien, Algerien, Marokko) vor (CONERT 1976-1998).

Ökologie: Die Art wächst auf steinigem oder kiesigen Böden, oft in austrocknenden Flußbetten (CONERT 1976-1998).

Chromosomenzahlen: Für die Gattung *Arundo* werden Basischromosomenzahlen von $x = 12$ angegeben (WATSON &

DALLWITZ 1999). Für *A. plinii* existiert offenbar keine bisherige Zählung.

Karyologie: Für *Arundo plinii* aus Portugal, Prov. Estremadura (Rö 9502) wurden Chromosomenzahlen von $2n = 48$ ermittelt, was offenbar einem tetraploiden Niveau entspricht. Bei diesen 48 Chromosomen, die alle metazentrisch sind, wurde in zwei Chromosomen im zentromernahen Bereich 45S rDNA nachgewiesen. Die Orte der 45S rDNA-Bänder sind zugleich Chromomycin-positiv und als die NORs des Chromosomensatzes anzusehen (siehe Kap. 4.3.1). Es ergibt sich folgende Formel: $46m \text{ SAT}: 2m -$ Tabelle 3; Abb. 74). Wie für die Arundinoideae typisch (WATSON & DALLWITZ 1999), sind die Chromosomen im Vergleich zu allen bisher besprochenen Arten sehr klein und damit die Mittlere Chromosomenlänge mit $L_m = 2,8 \mu\text{m}$ sehr gering. Da das größte Chromosom ($l = 3,5$) dennoch mehr als doppelt so groß ist wie das kleinste Chromosom ($l = 1,5$) ergibt sich ein vergleichsweise niedriger Größengradient-Index von $G_i = 42,9\%$. Da die NORs in der Nähe des Zentromers liegen, sind primäre und sekundäre Einschnürungen nicht zu unterscheiden. Der Satelliten-Index beträgt daher $SAT_i = 0,0$.

Die Chromosomen sind relativ symmetrisch ($S_i = 82,5\%$). Da in den $2n = 48$ Chromosomen nur zwei, zudem sehr schmale 45S rDNA- bzw. Chromomycin-Bänder vorkommen, ist der 45S-Index und der CMA-Index sehr gering [$45Si = Hi(C) = 0,4\%$]. Die 5S rDNA konnte hier vermutlich präparatebedingt nicht nachgewiesen werden.

Die insgesamt 18 DAPI-Bänder bedingen einen DAPI-Index von $Hi(D) = 4,8\%$. Die DAPI-Bänder der Chromosomen 8 und 22 liegen interkalar (jedoch in der Nähe der

Abb. 74. Idiogramm für
Arundo plinii (Rö 9502).
Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11,
Erläuterungen siehe Kap. 3.19.

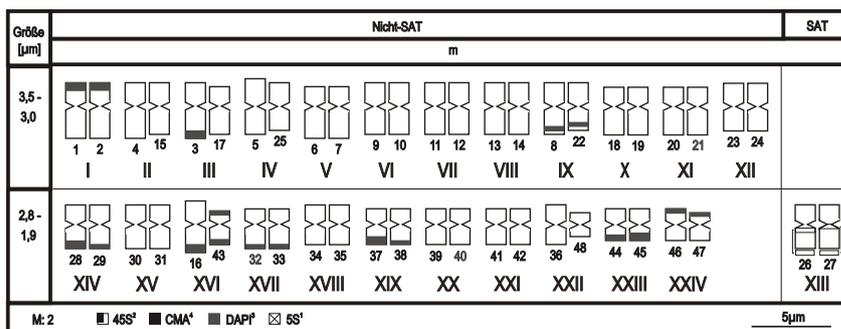
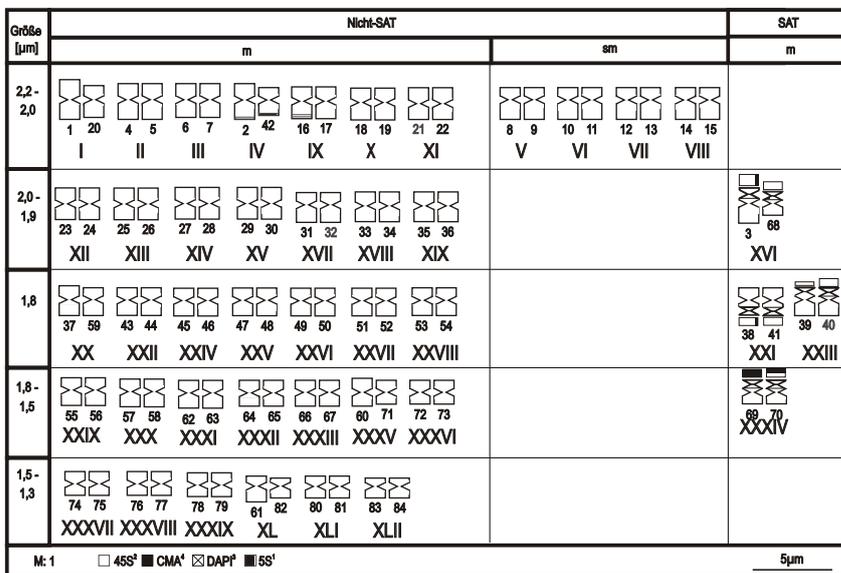


Abb. 75. Idiogramm für
Stipa gigantea (Rö 9476).
Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11,
Erläuterungen siehe Kap. 3.20.



Chromosomenenden), während alle anderen DAPI-Bänder im subtelomerischen Bereich zu finden sind.

3.20 *Stipa gigantea* subsp. *gigantea*

Verbreitung: *Stipa gigantea* subsp. *gigantea* kommt endemisch im Westen der Iberischen Halbinsel und im Nordwesten von Afrika in Marokko, Algerien und Tunesien vor (VARQUEZ & DEVESA 1996).

Ökologie: Die subsp. *gigantea* gedeiht in mediterranen Gebüschformationen und in degradierten Wäldern bevorzugt auf sauren Substraten von Meereshöhe bis 2400 m (VARQUEZ & DEVESA 1996).

Chromosomenzahlen: Chromosomenzahlen von $n = 48$, $2n = 96$ werden durch FERNANDES & QUEIRÓS (1969; Portugal), DEVESA et al. (1991; Spanien), GALLEGO & TALAVERA (1994; Cádiz) und VÁZQUEZ & DEVESA (1996; Spanien) verzeichnet.

Karyologie: Der Satz von *Stipa gigantea* aus Portugal, Prov. Beira Alta (Rö 9476) besitzt $2n = 84$ Chromosomen, was bei einer Basischromosomenzahl von $x = 12$ (vgl. Watson & Dallwitz 1999) in der Gattung *Stipa* einem heptaploiden Niveau entsprechen würde. Die insgesamt acht Bänder der 45S rDNA sind zugleich Chromomycin-positiv und als NORs anzusehen. Acht Chromosomen sind submetazentrisch (68m 8sm SAT: 8m – Tabelle 3; Abb. 75).

Die Chromosomen sind, wie für die Unterfamilie der Stipoideae typisch, ausgesprochen klein ($Lm = 1,8 \mu m$). Der Großengradient-Index G_i beträgt 50,0%, der Symmetrie-Index S_i 81,5%. Aus den – bezüglich der jeweiligen Chromosomenarme – ausgedehnten chromosomalen Satelliten ergibt sich ein niedriger Satelliten-Index von $SAT_i = 0,8$. Da die 45S rDNA-Bänder den Chromomycin-Bändern entsprechen, sind die Werte für den 45S- und den CMA-Index identisch [$45S_i = Hi(C) = 2,6\%$]. Sie sind relativ hoch.

DAPI-Bänder konnten nicht nachgewiesen werden. Die 5S rDNA hybridisierte an den Chromosomenenden der drei Chromosomen 2, 16 und 42. Da nur drei Bänder der 5S rDNA im Satz dieser hochpolyploiden Art nachgewiesen wurden und diese Bänder sehr schmal sind, ist der 5S-Index mit $5S_i = 0,2\%$ sehr niedrig.

ERGEBNISSE

Größe [µm]	Nicht-SAT		SAT
	m	sm	m
2,8- 1,9	 2 3 4 8 5 7 12 13 10 14 I III IV VI VII	 1 9 II	 6 11 V
1,9- 1,3	 15 16 17 18 19 22 23 24 VIII IX X XII	 20 21 XI	

M: 5 □ 45S^r □ CMA¹ ⊗ DAPP ⊗ 5S^r ⊗ CON2^r 5µm

Abb. 76. Idiogramm für *Danthoniastrum compactum* (Rö 10724). Zeichenerklärung siehe Kap. 2.2.11, Erläuterungen siehe Kap. 3.21.

3.21 *Danthoniastrum compactum*

Verbreitung: *Danthoniastrum compactum* ist in den Gebirgen der Balkanhalbinsel (Jugoslawien, Albanien, Griechenland, Bulgarien), in der Türkei und im Kaukasus-Gebiet verbreitet (SCHOLZ 1982).

Ökologie: Das ausdauernde Gras wächst auf Kalkgestein an Felsen, in Felsspalten und im Geröll höherer Lagen von (1450-)1700-2000 m auf trockenen, offenen Stellen (STRID & TAN 1991).

Chromosomenzahlen: Von KOZUHAROV & PETROVA (1991; Slavjanka Mt., loc. Vapata, Bulgarien) wird eine Chromosomenzahl von $2n = 14$ angegeben, was vermutlich auf einer Verwechslung des Materials beruht.

Karyologie: Für die hier untersuchte Herkunft von *Danthoniastrum compactum* aus Griechenland (Rö 10724) wurde eine Chromosomenzahl von $2n = 24$ – vermutlich einem diploiden Niveau entsprechend – festgestellt. Die NORs, durch Hybridisierung mit der 45S rDNA und durch Färbung

mit Chromomycin festgestellt, befinden sich in den Chromosomen 6 und 11 im subteleromischen Bereich. Vier Chromosomen sind submetazentrisch (18m 4sm SAT: 2m - Tabelle 3; Abb. 76; Tafel 8: G).

Auch im Satz von *D. compactum* konnten keine DAPI-Bänder nachgewiesen werden. Die sehr kleinen Chromosomen (entgegen den Angaben von Watson & Dallwitz 1999), mit einer Mittleren Chromosomenlänge von $L_m = 2,0$ µm sind mit denen von *Stipa gigantea* vergleichbar. Der Größengradient-Index $G_i = 40,0\%$ verdeutlicht die vergleichsweise großen Unterschiede zwischen größtem und kleinstem Chromosom. Aufgrund der vier submetazentrischen Chromosomen liegt der Symmetrie-Index mit $S_i = 77,2\%$ im unteren Bereich.

Da die Lage und Länge der 45S rDNA-Bänder mit jenen der Chromomycin-Bänder übereinstimmt, ergeben sich identische Indizes für die 45S rDNA und CMA [$45S_i = H_i(C) = 1,3\%$]. Aufgrund der großen Ausdehnung dieser Bänder resultiert ein geringer Satelliten-Index von $SAT_i = 1,0$. Die 5S rDNA konnte präparatebedingt nicht nachgewiesen werden. Auch die Satelliten-DNA CON2 zeigte keine Hybridisierungssignale.

DISKUSSION

4.1 Basischromosomenzahlen in den Poaceae und ihren Unterfamilien

Für Fragen der großsystematischen Gliederung von Taxa sind Aussagen über die Chromosomenzahl sowie die Chromosomengröße noch heute sehr bedeutsam. Innerhalb der Poaceae sind die meisten Vertreter der Unterfamilie Pooideae durch relativ große Chromosomen mit einer Basischromosomenzahl von $x = 7$ gekennzeichnet (CLAYTON & RENVOIZE 1986). Dies wurde bereits durch AVDULOV (1931) in seiner „klassischen“ karyosystematischen Studie über die Gräser beschrieben. Insbesondere die Triben Triticeae und Aveneae, welche die meisten Kulturgräser enthalten (*Triticum* L., *Hordeum* L., *Secale* L., *Avena*) sowie die Triben Bromaeae DUMORT. und Poeae, die zusammen mit ca. 2700 Vertretern mehr als ein Viertel der bekannten Gräserarten umfassen, zeichnen sich durch diese karyologische Merkmalskombination aus. Abweichungen davon kommen beispielsweise in den monotypischen Triben Brachyelytreae Ohwi [*Brachyelytrum erectum* (SCHREB.) P. BEAUV.; $x = 11$], Nardeae W.D.J. KOCH. (*Nardus stricta* L.; $x = 13$) sowie Lygeae J. PRESL (*Lygeum spartum* L.; $x = 10$) vor, die nach neueren molekular-phylogenetischen Ergebnissen die basalen Äste innerhalb der Pooideae bilden (CÁTALAN et al. 1997; SORENG & DAVIS 1998, 2000; HSIAO et al. 1999; GPWG 2000, 2001; KELLOGG 2001). Demzufolge repräsentieren die Basischromosomenzahl von $x = 7$ und die großen Chromosomen der Triben Aveneae, Bromaeae, Poeae und Triticeae abgeleitete Merkmalszustände innerhalb der Unterfamilie Pooideae.

Aufgrund morphologischer Daten nahmen WATSON & DALLWITZ (1999) eine engere Umgrenzung der Pooideae vor. Sie stellten die genannten Triben Brachyelytreae, Nardeae und Lygeae zusammen mit den Stipeae (meist $x = 11, 12$, Chromosomen klein; CLAYTON & RENVOIZE 1986) und den Ampelodesmeae (CONERT) TUTIN (nur *Ampelodesmos* LINK, $x = 12$, Chromosomen klein; CLAYTON & RENVOIZE 1986) in eine eigene Unterfamilie Stipoideae. Damit wurde dem Sachverhalt Rechnung getragen, dass in diesen Triben einige Merkmale „primitiver“ Gräser auftreten (u.a. Vorkommen von drei Lodiculae, Lodiculae mit Leitbündeln, Blätter mit zweizelligen Mikrohaaren oder deren Reduktionsformen). Diesem Konzept zufolge würden sich die verbleibenden Triben der Pooideae durch ein einheitliches „modernes“ Merkmalsinventar auszeichnen (u.a. zwei Lodiculae ohne Leitbündel, keine zweizelligen Mikrohaare) und – in karyologischer Hinsicht – durch eine fast einheitliche Basiszahl

von $x = 7$ bei gleichzeitig großen Chromosomen. Auch entsprechend dieser großsystematischen Gliederung kann es sich hierbei nur um ein abgeleitetes chromosomales Merkmalsrepertoire handeln (vgl. KELLOGG 2001: Tab. 1), was der Vergleich mit den Schwestergruppen, den Unterfamilien Ehrhartoideae LINK ($x = 12$), den Bambusoideae LUERSS. (meist $x = 12$) sowie dem PACC-clade, d.h. den Unterfamilien Panicoideae LINK (meist $x = 10$), Arundinoideae BURMEIST. (meist $x = 12$), Chloridoideae KUNTH ex BEILSCHM. (meist $x = 10$) und Centothecoideae SODERSTR. ($x = 12$), zeigt (vgl. CLAYTON & RENVOIZE 1986, HSIAO et al. 1999).

Nur wenige Vertreter der Aveneae, Poeae und der Triticeae besitzen von $x = 7$ abweichende Chromosomenzahlen (vgl. CLAYTON & RENVOIZE 1986, WATSON & DALLWITZ 1999). In den Aveneae zählen dazu u.a. *Airopsis* DESV. ($x = 4$), *Anthoxanthum* L. ($x = 5$), *Antinoria* PARL. ($x = 9$), *Deschampsia* ($x = 7, 13$) *Periballia* TRIN. ($x = 4, 7, 9$), *Trisetum* ($x = 6, 7$) und *Zingeria* Smirn. ($x = 2$), in den Poeae u.a. *Catabrosa* P. BEAUV. ($x = 10$), *Colpodium* TRIN. ($x = 4, 7, 8, 10$) und *Sphenopus* TRIN. ($x = 6$). In den Triticeae weist lediglich *Brachypodium* P. BEAUV. ($x = 5, 7, 9$) von $x = 7$ abweichende Chromosomenzahlen auf.

Mit Ausnahme von *Trisetum flavescens* ($2n = 36$) und *Deschampsia cespitosa* ($2n = 26$) besitzen die hier untersuchten Taxa der Aveneae die Chromosomengrundzahl von $x = 7$ (*Agrostis*, *Ammophila*, *Amphibromus*, *Arrhenatherum*, *Avena*, *Helictotrichon*, *Holcus*, *Koeleria*, *Lagurus*, *Pseudarrhenatherum*; vgl. Tabelle 3). Ebenso wurde $x = 7$ in den untersuchten Vertretern der Poeae (*Festuca rubra*), Triticeae (*Elymus farctus*) und Seslerieae (*Sesleria albicans*) bestätigt.

Für *Danthoniastrum compactum*, eine Art, die als *Avena compacta* BOISS. & HELDR. beschrieben und immer zu den Aveneae gerechnet worden war [HOLUB, 1958, 1980; CLAYTON & RENVOIZE 1998 (unter *Metcalfia* CONERT)], ergibt sich jedoch ein unerwartetes Ergebnis. Seine Chromosomenzahl von $2n = 24$ bei gleichzeitig sehr kleinen Chromosomen spricht nicht für eine Zugehörigkeit zu den Aveneae (siehe Kap. 4.6.5).

Für die untersuchten Vertreter der Triben Arundineae DUMORT. und Danthoneiae ZOTOV aus der Unterfamilie Arundinoideae lassen sich die bekannten Chromosomengrundzahlen von $x = 12$ für *Arundo* und $x = 9$ für *Danthonia* bei gleichzeitig kleinen Chromosomen bestätigen (vgl. SORENG & DAVIS 1998, HSIAO et al. 1999). Während die Chromosomengrundzahl von $x = 12$ in der Unterfamilie Arundinoideae weit verbreitet ist, gehört $x = 9$ bei den

MOLEKULARE ASPEKTE

Gattungen *Danthonia* und *Molinia* SCHRANK ebenso wie $x = 11$ bei *Aristida* L. zu den Ausnahmen innerhalb dieser Unterfamilie.

4.2 Molekulare Aspekte chromosomaler Differenzierung

4.2.1 Repetitive DNA-Sequenzen

Eukaryotische Genome zeichnen sich gewöhnlich durch einen hohen Anteil repetitiver DNA-Sequenzen aus. In höheren Pflanzen können sie mehr als 50% des Genoms einnehmen (RIEGER et al. 1991). Sie sind weitgehend für die große Variation der Genomgröße verantwortlich (FLAVELL 1980, BENNETT et al. 1982, DEAN & SCHMIDT 1995). Für viele repetitive Sequenzen sind die Funktion und der Ursprung bislang unbekannt. Einige von ihnen spielen eine regulatorische Rolle in der Kontrolle der Genexpression oder bei der Rekombination, andere sind in die strukturelle Organisation des Genoms involviert.

Unter den repetitiven DNAs gibt es kodierende und nicht-kodierende Sequenzen. Zu den kodierenden gehören beispielsweise die Gene für die ribosomalen RNAs, für die Transfer-RNAs und für die Histone (vgl. KAHL 1995). Entsprechend der Verteilung im Genom lassen sich dispers verteilte, häufig mobile repetitive Sequenzen (z.B. Retrotransposons) von tandemartig angeordneten repetitiven Sequenzen unterscheiden (FLAVELL 1980). Zu letzteren gehören u.a. die ribosomalen DNAs (APPELS et al. 1980, APPELS & HONEYCUTT 1986) mit mittlerem Wiederholungsgrad der repeats (mittelrepetitive DNA), aber auch die hochrepetitiven, nicht kodierenden Satelliten-DNAs (LAPITAN 1991, KUBIS et al. 1998). Die Wiederholungseinheiten der Satelliten-DNAs können bis zu mehreren tausend bp lang sein oder aus kürzeren Sequenzmotiven bestehen, z.B. Minisatelliten mit 9-100 bp und Mikrosatelliten oder simple sequences mit 1-6 bp (vgl. TAUTZ 1993).

Detaillierte Studien über die chromosomale Lokalisation repetitiver DNA Sequenzen in den Poaceae sind bislang vor allem an wichtigen Getreiden durchgeführt worden (vgl. ZOLLER et al. 2001). In der vorliegenden Arbeit wurde die Verteilung der ribosomalen DNAs sowie dreier Satelliten-DNAs bei einer größeren Anzahl von Taxa aus der Gattung *Helictotrichon* und verwandter Gattungen der Unterfamilie Pooideae untersucht.

4.2.2 45S rDNA

Die Gene der 45S rRNA, aus der die 18S-, 5,8S- und 26S rRNAs für die Cytoplasma-Ribosomen gebildet werden, liegen im unmittelbaren Bereich der Nukleolenbildungsorte (NORs) der Chromosomen (RITOSSA & SPIEGELMAN 1965). In den vorliegenden FISH-Untersuchungen mit einer 45S

rDNA-Probe ließen sich neben meist breiten 45S rDNA-Loci, die in der Regel mit einer sekundären Einschnürung assoziiert und z.T. Chromomycin-positiv waren, in zahlreichen Arten zusätzliche schmale Bänder ($< 0,2 \mu\text{m}$) nachweisen. In der Regel liegen letztgenannte Bänder im subtelomeren Bereich. Beispielsweise traten bei der diploiden Unterart von *Helictotrichon sedenense* subsp. *sedenense* sieben dieser kleinen 45S rDNA-Loci auf. Vergleichbare Ergebnisse wurden auch in einer Reihe anderer Gattungen und Familien z.B. in Vertretern der Gattungen *Hordeum* (ZOLLER et al. 2001), *Sinapis* (SCHRADER et al. 2000), *Lolium* L. (THOMAS et al. 2001) und *Vicia* (RAINA et al. 2001) erzielt. Diese schmalen Bänder der 45S rDNA können aber auch interkalar vorkommen. Bei *H. jahandiezii* liegen vier 45S rDNA-Loci interkalar jeweils in einem Nicht-Satellitenchromosom, bei *Avena macrostachya* kommen vier schmale interkalare Bänder in jeweils einem Satellitenchromosom jedoch im Chromosomenarm ohne Satellit vor.

Beim Auftreten von zwei Loci der 45S rDNA im selben Chromosom (z.B. *H. sedenense* subsp. *gervaisii*, *H. parlato-rei*, *H. cf. xkrischae*, *H. sempervirens*, *H. convolutum*) dürfte nur einer von ihnen eine aktive NOR repräsentieren, da hier deutliche Größenunterschiede beider 45S rDNA-Bänder vorlagen.

Wie bereits in Vergleichsuntersuchungen zwischen FISH und Silberfärbungen (u.a. MONTIJN et al. 1998, HOSHI et al. 1999) gezeigt werden konnte, sind tatsächlich nicht alle 45S rDNA-Loci mit der aktiven Transkriptionsmaschinerie assoziiert. Offenbar steht die Anzahl der ribosomalen Cistrons in der NOR, die sich in der jeweiligen Ausdehnung der 45S rDNA-Bänder widerspiegelt, in direkter Verbindung mit der Transkriptionsaktivität der NORs (ZURITA et al. 1998). Folglich wären die NORs mit der größten Ausdehnung der rDNA bevorzugt aktiviert (LINDE-LAURSEN et al. 1992, ZURITA et al. 1998, HOSHI et al. 1999).

Fehlende Transkriptionsaktivität einzelner NORs während der Interphase wurde häufig in interspezifischen Hybriden nachgewiesen und gewöhnlich als „nucleolar dominance“ bezeichnet. Als Mechanismen der Inaktivierung von NORs werden Verlust repetitiver rDNA-Sequenzen (WENDEL et al. 1995), DNA-Methylierung und Histondeacetylierung diskutiert (CHEN AND PIKAARD 1997, PIKAARD 1999). Anders zu deuten sind die Ergebnisse in Nicht-Hybriden. Möglicherweise sind die Hybridisierungsorte der 45S rDNA, die außerhalb der nachweislich aktiven NORs liegen und in der Größe von denen der sekundären Einschnürungen abweichen, ebenfalls Überreste ehemals aktiver NORs (vgl. ZOLLER et al. 2001). Offenbar kann die Inaktivierung bzw. Suppression von NORs auch in Nicht-Hybriden toleriert werden (WALLACE & LANDRIDGE 1971), da Pflanzenzellen häufig mehr rDNA-Kopien enthalten als für die Ribosomensynthese notwendig sind (PHILLIPS 1978, ROGERS & BENDICH 1987). Bei den kleinen Loci könnte es sich jedoch auch um Pseudogene oder sonstige Sequenzen handeln, die keine rDNA Gene sind, jedoch Homologien zu

Teilen der 45S rDNA repeats besitzen (HAGEMANN et al. 1993, ZOLLER et al. 2001). Verlust von 45S rDNA bzw. Inaktivierung der NORs kommt auch im Zuge der Polyploidisierung vor, da Polyploide häufig weniger dieser Loci besitzen als aufgrund ihrer Ploidiestufe zu erwarten wäre (vgl. Kap. 4.5).

4.2.3 5S rDNA

In Eukaryoten bildet die 5S rRNA zusammen mit der 5,8S und der 26S rRNA und verschiedenen ribosomalen Proteinen die große Untereinheit der Cytoplasma-Ribosomen. Die genaue Funktion der 5S rRNA in den Ribosomen ist jedoch unbekannt (KELLOGG & APPELS 1995, BARCISZEWSKA et al. 2001). Bei *Escherichia coli* wird angenommen, dass die 5S rDNA gemeinsam mit der 16S rDNA an der Assoziation der beiden ribosomalen Untereinheiten beteiligt ist (KO et al. 1999). Die Gene der 5S rRNA sind im Pflanzenreich nicht nur bezüglich ihrer Länge, sondern auch der Nukleotidsequenz hoch konserviert, während die intergenen Spacer meist wesentlich variabler sind (u.a. CRONN et al. 1996, RÖSER et al. 2001). Ebenso wie bei den Genen der 45S rRNA sind jedoch auch nur wenige 5S rRNA Gene transkriptionsaktiv, während die Mehrheit der potentiell aktiven Gene ruht (FULNECEK et al. 1998, CLOIX et al. 2002).

Bei Prokaryoten sind alle Gene der rRNA im selben Operon lokalisiert, d.h. die 16S (entspricht der 18S in Eukaryoten), die 23S (5,8S und 26S in Eukaryoten) und die 5S rRNA (ebenso 5S in Eukaryoten). Bei Eukaryoten ist eine Kolokalisation der 5S und 45S rDNAs innerhalb desselben repeats selten. Sie wurde bei einigen niederen Eukaryoten (Protozoen, Pilzen und Cryptophyten) festgestellt (SRIVASTAVA & SCHLESSINGER 1991, BELKHIRI et al. 1992), jedoch werden die 5S und die 45S rDNA – soweit bekannt – nicht kotranskribiert (BATTIS-YOUNG & LODISH 1978). Typischerweise liegen bei Eukaryoten (Chlorobionta, viele Tiere) die repeats der 18S-5,8S-26S rRNA Gene (45S rDNA) in Tandemanordnung vor und werden als Cistrons von der RNA-Polymerase I transkribiert. Die 5S rRNA Gene (5S rDNA) liegen an anderen Orten und werden von der RNA-Polymerase III transkribiert (SRIVASTAVA & SCHLESSINGER 1991). Eine Ausnahme bildet hierbei *Marchantia polymorpha*, bei der die 18S-5,8S-26S und die 5S rDNA wiederum innerhalb einer einzigen Wiederholungseinheit angeordnet sind (SONE et al. 1999), über deren Transkription bisher allerdings nichts bekannt ist.

Die Anordnung von 5S und 45S rDNA in derselben Wiederholungseinheit bei niederen Eukaryoten ist daher nicht unbedingt als Übergangsstadium zwischen Prokaryoten und höheren Eukaryoten anzusehen. Ebenso gut könnte sie, was für *Marchantia* sehr wahrscheinlich ist, sekundär durch Transposition von 5S rDNA in die 45S rDNA-Wiederholungseinheiten entstanden sein (SONE et al. 1999).

Dass die 5S rDNA Gene bei höheren Eukaryoten zumeist in anderen chromosomalen Loci liegen als die 18S-5,8S-26S

rDNA, geht aus zahlreichen Arbeiten mit DNA-*in situ*-Hybridisierungen hervor (u.a. CASTILHO & HESLOP-HARRISON 1995, BENABDELMOUNA & DARMENCY 1997, D'HONT et al. 1998, BENABDELMOUNA et al. 2001). In einigen Taxa wurde die 5S rDNA jedoch auch nahe der 45S rDNA gefunden, u.a. in Arten von *Sinapis* und *Raphanus* (SCHRADER et al. 2000), *Citrus* (ROOSE et al. 1998, PEDROSA et al. 2000), *Hordeum* (TAKETA et al. 1999) und *Lolium* (THOMAS et al. 2001). In selteneren Fällen sind die Bänder der 5S rDNA und der 45S rDNA kolokalisiert. Innerhalb der untersuchten Arten wurde dies bei *Sesleria albicans* in einem Paar von Satellitenchromosomen festgestellt (Abb. 69), bei *Arrhenatherum elatius* in allen Satellitenchromosomen (Abb. 58). In vergleichbarer Form kommt dies auch bei *Secale cereale* (APPELS et al. 1980, ZOLLER et al. 2001), *Silene chalconica* (SIROKY et al. 2001) und *Artemisia*-Arten (TORRELL et al. 2003) vor.

Aufgrund der Funktion beider ribosomaler DNAs in der Biogenese der Ribosomen wird vermutet, dass bei Pflanzen eine bevorzugte Anordnung der 5S und der 45S rDNA nahe beieinander im selben Chromosom gegeben ist (u.a. MONTIJN et al. 1999, PEDROSA et al. 2000). Allerdings wurde bei *Pisum sativum* gezeigt, dass eine nukleolusnahe Position der 5S rDNA in den Interphasekernen gegeben ist, obwohl beide rDNAs auf unterschiedlichen Chromosomen liegen (HIGHETT et al. 1993).

Bei der Gattung *Helictotrichon* unterscheiden sich die vier Untergattungen in auffälliger Weise bezüglich der Verteilung der 5S rDNA-Loci in den Chromosomen. In subg. *Pubavenastrum* (*H. pubescens*) befinden sich im diploiden Karyotyp zwei der vier 5S rDNA-Loci innerhalb der sehr ausgedehnten chromosomalen Satelliten. Die beiden weiteren kommen interkalar in Nicht-Satellitenchromosomen vor, die zugleich die größten Chromosomen des Satzes sind (Abb. 19). Bei den übrigen hier untersuchten Gattungen und Untergattungen enthalten die Satelliten selbst keine 5S rDNA.

In subg. *Pratavenastrum* liegen 5S rDNA-Loci sowohl in Satelliten-, als auch in Nicht-Satellitenchromosomen. Dabei lassen sich einige charakteristische Verteilungen feststellen: Bei Taxa der *H. bromoides*-Gruppe (*H. bromoides*, *H. gervaisii*, *H. agropyroides*) und *H. aetolicum* kommen Satellitenchromosomen mit 5S rDNA-Loci vor, die proximal zu den NORs liegen. Ansonsten enthalten die Arme mit einem Satelliten keine 5S rDNA. Bei der weitaus überwiegenden Mehrheit der Taxa in subg. *Pratavenastrum* liegen die 5S rDNA-Loci der Satellitenchromosomen im Chromosomenarm ohne Satellit. In den meisten Satellitenchromosomen von *H. agropyroides* kommen beide Möglichkeiten der 5S rDNA-Lokalisation vor, ein 5S rDNA-Band liegt proximal der NOR, ein weiteres 5S rDNA-Band im Chromosomenarm ohne Satellit. Die 5S rDNA-Loci der Nicht-Satellitenchromosomen zeigen in einigen Fällen ebenfalls charakteristische Anordnung, z.B. in Form breiter interkalärer Bänder, die bei Diploiden der *H. marginatum*-Gruppe (*H. marginatum*)

MOLEKULARE ASPEKTE

tum, *H. albinerve*, *H. leve*) und in einigen Polyploiden sowohl der *H. marginatum*-Gruppe (*H. cintranum*, *H. hackelii*) als auch anderer Verwandtschaftsgruppen anzutreffen sind (z.B. *H. adsurgens*, *H. planiculme*, verschiedene Arten der *H. pratense*-Gruppe). Hinsichtlich der Verteilung der 5S rDNA-Loci bildet das diploide *H. compressum* eine Ausnahme innerhalb des gesamten subg. *Pratavenastrum*. Hier kommt in den Satellitenchromosomen keine 5S rDNA vor, gleichzeitig enthalten sechs der zehn Nicht-Satellitenchromosomen breite 5S rDNA-Bänder (Abb. 20-53).

Bei subg. *Helictotrichon* enthalten die Satellitenchromosomen in der Regel keine 5S rDNA. Lediglich in einer der untersuchten Herkünfte von *H. convolutum* kommen gleichzeitig zwei 5S rDNA-Bänder in einem der Satellitenchromosomen vor. Da dieses Chromosom zugleich aber ungewöhnlich groß ist, liegt hier eine Chromosomenmutation vor (Abb. 1-17).

Hinsichtlich der Verteilung der 5S rDNA-Bänder stimmt subg. *Tricholemma* weitgehend mit subg. *Helictotrichon* überein: Das tetraploide *H. jahandiezii* besitzt 5S rDNA-Loci in acht Nicht-Satellitenchromosomen. Satellitenchromosomen enthalten keine 5S rDNA (Abb. 18).

Bei den meisten Taxa der subgg. *Pubavenastrum*, *Helictotrichon* und *Tricholemma* fällt auf, dass 5S rDNA regelmäßig in den größten der Nicht-Satellitenchromosomen auftritt. Anders ist die Situation in den vielen untersuchten Taxa von *H. subg. Pratavenastrum*, denn hier enthalten die größten Nicht-Satellitenchromosomen niemals 5S rDNA. Lediglich in einzelnen Hochpolyploiden kommen sie sporadisch dort vor (z.B. *H. gervaisii* subsp. *gervaisii*). 5S rDNA ist bei den Taxa des subg. *Pratavenastrum* in „mittelgroßen“ der Nicht-Satellitenchromosomen lokalisiert, wobei gleichzeitig die Satellitenchromosomen 5S rDNA enthalten und dies in Form zumeist sehr breiter Bänder. Bei *H. compressum*, die einzige bekannte Art des subg. *Pratavenastrum* ohne 5S rDNA in Satellitenchromosomen, liegt die 5S rDNA ebenfalls in „mittelgroßen“ Nicht-Satellitenchromosomen und nicht in den größten. Das Vorkommen von 5S rDNA in den größten der Nicht-Satellitenchromosomen ist demnach nicht mit gleichzeitigem Fehlen bzw. Vorkommen von 5S rDNA in den Satellitenchromosomen korreliert.

Bei den übrigen untersuchten Gattungen der Gräser finden sich ebenfalls unterschiedliche Anordnungen der 5S rDNA-Loci. Ein Teil der Taxa weist Loci der 5S rDNA sowohl in Nicht-Satelliten- als auch Satellitenchromosomen auf, und zwar Vertreter der Aveneae (*Agrostis capillaris*, *Ammophila arenaria*, *Arrhenatherum elatius*, *Deschampsia cespitosa*, *Koeleria cristata*, *Pseudarrhenatherum longifolium*, *Trisetum flavescens*) als auch der Triticeae (*Elymus farctus*) und Seslerieae (*Sesleria albicans*). Die 5S rDNA von Satellitenchromosomen befindet sich dabei hauptsächlich im Chromosomenarm ohne Satellit. Bei der Aveneae *Amphibromus nervosus* (Abb. 56, 57) liegt die 5S rDNA unmittelbar proximal der NORs, vergleichbar den oben genannten Vertretern der *Helictotrichon bromoides*-Gruppe

und *H. aetolicum*. Bei *Arrhenatherum elatius* (Abb. 58) liegen die Loci der 5S rDNA mit der 45S rDNA in allen Satellitenchromosomen kolokalisiert, was sich bei *Sesleria albicans* (Abb. 69) ebenfalls in einem Paar der Satellitenchromosomen findet. Bei anderen Taxa liegen die 5S rDNA-Loci ausschließlich in Nicht-Satellitenchromosomen, so bei einigen Aveneae (*Avena macrostachya*, *Holcus mollis*), und Poeae (*Cynosurus echinatus*, *Festuca rubra*) aber auch den entfernter verwandten Stipeae aus der Unterfamilie Stipoideae (*Stipa gigantea*) und Danthonieae aus der Unterfamilie Arundinoideae (*Danthonia alpina*, *D. decumbens*).

Insgesamt muss für die hier untersuchten Taxa von einer „stabilen“ Lokalisation der 5S rDNA-Bänder in den Chromosomen ausgegangen werden. Innerhalb von *Helictotrichon* ergibt sich, dass sie art-, artengruppen- und untergattungsübergreifend konstant bleiben kann. Dies bedeutet, dass die Lokalisation der 5S rDNA viele Artbildungsprozesse \pm unverändert überdauert haben muss und in vielen Polyploiden unverändert erhalten geblieben ist. Gleichzeitig zeigt der Vergleich mit Vertretern anderer Gattungen aus derselben Unterfamilie (Pooideae) bzw. mit anderen Unterfamilien, dass die Variabilität zwischen den Untergattungen von *Helictotrichon* ebenso groß oder größer sein kann wie ansonsten zwischen unterschiedlichen Gattungen.

4.2.4 Rabl-Orientierung und Position der 5S rDNA-Bänder

Die Anordnungen der 5S rDNA in Satellitenchromosomen sind offenbar nicht zufällig entstanden. Sie kommt entweder \pm kolokalisiert mit der 45S rDNA, distal dazu oder im gegenüberliegenden Arm vor (s.o. Kap. 4.2.3). Folgende definierte Bereiche der Chromosomen enthalten jedoch niemals 5S rDNA: (1) der proximale, zentromer-nahe Abschnitt des Armes mit der NOR sowie (2) der Abschnitt des Chromosomenarms ohne NOR distal jener Distanz, die im gegenüberliegenden Arm zwischen Zentromer und der NOR liegt. Die 5S rDNA liegt hier entweder in gleichem Abstand vom Zentromer wie die NOR im gegenüberliegenden Arm oder proximal dazu. Sogar zentromer-nahe Lokalisationen sind möglich. Die 5S rDNA befindet sich jedoch niemals weiter vom Zentromer entfernt als die 45S rDNA im gegenüberliegenden Chromosomenarm (Abb. 77).

Als Ursache dieser – bislang unbekanntenen – Regelmäßigkeit in der Organisation von ribosomalen DNAs in Satellitenchromosomen kommt die „Rabl-Orientierung“ in Frage. Infolge der Anaphase-Bewegung (mit den Zentromeren voran) in der vorausgegangenen Mitose nehmen Chromosomen und deren Arme in der Interphase eine nicht vollständig zufällige Orientierung ein, so dass in der Prophase der folgenden Mitose eine Anordnung der Chromosomen festzustellen ist, die jener der Anaphase zuvor entspricht. Entsprechend der Rabl-Orientierung haben bestimmte Chromosomenabschnitte größere Chancen, in der Interphase räum-

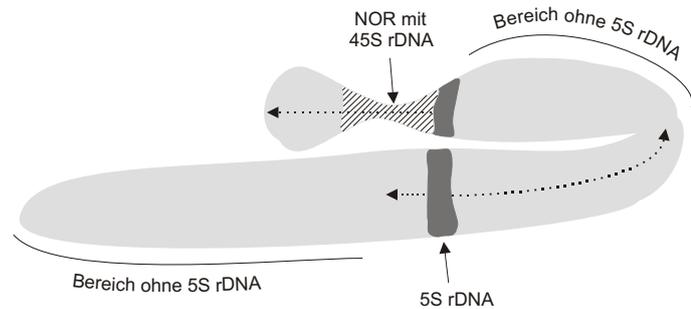


Abb. 77. Mögliche Lokalisierung der 5S rDNA in Satellitenchromosomen.

lich benachbart zu sein als andere, was auch zur Erklärung von Regelmäßigkeiten in der Verteilung von Heterochromatinbändern herangezogen wird (vgl. Kap. 4.2.6), insbesondere für die durch HEITZ (1933) beschriebene „Äquilocale Heterochromatie“ (SCHWEIZER & LOIDL 1987).

Ein gleicher Abstand zum Zentromer liegt hier bei den Satellitenchromosomen bezüglich der 45S rDNA von NORs und der 5S rDNA in den einander gegenüberliegenden Chromosomenarmen vor und könnte bezüglich der Ribosomen-Biogenese eine funktionelle Bedeutung haben (vgl. Kap. 4.2.3). Aufgrund der Rab1-Orientierung bleibt hierdurch in der Interphase eine räumliche Nähe zwischen dem gebildeten Nukleolus und der im anderen Chromosomenarm jedoch in gleichem Abstand zum Zentromer lokalisierten 5S rDNA gewährleistet. Eine entsprechende räumliche Nachbarschaft zum Nukleolus wäre bei jenen Orten der Satellitenchromosomen, in denen keine 5S rDNA gefunden wurde [vgl. oben: zentromernah im Arm mit der NOR (1) bzw. weit distal im gegenüberliegenden Arm (2)], aufgrund der Interphasekern-Organisation nicht gegeben.

Bei einigen Karyotypen ist erkennbar, dass 5S rDNA im Arm ohne NOR auch näher am Zentromer liegen kann als die NOR im gegenüberliegenden Arm, z.B. Paar VIII von *H. hackelii* (Abb. 35) und Paare XXI und XLVI von *H. pratense* subsp. *amethysteum* (Rö 3990; Abb. 45), während eine Anordnung von 5S rDNA proximal zur 45S rDNA oder sogar zentromernah im Chromosomenarm mit der NOR (45S rDNA) nicht auftritt (s.o.). Die Ursache dafür ist unbekannt, dürfte aber ebenfalls in der räumlichen Anordnung der dekondensierten Chromosomenabschnitte in Bezug auf den ausgebildeten, voluminösen Nukleolus in der Interphase zu suchen sein. Weiterführende Untersuchungen zur räumlichen Anordnung von 5S rDNA, NOR/45S rDNA und Nukleolus von Satellitenchromosomen in der Interphase wären erforderlich und anhand von Gewebeschnitten durch konfokale Lasermikroskopie realisierbar.

Eine „Äquilozie“ zwischen den NORs (45S rDNA-Loci) in Satellitenchromosomen und den 5S rDNA-Loci in Nicht-Satellitenchromosomen besteht nicht, d.h. für diese Loci ist innerhalb der untersuchten Karyotypen kein einheitlicher Abstand vom Zentromer feststellbar.

4.2.5 Satelliten-DNAs CON1, CON2 und COM2

Satelliten-DNAs mit tandemartig hintereinander geschalteten Sequenzen kommen bevorzugt in zentromerischen, telomerischen und interstitiellen Heterochromatinregionen der Chromosomen vor (DEAN & SCHMIDT 1995), was durch *in situ*-Hybridisierungen für zahlreiche unterschiedliche Organismen nachgewiesen werden konnte z.B. Maus (PARDUE & GALL 1970), *Scilla* (DEUMLING & GREILHUBER 1982), *Allium* (IRIFUNE et al. 1995), *Lycopersicon* (GANAL et al. 1988) und mehrere Gräser (z.B. BEDBROOK et al. 1980; JONES & FLAVELL 1982a, b; CUADRADO & JOUVE 1995).

Das konstitutive Heterochromatin kann dabei aus unterschiedlichen repetitiven Sequenzen zusammengesetzt sein (FUCHS et al. 1994, KUIPERS et al. 2002). Bei den untersuchten Arten von *Helictotrichon* kommen die Satelliten-DNAs CON1 und CON2 häufig in denselben sublomerischen chromosomalen Regionen vor. Diese Regionen sind meistens DAPI-positiv. Beide Satelliten-DNAs liegen aber auch getrennt voneinander vor. Auch diese Regionen sind mehrheitlich, aber nicht durchweg, DAPI-positiv. Die Satelliten-DNA COM2 liegt ebenfalls in sublomerischen Bereichen, die jedoch häufiger DAPI-negativ sind (siehe nächstes Kap. 4.2.6).

Besonders auffällig ist die häufige Kolokalisation der Satelliten-DNA CON2 in Loci der 5S rDNA, wohingegen 5S rDNA nie in sublomerischen Bereichen nachgewiesen werden konnte, die Satelliten-DNA CON2 enthielten (z.B. Abb. 1-9). In einigen Taxa liegt die Satelliten-DNA CON2 ausschließlich in den 5S rDNA-Loci (*Koeleria cristata*, *Cynosurus echinatus*; Abb. 62, 67). Dass die teilweisen Kolokalisationen beider Sequenzen nicht auf Homologie beruht, bestätigte der Sequenzvergleich nach dem „kimura 2-parameter“-Modell (KIMURA 1980), der eine Homologie von ca. 50% ergibt. Demzufolge lässt sich ausschließen, dass sich die Satelliten-DNA CON2 aus der 5S rDNA entwickelte. Denkbar ist, dass die Lage dieser Satelliten-DNA im Bereich der 5S rDNA eine funktionale Bedeutung im Sinne der „bodyguard-Hypothese“ besitzt (HSU 1975). Beispiele dafür, dass 5S rDNA als Ausgangspunkt für die Entwicklung von Satelliten-DNAs diene, beschränken sich dementsprechend

MOLEKULARE ASPEKTE

auf zentromerspezifische Satelliten-DNAs (DONG et al. 1998, SAUNDERS & HOUBEN 2001).

Vorkommen, mengenmäßige Anteile und Anordnung von Satelliten-DNAs in den Chromosomen können sich aufgrund unterschiedlicher genetischer Mechanismen (Insertion, Deletion, Amplifikation; vgl. ROSS et al. 1997) sowie durch ungleiches Crossing-over oder ungleichen Schwesterchromatidenaustausch in der Evolution rasch verändern (u.a. SMITH 1976; SINGER 1982; STEPHAN 1986, 1987). Die Anteile der Satelliten-DNA-Bänder bezüglich der Gesamtchromosomenlänge unterliegen bei den hier untersuchten Taxa dementsprechend einer viel größeren Schwankungsbreite als die der ribosomalen DNAs. Für die Satelliten-DNA CON1 ergeben sich Anteile von 0,2-12,4%, für CON2 von 0,4-8,8% und für COM2 von 0,4-11,3%. Demgegenüber schwanken die Werte für die beiden hier untersuchten kodierenden repetitiven DNAs wesentlich weniger. Für die 45S rDNA liegen sie bei 0,4-5,2%, für die 5S rDNA bei 0,3-2,7% (vgl. Tabelle 3).

Ein anderes wesentliches Merkmal von Satelliten-DNAs ist die typischerweise hohe innerartliche Sequenzhomogenität zwischen den einzelnen repeats (z.B. CREMISI et al. 1988), was mit den Mechanismen der „concerted evolution“ zusammenhängt (vgl. DOVER & TAUTZ 1986, GRAUR & LI 2000). Aufgrund ihrer nicht kodierenden Eigenschaft können sich die Satelliten-DNAs sogar eng verwandter Arten in der Sequenz und/oder in der Kopienzahl demgegenüber stark voneinander unterscheiden (LOHE & BRUTLAG 1987), d.h. Satelliten-DNAs können innerhalb kurzer evolutionärer Zeiträume verändert, akkumuliert oder eliminiert werden (STEPHAN 1987). Vorkommen und Fehlen von Satelliten-DNAs lassen sich daher z.T. für phylogenetische Fragestellungen auswerten (HEMLEBEN 1993). Entstand oder etablierte sich eine Satelliten-Sequenz sehr früh in der Evolution, so kann sie heute für größere Verwandtschaftsgruppen charakteristisch sein. Im anderen Falle beschränkt sich ihr Vorkommen auf einzelne Arten, Artengruppen oder Gattungen. Beide Möglichkeiten lassen sich anhand der untersuchten Satelliten-DNAs CON1, CON2 und COM2 für die Gräser aufzeigen:

Die Untergattungen von *Helictotrichon* unterscheiden sich hinsichtlich des Vorkommens dieser Satelliten-DNAs (GREBENSTEIN et al. 1996). Hier beschränkt sich die Satelliten-DNA CON2 auf *H.* subg. *Helictotrichon* und fehlt in den subgg. *Tricholemma*, *Pubavenastrum* und *Pratavenastrum*. Dem gegenüber liegt die Satelliten-DNA COM2 in einer hohen Kopienzahl in subg. *Pratavenastrum* vor. Beide Satelliten-DNAs lassen sich jedoch auch außerhalb der Gattung *Helictotrichon* nachweisen. Die Satelliten-DNA CON2 liegt in *Koeleria*, *Trisetum*, *Holcus*, *Deschampsia*, *Agrostis* (Aveneae) sowie *Festuca* und *Cynosurus* (Poeae) vor. Wie bei subg. *Helictotrichon* lassen sich dabei neben subtelomerischen Bändern zusätzliche Kolokalisationen in den Loci der 5S rDNA nachweisen (*Trisetum*, *Holcus*, *Deschampsia*, *Agrostis*, *Festuca*). Bei *Koeleria cristata* und *Cynosurus*

echinatus liegt CON2 ausschließlich in den 5S rDNA-Loci. In *Deschampsia*, *Holcus* und *Koeleria* kommt neben der Satelliten-DNA CON2 die Satelliten-DNA COM2 vor (GREBENSTEIN et al. 1996).

Die dritte hier getestete Satelliten-DNA, CON1, ist in den Aveneae weit verbreitet und tritt sogar in anderen Unterfamilien der Gräser auf. In den Genomen der Aveneae *Deschampsia*, *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon*, *Holcus*, *Koeleria* und *Trisetum* liegt sie in hoher Kopienzahl vor. Geringere Kopienzahlen finden sich bei *H.* subg. *Pratavenastrum*, *H. jahandiezii*, *Avena sativa*, *Alopecurus vaginatus* und *Arrhenatherum elatius* (GREBENSTEIN et al. 1996). Bei *Oryza* L. (Ehrhartoideae), *Diplachne* P. BEAUV. (Chloridoideae), *Andropogon* L. und *Saccharum* L. (Panicoideae) tritt CON1 in z.T. etwas veränderter Sequenz, jedoch mit einer Homologie größer 77% auf (vgl. GREBENSTEIN 1995, 1996; ALIX et al. 1998).

Helictotrichon kann anhand der Satelliten-DNAs nicht schlüssig als Gattung definiert werden. Vielmehr scheinen einzelne ihrer Untergattungen anderen Gattungen der Aveneae oder sogar Poeae näher zu stehen als einander (vgl. Kap. 4.6).

4.2.6 Fluoreszenzbänder und Eigenschaften des konstitutiven Heterochromatins

Die Darstellung hinsichtlich der Basenzusammensetzung stark unterschiedlicher Typen von heterochromatischen Chromosomenabschnitten erfolgte durch sequentielle Färbung mit Chromomycin/DAPI (vgl. SCHWEIZER 1976, SCHWEIZER & AMBROS 1994). Heterochromatin ohne präferentielle Basenzusammensetzung kann hierbei nicht dargestellt werden, sondern ließe sich nur durch die Giemsa C-Bänderung (SCHWARZACHER et al. 1980) nachweisen, so z.B. die interkalaren Giemsa-C-Bänder von *Helictotrichon sarracenorum*, *H. convolutum* und *H. filifolium* subsp. *filifolium* (Tafeln 1: C2, D2; 2: B). Subtelomerische Giemsa-C-Bänder von *H. sarracenorum*, *H. convolutum*, *H. filifolium* subsp. *filifolium*, *H. gervaisii* subsp. *gervaisii* und *H. hackelii* (Tafeln 1: C2, D2; 2: B; 5: B4; 6: A5) sind mehrheitlich mit den Chromomycin- und DAPI-Bändern deckungsgleich. Die C-Bänderung lieferte jedoch bei den meisten getesteten Arten wenig zuverlässige und schlecht reproduzierbare Ergebnisse, so dass keine vergleichenden Auswertungen möglich waren. Dagegen erwies sich die differentielle Fluoreszenzfärbung zum Nachweis von GC- bzw. AT-reichem Heterochromatin als durchgehend verwendbar und mit der Fluoreszenz-*in situ*-Hybridisierung gut kombinierbar.

Bei Auswertung der Färbungen musste jedoch die Reihenfolge von *in situ*-Hybridisierungen und Fluoreszenzfärbungen beachtet werden. DAPI-Färbungen, die nach einer oder mehreren Hybridisierungen durchgeführt wurden, ergaben z.T. Bänder in chromosomalen Bereichen, die zuvor Chromomycin-positiv und DAPI-negativ waren, vor allem an den

NORs. Es kam hierbei also nicht zu einer Verstärkung der jeweiligen Fluoreszenzsignale gegenüber unbehandelten Präparaten, die gelegentlich auftreten kann (vgl. MALUSZYNSKA & HESLOP-HARRISON 1993, ZOLDOS et al. 1999). Vielmehr handelt es sich offensichtlich um einen Artefakt, wie er bei *Cucumis sativus* beschrieben worden ist (HOSHI et al. 1999). Betroffen waren davon nicht alle der untersuchten Arten, sondern nur einige, bei denen diese Beobachtungen allerdings wiederholt gemacht wurden (u.a. *H. sedenense* subsp. *sedenense*, subsp. *gervaisii*, *H. parlatorei*, *H. sempervirens*, *H. cintranum*, *H. adsurgens*, *H. planiculme*, *H. lusitanicum*, *Holcus mollis*, *Koeleria cristata*, *Festuca rubra*).

In der Mehrheit der untersuchten Taxa liegen die DAPI-Bänder in den subtelomerischen Bereichen, was offensichtlich mit den Regelmäßigkeiten in der Verteilung von Heterochromatinbändern („Äquilocale Heterochromatie“; HEITZ 1933) aufgrund der räumlichen Nähe bestimmter Chromosomenabschnitte in der Interphase zusammenhängt (Rab1-Orientierung). DAPI-positives Heterochromatin kommt häufig gemeinsam mit Bändern der Satelliten-DNAs CON1, CON2 und COM2 in den Chromosomen vor. Dabei sind sie in der Ausdehnung zumeist nicht deckungsgleich, da die DAPI-Bänder in der Regel weitaus breiter sind. Es gibt jedoch auch Bänder der Satelliten-DNAs, die nicht DAPI-positiv sind sowie DAPI-Bänder, die keine dieser Satelliten-DNAs enthalten. Die fehlende Korrelation zwischen Satelliten-DNA- und DAPI-Bändern ist bei vielen Arten an einzelnen Chromosomen der jeweiligen Sätze festzustellen (*H. sedenense*, *H. setaceum*, *H. parlatorei*, etc.; Abb. 1, 3, 5, 6), z.T. sogar an gesamten Chromosomensätzen. Beispielsweise zeichnen sich die Chromosomen von *H. desertorum* oder *H. bromoides* (Abb. 17, 20, 21) durch zahlreiche subtelomerische CON2- bzw. COM2-Bänder aus, die jedoch nicht DAPI-positiv sind. Für eine Bindung des Farbstoffes DAPI werden drei bis vier aufeinanderfolgende AT-Basenpaare benötigt (vgl. BAROW & MEISTER 2002). Solche Stellen sind innerhalb der untersuchten Satelliten-DNAs mehrfach pro Wiederholungseinheit vorhanden, nämlich 24mal in CON1 (± 365 bp), 30mal in CON2 (± 562 bp) und 30mal in COM2 (± 576 bp), was maximal 20% der jeweiligen Gesamtlänge entspricht. Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse über die chromosomale Verteilung von Satelliten-DNAs und DAPI-Bändern muss jedoch geschlossen werden, dass die DAPI-positive Reaktion des Heterochromatins nicht durch diese Satelliten-DNAs hervorgerufen wird.

Außerdem können Bänder der Satelliten-DNAs CON1, CON2 und COM2 auch gemeinsam mit Chromomycin-Bändern auftreten. Dies betrifft die chromosomalen Satelliten von einigen der untersuchten Arten (*H. sedenense* subsp. *sedenense*, *H. parlatorei*, *H. convolutum*, *H. agropyroides*, *H. compressum*, *H. albinerve*) und seltener subtelomerische Heterochromatinbänder (*H. lusitanicum*). Wie im Falle der DAPI-Bänder ist hier die jeweilige Ausdehnung von Satelliten-DNA- und Chromomycin-Bändern nicht immer

deckungsgleich. Bei *H. lusitanicum* fällt auf, dass bei einigen Chromosomen subtelomerische Chromomycin- und Satelliten-DNA-Bänder (COM2) auch getrennt voneinander auftreten können. Chromomycin bindet bevorzugt an GC-reiche doppelsträngige DNA in der kleinen Furche (vgl. SUMNER 1990), wobei mindestens drei GC-Basenpaare aufeinanderfolgen müssen (Chromomycin Facts Sheet: <http://chromomycin.4mg.com/>). Solche Abschnitte kommen in der Sequenz der Satelliten-DNAs mehrfach vor (CON1: 12mal, CON2: 24mal, COM2: 34mal). Somit bieten die Satelliten-DNAs CON1 auf rund 10%, CON2 auf rund 13% und COM2 auf rund 18% ihrer Gesamtlänge Bindungsmöglichkeiten für Chromomycin. Aufgrund des fehlenden kausalen Zusammenhangs zwischen dem Auftreten der Chromomycin- und Satelliten-DNA-Bänder ist zu schlussfolgern, dass der Anteil an diesen GC-Paaren in den Satelliten-DNAs zu gering ist und/oder zu wenige der GC-Paare in der kleinen Furche liegen, um eine Chromomycin-positive Reaktion hervorzurufen. Innerhalb der ITS1- (218 bp) 5,8S- (± 162 bp) und ITS2- (216 bp) Sequenzen aus der 45S rDNA kommen 23, 17 bzw. 29 Stellen vor, in denen drei GC-Basenpaare hintereinander liegen. Bindungsmöglichkeiten für Chromomycin kommen hier somit bei rund 35% ihrer Gesamtlänge vor, was offenbar die Chromomycin-positive Färbung dieser Stellen bedingt. Die Anteile der Bindungsmöglichkeiten für Chromomycin in den benachbarten 18S- und 26S rDNA sind offenbar etwas geringer. Da für *Helictotrichon* diese Sequenzen bislang nicht ermittelt worden sind, wurden dafür Sequenzdaten von *Avena sativa* vergleichend herangezogen, bei der Teile beider Gene sequenziert worden sind. In den sieben sequenzierten Abschnitten der 18S rRNA (GenBank/EMBO/DBJ M82710-M82716) kommen mit ca. 21% und in fünf Segmenten der 26S rRNA (GenBank/EMBO/DBJ M82234-M82238) mit ca. 29% – gegenüber den Satellitensequenzen – ebenfalls mehr Bindungsmöglichkeiten für Chromomycin vor, was neben den ITS1-5,8S-ITS2-Regionen eine weitere Chromomycin-positive Färbung dieser Stellen im Chromosom hervorrufen könnte.

Innerhalb der untersuchten Arten variiert der Gehalt an Chromomycin-positivem Heterochromatin mit $Hi(C) = 0,5-4,2\%$ relativ gering, was darauf zurückzuführen ist, dass GC-reiches Material zumeist nur in den NORs nachgewiesen wurde (vgl. die relativ konstanten Werte für die 45S rDNA; Tabelle 3 und Kap. 4.2.5). Eine Ausnahme bildet *H. versicolor* mit einem Chromomycin-Index von $Hi(C) = 9,5\%$, der auf dem Vorkommen von elf breiten Chromomycin-Bändern außerhalb der NORs beruht. Auch in anderen Taxa kommen Chromomycin-Bänder außerhalb der NORs vor, die aber auf den Anteil von Chromomycin-positivem Chromatin im jeweiligen Chromosomensatz geringeren Einfluß haben. Solche Chromomycin-Bänder liegen entweder im subtelomerischen Bereichen (z.B. *H. agropyroides*, *H. lusitanicum*, *H. cintranum*, *H. versicolor*, *Pseudarrhenatherum longifolium*, *Elymus farctus*) oder interkalar bzw. zentromernah (*H. jahandiezii*). Bei *E. farctus* sind die subtelomerischen

MOLEKULARE ASPEKTE

Chromomycin-Bänder zugleich DAPI-positiv. Während sich bei allen anderen untersuchten Taxa AT-reiches, DAPI-positives deutlich von GC-reichem, Chromomycin-positivem (meist NOR-assoziiertem) Heterochromatin unterscheidet, ist dies bei *E. farctus* nicht gegeben. Gleichzeitig DAPI-positives und Chromomycin-positives Heterochromatin wurde bislang erst bei einer vergleichsweise geringen Zahl von Arten nachgewiesen, u.a. *Scilla koenigii* (GREILHUBER 1995) und *Nicotiana kawakamii* (NAKAMURA et al. 2001). Eine Chromomycin-positive Reaktion von Bändern der 5S rDNA wie bei *Lycopersicon* (XU & EARLE 1996a) oder *Lilium* (SILJAK-YAKOVLEV et al. 2003) wurde in keinem der hier untersuchten Taxa gefunden.

Der Gehalt an DAPI-positivem Heterochromatin variiert innerhalb der untersuchten Taxa wesentlich stärker als jener des Chromomycin-positiven Materials. Die DAPI-Indizes nehmen Werte von $Hi(D) = 0-17,5\%$ ein. Innerhalb von *Helictotrichon* zeichnet sich eine Reihe von Arten durch Fehlen von DAPI-positivem Heterochromatin aus [*H. pubescens*, subg. *Pubavenastrum*; *H. desertorum*, subg. *Helictotrichon*; *H. bromoides*, *H. leve*, *H. albinerve*, *H. pratense* subsp. *amethysteum* Rö 3990 und Rö 4013, subg. *Pratavenastrum*; Herkunft Rö 10304 von *H. jahandiezii*, subg. *Tricholemma* (o. Abb.)]. Die Population Rö 10291 von *H. jahandiezii* besitzt nur eine geringe Menge von DAPI-Heterochromatin. Ausgesprochen hohe Gehalte an DAPI-Heterochromatin kommen beispielsweise in *H. sedenense* subsp. *sedenense* (subg. *Helictotrichon*), *H. gervaisii* subsp. *gervaisii*, *H. pruinatum* und *H. compressum* vor (subg. *Pratavenastrum*). Es erscheint möglich, dass eine verstärkte Heterochromatinamplifikation in nur einem Arm der Chromosomen asymmetrische Chromosomen hervorbringt (siehe Basiskaryotyp II; Kap. 4.4).

Auch innerhalb der übrigen untersuchten Taxa lassen sich einzelne Arten hinsichtlich des DAPI-Heterochromatins unterscheiden. Bei *Avena macrostachya*, *Amphibromus nervosus* (Aveneae), *Danthonia alpina*, *D. decumbens* (Arunoideae: Danthoneae), *Stipa gigantea* und *Danthonia compactum* (Stipoideae: Stipeae) kommt kein DAPI-Heterochromatin vor, bzw. in nur geringer Menge (eine der untersuchten Populationen von *Amphibromus*). Alle übrigen Vertreter zeigen mehr oder weniger starke Bänder. *Arrhenatherum elatius* besitzt in fast allen Chromosomen recht einheitlich große DAPI-Bänder im subtelomerischen Bereich. Der Chromosomensatz von *Deschampsia cespitosa* zeichnet sich auch durch ein besonderes DAPI-Bänderungsmuster aus, besitzt aber auch sonst eine auffällige Chromosomenmorphologie (vgl. Kap. 4.6.4). Im Gegensatz zu den übrigen untersuchten Taxa kommen bei *Elymus farctus* in den Chromosomen zahlreiche schmale interkalare DAPI-Bänder vor. Es handelt sich dabei um ein charakteristisches Merkmal der Gattung *Elymus* (einschließlich *Agropyron*) sowie anderer Triticeae (vgl. ENDO & GILL 1984, MORRIS & GILL 1986).

Bei einigen Arten treten Polymorphismen bezüglich des Auftretens und der Ausdehnung von Heterochromatin-

Bändern auf. Sie können so ausgeprägt sein, dass die Identifikation homologer Chromosomen innerhalb des betreffenden Chromosomensatzes nur teilweise möglich ist, z.B. bei *H. parlatorei*, *H. gervaisii* subsp. *arundanum*. Heterochromatinbänder gehören zu den in der Chromosomen-evolution rasch veränderbaren Komponenten des Chromatins. Polymorphismen treten insbesondere bei fremdbestäubten Arten häufig auf. Derartige infraspezifische Unterschiede wurden bei zahlreichen Taxa festgestellt, innerhalb der Gräser u.a. bei *Secale* (CUADRADO & JOUVE 1995), *Hordeum* (LINDE-LAURSEN et al. 1986), *Elymus* und *Agropyron* (ENDO & GILL 1984) sowie *Aegilops* (GEORGIOU et al. 1992).

Für die meisten der hier untersuchten ausdauernden Arten ist von Fremdbestäubung auszugehen, auch wenn es dazu nur einzelne Untersuchungen gibt, so z.B. für Arten von *Helictotrichon* (vgl. GERVAIS 1973b), *Agrostis*, *Arrhenatherum*, *Holcus*, *Deschampsia*, *Festuca*, *Koeleria*, *Trisetum* (WATSON & DALLWITZ 1999) und *Avena macrostachya* (BAUM & RAJHATHY 1976). *Amphibromus nervosus* ist z.T. kleistogam (eigene Beobachtungen, JACOBS & LAPINPURO 1986) und damit selbstfertil. Arten der ausdauernden Gattungen *Elymus*, *Danthonia* und *Stipa* werden als selbstbestäubende Arten betrachtet (WATSON & DALLWITZ 1999). Von den beiden hier untersuchten Einjährigen ist *Lagurus ovatus* selbstbestäubt und *Cynosurus echinatus* fremdbestäubt (WATSON & DALLWITZ 1999). Mit Ausnahme von *Elymus farctus*, dessen hier untersuchter Chromosomensatz bezüglich der DAPI-Bänder einige Heteromorphien zwischen homologen Chromosomen aufweist, zeigen damit alle übrigen selbstbestäubten Arten (*Amphibromus nervosus*, *Danthonia alpina*, *D. decumbens*, *Lagurus ovatus*, *Stipa gigantea*) hinsichtlich der hier untersuchten Fluoreszenzbänder des Heterochromatins keine ausgeprägten Polymorphismen sowie insgesamt geringe Gehalte an Heterochromatin. Als Ursache der Polymorphismen von Heterochromatinbändern bei Arten mit größeren Heterochromatingehalten lassen sich in mehreren Fällen ungleiches Crossing-over (z.B. Chromosomenpaar VII bei *H. compressum*; Abb. 30) bzw. Translokationen zwischen nichthomologen Chromosomen (z.B. Chromosomen 1 und 11 von *H. parlatorei*; Abb. 6) vermuten.

Für die hier an einer repräsentativen Anzahl von Taxa untersuchte Gattung *Helictotrichon* ist davon auszugehen, dass die Evolution der Satelliten-DNA- und Heterochromatin-Bänder in den Chromosomen unabhängig voneinander erfolgte. Deutlich ist dies vor allem für das DAPI-positiv Heterochromatin:

Bei *H. pubescens* subg. *Pubavenastrum* treten weder subtelomerische Satelliten-DNA- noch DAPI-Bänder auf, während sich einzelne Vertreter sowohl des subg. *Helictotrichon* (*H. desertorum*) als auch des subg. *Pratavenastrum* (*H. bromoides*, *H. albinerve*, *H. leve*, zwei der drei untersuchten Herkünfte von *H. pratense* subsp. *amethysteum*) durch Satelliten-DNA- aber keine DAPI-Bänder auszeichnen. Hierbei stellt *H. desertorum* innerhalb seiner Untergattung

eine sowohl morphologisch als auch hinsichtlich des Verbreitungsgebietes (siehe Kap. 3.1.1.4.1) isolierte diploide Art dar (LANGE 1995a). *Helictotrichon bromoides* ist der einzige diploide Vertreter einer größeren Artengruppe, deren Polyploide z.T. bereits Chromosomen mit zusätzlichen DAPI-Bändern besitzen. *Helictotrichon leve* und *H. albinerve* sind ebenfalls diploide bzw. diploid-tetraploide Vertreter einer weiteren Artengruppe, deren übrige Diploide (*H. marginatum*, *H. compressum*) ebenso wie die Polyploiden in den Chromosomen zusätzliche DAPI-Bänder enthalten. Unter der Annahme, dass es bei *H. desertorum*, *H. bromoides*, *H. leve* und *H. albinerve* nicht zu einem sekundären Verlust des DAPI-positiven Heterochromatins gekommen ist, muss davon ausgegangen werden, dass das DAPI-positive Heterochromatin in den subtelomerischen Bereichen erst später als die Bänder der hier getesteten Satelliten-DNAs entstanden ist. Dies gilt möglicherweise auch für das Chromomycin-positive Heterochromatin subtelomerischer Regionen (*H. versicolor*, *H. lusitanicum*). Um zu überprüfen, ob dies auch für andere Aveneae zutrifft, müssten weitere Satelliten-DNAs identifiziert und hinsichtlich ihrer Sequenz studiert werden. Außerdem müsste ermittelt werden, welche DNA-Sequenzen für die DAPI- bzw. Chromomycin-positive Reaktion des Heterochromatins verantwortlich sind.

Bei den subtelomerischen Fluorochrom- und Satelliten-DNA-Bändern ist es – abgesehen von ihrer unabhängigen Entstehung – in vielen Fällen auch zu einer voneinander unabhängigen Veränderung der Menge betreffender Sequenzen gekommen, die sich in unterschiedlichen Breiten der Bänder niederschlägt. *Helictotrichon gervaisii* subsp. *gervaisii*, *H. praeustum*, die hexaploide Herkunft von *H. gervaisii* subsp. *arundanum*, *H. hackelii*, *H. pratense* subsp. *pratense* und subsp. *ibericum* bilden dafür die auffälligsten Beispiele. Hierbei sind die Satelliten-DNA-Bänder in der Regel deutlich schmaler als die DAPI-Bänder. Sie liegen meistens im proximalen Bereich bzw. innerhalb der DAPI-Bänder. Bei den genannten Populationen von *H. gervaisii* kommen gleichzeitig sogar zwei schmale Satelliten-DNA-Bänder innerhalb eines ausgedehnten DAPI-Bandes vor (Abb. 23, 25). Als Mechanismus der Entstehung insbesondere dieser breiten DAPI-Bänder ist eine bevorzugte Amplifikation des DAPI-Heterochromatins an den Chromosomenenden festzustellen, wie sie auch bei zahlreichen anderen Organismen nachgewiesen wurde (z.B. SCHWEIZER & LOIDL 1987).

Aufgrund der Lagebeziehungen zwischen DAPI- und Satelliten-DNA-Band hat die Amplifikation des DAPI-Heterochromatins dabei entweder unmittelbar subtelomerisch (z.B. Paar V von *H. gervaisii* subsp. *gervaisii*; Abb. 23) oder beiderseits des Satelliten-DNA-Bandes, d.h. gleichzeitig subtelomerisch und am proximalen Rand des DAPI-Bandes stattgefunden (z.B. Chromosom 21 von *H. gervaisii* subsp. *gervaisii*; Abb. 23). Beide Möglichkeiten der Amplifikation können somit innerhalb desselben Chromosomensatzes realisiert sein. Das Vorkommen zweier

Satelliten-DNA-Bänder innerhalb desselben DAPI-Bandes zeigt, dass es innerhalb des subtelomerischen Heterochromatins sogar zur Duplikation größerer Abschnitte kommen kann (z.B. Paar XV von *H. gervaisii* subsp. *gervaisii*; Abb. 23). Der umgekehrte Fall einer verstärkten Amplifikation von Satelliten-DNA – gegenüber kolokalisierten DAPI-Bändern – ist innerhalb der untersuchten Arten nicht eindeutig festzustellen.

4.3 Chromosomen

4.3.1 Satellitenchromosomen

Im Nukleolus findet nicht nur die Transkription der ribosomalen RNA-Gene statt, sondern auch die Prozessierung der Primärtranskripte zu den fertigen rRNAs sowie ihre Zusammenlagerung mit spezifischen Proteinen zu den ribosomalen Untereinheiten. Nukleolen werden in der Mitose aufgelöst und in der folgenden Interphase wieder neu gebildet. Sie formen sich an speziellen Chromosomenorten, den NORs (Nukleolenbildungsorte), an denen sich eine sekundäre Einschnürung befindet, die den chromosomalen Satelliten abtrennt. Die Anzahl der NORs pro haploiden Chromosomensatz, in geringerem Maße auch Lokalisation und Ausdehnung der Satelliten sind arttypische Merkmale. Die NORs konnten bei den meisten Diploiden und niedrig Polyploiden durch die sekundäre Einschnürung erfasst werden, schwieriger war dies bei Hochpolyploiden oder stark kondensierten Metaphasechromosomen.

NORs konnten auch durch FISH-Proben der 45S rDNA detektiert werden, wobei jedoch häufig kleinere zusätzliche Loci der 45S rDNA an anderer Stelle in den Chromosomen nachweisbar waren, die offenbar keine aktiven NORs darstellen (Kap. 4.2.2).

Aktive NORs wurden bei einer Reihe von Arten durch die Ag-NOR-Technik (GOODPASTURE & BLOOM 1975) bestätigt. *In situ*-Hybridisierungen konnten jedoch nicht erfolgreich auf Präparaten durchgeführt werden, die zuvor mit Silbernitrat gefärbt worden waren. Da für die Silberimprägnierung bei den hier untersuchten Gräsern zudem meist eine größere Anzahl von Präparaten erforderlich war, um eindeutige Ergebnisse zu erzielen, konnte diese Methode nicht bei allen Taxa eingesetzt werden.

Da die DNA der NORs GC-reich ist (z.B. XU & EARLE 1996b), lässt sie sich auch durch das Fluorochrom Chromomycin anfärben. Soweit eine sekundäre Einschnürung erkennbar war, ließ sich feststellen, dass das Chromomycin-positive Material entweder nur an der distalen Seite oder zu beiden Seiten der sekundären Einschnürung lag. Ersterer Fall tritt bei Chromosomen mit relativ kleinen Satelliten auf, wobei dann gleichzeitig die ganzen Satelliten Chromomycin-positiv sind. Dies betrifft die meisten Taxa der Gattung *Helictotrichon* mit Ausnahme von *H. pubescens* und *H. compressum* sowie auch *Avena macrostachya*, *Pseudar-*

CHROMOSOMEN

rhenatherum longifolium, *Koeleria cristata*, *Festuca rubra*, *Cynosurus echinatus*, *Danthonia alpina* und *D. decumbens*. Chromomycin-positives Material zu beiden Seiten der sekundären Einschnürung ist charakteristisch für Chromosomen mit sehr großen Satelliten, dessen distaler Abschnitt dann nicht Chromomycin-positiv ist (z.B. *H. pubescens*, *H. compressum*, *Arrhenatherum elatius*, *Trisetum flavescens*, *Lagurus ovatus*, *Agrostis capillaris*, *Ammophila arenaria*, *Sesleria albicans*, *Elymus farctus*).

Anhand der durchgeführten Silberfärbungen lassen sich folgende Kriterien für eine Identifikation der NORs ableiten, die innerhalb der untersuchten Arten Anwendung finden können, wenn keine deutliche sekundäre Einschnürung erkennbar ist: 1. Vorkommen eines 45S rDNA-Bandes breiter 0,2 µm und/oder 2. Vorkommen eines Chromomycin-positiven und deutlich DAPI-negativen Bandes. Bänder mit letztgenannten Eigenschaften kommen außerhalb von NORs nur bei *H. jahandiezii* vor, dessen acht NORs sich jedoch durch eine sekundäre Einschnürung und gleichzeitiges Vorkommen eines 45S rDNA- sowie eines Chromomycin-positiven, DAPI-negativen Bandes auszeichnen.

Die Anzahl der Satellitenchromosomen pro haploiden Chromosomensatz mit $x = 7$ und die Größe der chromosomalen Satelliten ist innerhalb der Gattung *Helictotrichon* variabel. Allerdings lassen sich anhand dieser Merkmale einzelne Untergattungen bzw. Artengruppen charakterisieren. So besitzen die haploiden Chromosomensätze sämtlicher Taxa des subg. *Helictotrichon* zwei Satellitenchromosomen. Alle früheren Angaben von nur einem Satellitenchromosom (vgl. RÖSER 1989, GREBENSTEIN 1992) haben sich als unrichtig erwiesen. Ausnahmen wurden in der vorliegenden Untersuchung bei dem diploiden *H. setaceum* subsp. *setaceum* und der Hybridform *H. cf. xkrischae* mit drei bzw. zwei Satellitenchromosomen gefunden (Abb. 3, 8). Auch *H. jahandiezii* (subg. *Tricholemma*) und *H. pubescens* (subg. *Pubavenastrum*) besitzen jeweils zwei Satellitenchromosomen pro haploiden Satz, wobei die Satelliten von *H. pubescens* besonders groß sind. Innerhalb des subg. *Pratavenastrum* treten ebenfalls Arten mit zwei Satellitenchromosomen pro Satz auf, was vermutlich dem ancestralen Zustand entspricht (*H. aetolicum*, *H. compressum* und *H. versicolor*). Andere Arten besitzen nur ein Satellitenchromosom pro Satz (*H. bromoides*, *H. albinerve*, *H. leve*, *H. marginatum*). Die unterschiedliche Anzahl von Satellitenchromosomen pro haploiden Satz spiegelt sich sogar bis zu den hochpolyploiden Arten weitestgehend wider. Hier kommt es jedoch häufig zur Reduktion der Anzahl nachweisbarer NORs (vgl. Kap. 4.2.2).

Marker-Satellitenchromosomen (MSC): Satellitenchromosomen können zusätzlich ein art- oder artengruppen-spezifisches Bänderungsmuster an 5S rDNA-Bändern (Kap. 4.2.3) sowie des Heterochromatins aufweisen, so dass sie als Markerchromosomen zur Unterscheidung von Chromosomensätzen besonders geeignet sind (Kap. 4.4). Solche Mar-

ker-Satellitenchromosomen sind: Chromosomen 11 (Rö 7316) und 14 (W 34) von *H. convolutum* (MSCcon; Abb. 11, 13), in deren großem Satelliten distal zum Chromomycin-Band jeweils ein breites DAPI-Band liegt, das jedoch in der Population Rö 10697 nicht vorkommt; Chromosomen 5 und 6 von *H. pubescens* (MSCpub; Abb. 19) mit sehr großen Satelliten und darin enthaltenen 5S rDNA-Bändern; Chromosomen 3 und 4 von *H. bromoides* (Rö 11039, MSCbro; Abb. 21) mit 5S rDNA-Bändern proximal zur NOR; Chromosomen 3 und 7 von *H. leve* (MSClev; Abb. 31) mit 5S rDNA in den Chromosomenarmen ohne Satellit; Chromosomen 2 und 3 von *H. albinerve* (Rö 3459, MSCalb; Abb. 32) ebenfalls mit 5S rDNA-Bändern in den Chromosomenarmen ohne Satellit, jedoch mit zusätzlichen subtelomerischen COM2-Bändern; Chromosomen 13 und 14 von *H. marginatum* (MSCmar; Abb. 29) wiederum mit 5S rDNA-Bändern in den Chromosomenarmen ohne Satellit, hier jedoch mit subtelomerischen DAPI-Bändern; Chromosomen 1, 2, 5 und 6 von *H. compressum* (MSCcom; Abb. 30) mit sehr ausgedehnten Satelliten, in denen breite DAPI- und COM2-Bänder liegen sowie 5 und 14 von *H. versicolor* (MSCver; Abb. 38) mit subtelomerischen Chromomycin-Bändern im Arm ohne Satellit. Während einige dieser Marker-Satellitenchromosomen ausschließlich in diploiden Chromosomensätzen vorkommen (*H. pubescens*, *H. convolutum*, *H. compressum*), wurden andere in polyploiden Arten wiedergefunden (siehe Kap. 4.5.1).

Satellitenchromosomen mit zwei 5S rDNA-Bändern – eines proximal zur NOR, das zweite im Arm ohne Satellit – kommen im Chromosom 7 von *H. bromoides* (W 58; Abb. 20), in den Chromosomen 23 und 26 von *H. gervaisii* subsp. *gervaisii* (Abb. 23) sowie in ausgeprägteste Form in den Chromosomen 3, 5, 14, 15, 67 (Rö 10698) und 6, 7, 8, 11, 12, 20, 21, 32 (W 20) des polyploiden *H. agropyroides* vor (Abb. 27, 28). Sie werden deshalb als Marker-Satellitenchromosomen von *H. agropyroides* (MSCagr) bezeichnet. Diese Satellitenchromosomen unterscheiden sich jedoch zwischen den drei Arten im übrigen Bänderungsmuster.

Für die übrigen, nur exemplarisch untersuchten Gattungen zeigt sich, dass Satellitenchromosomen ebenfalls häufig sehr auffällige, innerhalb dieser Untersuchungen z.T. einzigartige chromosomale Merkmale aufweisen. Das sind z.B. die Chromosomen 8, 9, 23 und 26 von *Avena macrostachya* mit 45S rDNA-Bändern im Arm ohne Satellit (Abb. 59), Chromosomen 4 und 10 (Rö 10770) bzw. 3 und 4 (Rö 10764) von *Amphibromus nervosus* mit 5S rDNA-Bändern proximal zum sehr großen Satellit (Abb. 56, 57), die Chromosomen 12, 21, 22 und 26 von *Arrhenatherum elatius* mit 5S rDNA-Bändern im Bereich der NORs (Abb. 58), die Chromosomen der Paare I, III und XV von *Trisetum flavescens* mit sehr ausgedehnten Satelliten, in denen breite DAPI-Bänder vorkommen sowie mit 5S rDNA-Bändern in den Armen ohne Satellit (Abb. 65), die subtelozentrischen Chromosomen 11 und 12 sowie die Chromosomen 16, 23, 18 und 20 von *Deschampsia cespitosa*, bei denen die NOR offenbar sehr

nahe der primären Einschnürung liegt (Abb. 60), die Satellitenchromosomen von *Ammophila arenaria* mit ausgesprochen ausgedehnten Satelliten (Abb. 55), Chromosomen 19 und 49 von *Sesleria albicans* mit 5S rDNA-Bändern im Bereich der NORs (Abb. 69) und die kleinen Chromosomen von *Arundo plinii* mit der Lage der NOR nahe am Zentromer (Abb. 74).

4.3.2 Nicht-Satellitenchromosomen

In einem Teil der Arten besitzen auch einzelne Nicht-Satellitenchromosomen eine besondere Gestalt und/oder ein unikales Bänderungsmuster der 5S rDNA, 45S rDNA (außerhalb der NORs), Satelliten-DNA und DAPI, so dass sie als Markerchromosomen der jeweiligen Arten angesehen werden können.

Markerchromosomen (MC): Solche Markerchromosomen sind die größten Chromosomen 1 und 2 von *H. sedenense* subsp. *sedenense* (MCsed I; Abb. 1), die im kurzen Arm 5S rDNA-Bänder und zugleich die Satelliten-DNA CON2 enthalten. Die langen Arme dieser Chromosomen besitzen darüber hinaus subtelomerische Bänder beider Satelliten-DNAs CON1 und CON2 und DAPI-positive Bänder. In beiden Armen kommen zudem schmale subtelomerische Bänder der 45S rDNA vor. Auch die Chromosomen 7 und 13 des Paares VI (MCsed VI; Abb. 1) mit interkalaren 5S rDNA und CON2-Bändern im kurzen Arm sowie subtelomerischen CON1- und DAPI-Bändern in beiden Armen können als Markerchromosomen für diese Art angesehen werden. Die Chromosomen 1 und 2 von *H. parlatorei* (Rö 10647; Abb. 5) ähneln den Chromosomen 1 und 2 von *H. sedenense* subsp. *sedenense*. Sie sind wiederum die größten Chromosomen des Satzes, enthalten ebenfalls interkalare 5S rDNA- und CON2-Bänder und im gegenüberliegenden Arm subtelomerische CON1-, CON2- und DAPI-Bänder. Es kommen jedoch keine Bänder der 45S rDNA vor, so dass diese Chromosomen Markerchromosomen von *H. parlatorei* (MCpar I) darstellen. Daneben werden auch die Chromosomen 4 und 7 des Paares IV, die ebenfalls 5S rDNA- und CON2-Bänder besitzen, jedoch keine weiteren Bänder aufweisen (bzw. nur ein schmales Band im kurzen Arm des Chromosoms 4), als Markerchromosomen von *H. parlatorei* (MCpar IV) angesehen. Diese Chromosomen kommen auch in der Population W 11 in veränderter Form vor (intraspezifische Karyotypunterschiede), da hier eine Translokation zwischen Chromosom 1 und 11 stattgefunden hat (Abb. 6). Die 5S rDNA-enthaltenden Chromosomen 3 und 4 von *H. setaceum* subsp. *petzense* (Abb. 4) weisen im Gegensatz zu denen von *H. parlatorei* in beiden Armen Bänder der Satelliten-DNAs CON1 und CON2 sowie DAPI-Bänder auf. Da sie in ähnlicher Form auch in der subsp. *setaceum* (Chromosomen 1 und 2; Abb. 3) sowie in den Hybriden zwischen *H. setaceum* subsp. *petzense* und *H. parlatorei* vorkommen, sind sie als Markerchromosomen von *H. setaceum* (MCset) anzusprechen. Sowohl die Markerchromosomen von *H. parlatorei* als auch die von *H. setaceum* subsp. *petzense* kommen in den Hybriden zwischen diesen Taxa vor. Dabei entsprechen offenbar die Chromosomen 4 und 5 von *H. xkrischae* (Abb. 7) dem MCpar I von *H. parlatorei*, die Chromosomen 6 und 7 von *H. cf. xkrischae* (Abb. 8) dem MCpar IV von *H. parlatorei* und die Chromosomen 3 von *H. xkrischae* (Abb. 7) sowie 9 von *H. cf. xkrischae* (Abb. 8) den MCset von *H. setaceum*. Ähnliche Chromosomen wie die Markerchromosomen von *H. parlatorei* und *H. setaceum* kommen auch in *H. convolutum* vor. Jedoch existieren bezüglich dieser Chromosomen bereits innerhalb der drei hier untersuchten Populationen einige Unterschiede, die sich noch stärker in ihren gesamten Karyotypen ausdrücken (intraspezifische Karyotypunterschiede), so dass sich für *H. convolutum* keine eindeutig identifizierbaren Markerchromosomen unter den Nicht-Satellitenchromosomen angeben lassen. Die Chromosomen 1 und 2 von *H. desertorum* (MCdes; Abb. 17) sind wiederum die größten Chromosomen des Satzes. Im Bereich der 5S rDNA kommt die Satelliten-DNA CON2 vor, die zusätzlich noch im subtelomerischen Bereich der langen Arme liegt.

Auch die Chromosomen 1 und 2 von *H. pubescens* (MCpub; Abb. 19) sind die größten Chromosomen des Satzes. Sie weisen ebenfalls 5S rDNA-Bänder interkalar in den kurzen Armen auf. Sie besitzen jedoch keine der hier getesteten Satelliten-DNAs oder DAPI-positives Heterochromatin.

Die meisten Arten der *H. marginatum*-Gruppe besitzen einander ähnliche Nicht-Satellitenchromosomen mit 5S rDNA-Bändern im kurzen Arm. In den diploiden Arten sind dies die metazentrischen Chromosomen 6 und 9 von *H. leve* (MClev; Abb. 31), die weder COM2- noch DAPI-Bänder aufweisen, die metazentrischen Chromosomen 10 und 11 von *H. albinerve* (Rö 3459, MCalb; Abb. 32), die im Arm mit der 5S rDNA subtelomerische Bänder der Satelliten-DNA COM2 besitzen sowie die submetazentrischen Chromosomen 11 und 12 von *H. marginatum* (MCmar; Abb. 29), die jedoch keinerlei Bänder besitzen. Im strukturell stark abweichenden Satz des diploiden *H. compressum* (Abb. 30) können anhand der 5S rDNA- sowie der DAPI- und COM2-Bänder insgesamt fünf Chromosomen eindeutig identifiziert werden. In den zwei Chromosomen 10 und 11 des Paares V liegen die 5S rDNA-Loci zentromernah und die sehr breiten DAPI-Bänder im selben Arm aber am Chromosomenende (MCcom V). In den zwei Chromosomen 9 und 13 des Paares VI mit DAPI- und COM2-Bändern in beiden Chromosomenarmen liegen die 5S rDNA-Loci jeweils in einem Arm proximal zu den DAPI- bzw. COM2-Bändern (MCcom VI). Das Chromosom 12 besitzt gleichzeitig zwei 5S rDNA-Bänder. Sie liegen ebenfalls proximal der breiten subtelomerischen DAPI-Bänder (MCcom 12).

Eine Reihe von polyploiden Arten des subg. *Pratavenastrum* (u.a. *H. gervaisii*, *H. hackelii*, *H. pruinosum*, *H. pra-*

CHROMOSOMEN

tense, *H. praeustum*) besitzen deutlich submetazentrische Chromosomen, die zudem jeweils durch ein breites DAPI-positives Band im subtelerischen Bereich des langen Arms charakterisiert sind (MCpol.; Abb. 23-26, 35, 40-50). Mit einer Anzahl von zwei bis drei pro haploiden Satz von $x = 7$ gehören sie zu einem Karyotyp, der in den untersuchten diploiden Arten nicht vorkommt (siehe Kap. 4.4).

Innerhalb der anderen untersuchten Gattungen finden sich ebenfalls Nicht-Satellitenchromosomen, die durch eine besondere Struktur und/oder Bänderung auffallen und als Markerchromosomen für zukünftige vergleichende Untersuchungen in diesen Gattungen eine Rolle spielen könnten.

Im tetraploiden Satz von *Avena macrostachya* kommen acht Nicht-Satellitenchromosomen mit 5S rDNA vor (Abb. 59). Davon enthalten die Chromosomen der Paare IV und XII jeweils ein 5S rDNA-Band, die Chromosomen der Paare II und VII jeweils zwei 5S rDNA-Bänder. Während sie in den Chromosomen 7, 11 und 16 in beiden Armen liegen, befinden sich im Chromosom 3 zwei 5S rDNA-Bänder zusammen im kurzen Arm, was auf eine Translokation hindeutet. Bei *Pseudarrhenatherum longifolium* weisen die vier Chromosomen 3, 5, 9 und 12 (Abb. 64) subtelerische Chromomycin-Bänder außerhalb der NORs auf, was in diesen Untersuchungen nur bei wenigen Arten gefunden wurde (z.B. *H. versicolor*, *H. lusitanicum*). Im Chromosomensatz von *Arrhenatherum elatius* kommen vier Nicht-Satellitenchromosomen vor (Paare X und XII; Abb. 58) die jeweils im kurzen Arm ein 5S rDNA-Band und im subtelerischen Bereich beider Arme jeweils einheitlich ausgedehnte DAPI-Bänder besitzen. Bei *Deschampsia cespitosa* stimmen homologe Chromosomen in der Morphologie und im Bänderungsmuster sehr gut überein. Gleichzeitig unterscheiden sich die Paare homologer Chromosomen deutlich voneinander (Abb. 60). Neben den subtelerischen Chromosomen der Paare VII und XII fallen in diesem Satz besonders die sechs 5S rDNA enthaltenden Chromosomen auf, von denen die Chromosomen 1 und 2 5S rDNA-Bänder in beiden Armen besitzen. Bei den Chromosomen 3, 4, 6 und 8 liegen DAPI-Bänder in unmittelbarer Nähe der 5S rDNA-Bänder. Drei der vier 5S rDNA enthaltenden Paare in *Sesleria albicans* (Abb. 69) weisen die 5S rDNA als Doppelbänder in einem Arm auf (Paare III, IV und VII). Ein zusätzliches drittes Band von 5S rDNA im Paar VII ist offensichtlich durch Translokation eines Bandes aus dem Chromosomenpaar I entstanden, so dass bei dieser oktoploiden Art ursprünglich acht gleichgestaltete Chromosomen mit 5S rDNA-Doppelbändern vorliegen.

4.3.3 B-Chromosomen

Bei einer Reihe von Taxa (*Helictotrichon sedenense* subsp. *sedenense*, *H. setaceum* subsp. *petzense*, *H. xkrishcae*, *H. albinerve*, *H. cincinnatum*, *H. pratense* subsp. *amethysteum*, *Pseudarrhenatherum longifolium*) wurden kleinere „über-

zählige“ Chromosomen (2,0-3,3 μm) in variabler Anzahl angetroffen, welche als B-Chromosomen zu bezeichnen sind. B-Chromosomen sind keine Besonderheit, sondern kommen bei vielen Tier- und Pflanzenarten vor (vgl. u.a. BEUKEBOOM 1994, JONES 1995). Sie differieren von den A-Chromosomen, den Chromosomen des „regulären“ Satzes, in der Morphologie, besitzen ein abweichendes Kondensationsverhalten und sind durch eine verzögerte oder fehlende Anaphasebewegung („lagging“) sowie der teilweisen Elimination gekennzeichnet. Sie paaren in der Prophase der Meiose nicht mit den Chromosomen des Normalsatzes (RIEGER et al. 1976). Akkumulation von B-Chromosomen kann sowohl in der Mitose als auch in der Meiose stattfinden (vgl. WHITE 1973: 314ff).

Zahlreiche Arbeiten beschäftigten sich bereits mit der möglichen Funktion dieser B-Chromosomen. Sie kommen in ca. 10-15% der Blütenpflanzen vor (JONES 1995), werden also nicht zwangsläufig für das normale Wachstum und die Entwicklung der Pflanzen benötigt (BEUKEBOOM 1994, CAMACHO et al. 2000). Möglicherweise besitzen sie jedoch eine adaptive Funktion (MÜNTZING 1974). Studien zu den Effekten auf den Phänotyp zeigten jedoch eine negative Korrelation zwischen Samengewicht, Fertilität, Pflanzhöhe und Pflanzengewicht mit der Anzahl der B-Chromosomen. Offenbar ist dabei die Anzahl der B-Chromosomen für die Effekte auf den Phänotyp verantwortlich. Eine geringe Anzahl von B-Chromosomen ist eher neutral, während dessen sich eine hohe Anzahl als schädlich erweisen soll. Hierbei werden B-Chromosomen als genomische Parasiten („selfish“) betrachtet (ÖSTERGREN 1945; WHITE 1973; JONES 1985, 1995).

Interessanterweise ließ sich für die Mehrheit der hier gefundenen B-Chromosomen 45S rDNA nachweisen, teilweise wurden sogar deutliche sekundäre Einschnürungen gefunden. Dass es sich bei den 45S rDNA-Loci in den B-Chromosomen von *H. sedenense* subsp. *sedenense*, *H. albinerve* und *Pseudarrhenatherum longifolium* um aktive NORs handelt, konnte mittels Silberfärbung nachgewiesen werden (für *H. sedenense* siehe Tafel 1: A7). Pflanzliche B-Chromosomen, die ribosomale DNA enthalten, sind erst in jüngerer Zeit bekannt geworden (vgl. GREEN 1990, JAMILENA et al. 1994, vgl. JONES 1995, HOUBEN et al. 1997). Während es einige Organismen gibt, deren ribosomale DNA der B-Chromosomen – wie in der vorliegenden Untersuchung – als aktiv nachgewiesen worden ist (vgl. JONES 1995), gibt es aber auch Fälle inaktiver rDNA der B-Chromosomen, so z.B. bei *Brachycome dichromosomatica* (HOUBEN et al. 1997). Beim Vorhandensein von rDNA in den B-Chromosomen des Roggens (FLAVELL & RIMPAU 1975) soll diese in Pollenzellen aktiv, in somatischen Zellen dagegen inaktiv sein (vgl. BEUKEBOOM 1994). Es ist unklar, ob ribosomale DNA bereits bei der Entstehung der B-Chromosomen vorhanden war oder erst später in der Evolution in diese Chromosomen inkorporiert wurde (HOUBEN et al. 1997), was mit der besonderen Mobilität der rDNA im Genom zusammenhän-

gen könnte. Daneben gibt es auch B-Chromosomen, die keine 45S rDNA-repeats enthalten, welche mit cytologischen Methoden nachgewiesen werden können, so z.B. bei *Helictotrichon pratense* subsp. *ibericum* (Rö 3814; Abb. 43; Tafel 7: B2) sowie beim Roggen (NIWA & TSUJIMOTO 1992, CUADRADO & JOUVE 1994, DELGADO et al. 1995).

Welchen möglichen Einfluß rDNA-enhaltende B-Chromosomen auf Transkriptionsaktivität der NORs von A-Chromosomen nehmen, ist bislang anscheinend nicht untersucht worden. Für die B-Chromosomen des Roggens ohne rDNA ist nachgewiesen, dass sie die Nukleolaraktivität der A-Chromosomen negativ beeinflussen, v.a. wenn sie zu mehreren auftreten (vgl. DELGADO et al. 1995, MORAIS-CECÍLIO et al. 2000). Letztere Autoren bezeichnen daher diese B-Chromosomen als „genetically inert“ aber „chromosome active“.

Über die Entstehung von B-Chromosomen ist bislang nur wenig bekannt, aber sie dürfte nach den bisherigen Ergebnissen keinem einheitlichem Muster folgen (HOUBEN et al. 2001). Weitgehend akzeptiert ist die Auffassung, dass die B-Chromosomen von den A-Chromosomen abgeleitet sind (JONES 1995). Sequenzübereinstimmungen zwischen A- und B-Chromosomen wurden in zahlreichen Arbeiten gefunden (z.B. CUADRADO & JOUVE 1994, JAMILENA et al. 1994, HOUBEN et al. 1997; vgl. die reviews von BEUKEBOOM 1994, JONES 1995). B-Chromosomen enthalten häufig spezifische Sequenzen in hoher Kopienzahl, die in den A-Chromosomen fehlen oder in nur geringer Kopienzahl vorkommen, z.B. bei *Brachycome* spp. (vgl. HOUBEN et al. 1997). In den B-Chromosomen von *Crepis capillaris* wurden 45S rDNA und telomerische Sequenzen gefunden, die sonst in den Satelliten-A-Chromosomen vorkommen. Während dabei die 18S und 26S rDNA-Gene eine hohe Homologie zeigen, gibt es zwischen den A- und B-Telomeren Sequenzunterschiede. 5S rDNA, die hier ebenfalls in Satelliten-A-Chromosomen zu finden ist, kommt in den B-Chromosomen nicht vor. B-Chromosomen enthalten spezifische repetitive Sequenzen, die in den A-Chromosomen fehlen. Für *Crepis capillaris* wird daher angenommen, dass die B-Chromosomen, obwohl sie möglicherweise von einem gemeinsamen Standardgenom abstammen, nicht unmittelbar von den NOR-A-Chromosomen abgeleitet sind (JAMILENA et al. 1994). Bei einigen Tieren konnte gezeigt werden, dass B-Chromosomen von Geschlechtschromosomen abstammen, z.B. in Heuschrecken (LÓPEZ-LEÓN et al. 1994) und Fröschen (SHARBEL et al. 1998). Nach weiteren Hypothesen können auch interspezifische Hybridisierungsvorgänge für die Entstehung von B-Chromosomen verantwortlich sein, etwa bei *Coix* (SAPRE und DESHPANDE 1987), der parasitischen Wespe *Nasonia vitripennis* (MCALLISTER & WERREN 1997) und dem Fisch *Poecilia formosa* (SCHARTL et al. 1995). Häufige Neuformation von B-Chromosomen scheint nicht stattzufinden, da unterschiedliche B-Chromosomen-Varianten innerhalb von Arten immer weitgehend übereinstimmen (CABRERO et al. 1999).

4.4 Chromosomensätze und Basiskaryotypen von *Helictotrichon*

Um die untersuchten Taxa zu vergleichen, lassen sich nicht nur die Markerchromosomen, sondern auch die gesamten Karyotypen bzw. Genome heranziehen. Als Karyotyp wird ein durch Zahl, Größe und Form charakterisierter Chromosomensatz einer Zelle bezeichnet (LEVITSKY 1931), während ein Genom in diesem Sinne einen monoploiden Basischromosomensatz darstellt (RIEGER 1991). Als Genom wird jedoch auch die Gesamtheit des genetischen Materials im Kern, in Plastiden oder in Mitochondrien bezeichnet (RIEGER et al. 1991). Für den Vergleich der diploiden Taxa von *Helictotrichon* werden im Folgenden deren komplette diploide Chromosomensätze verwendet und keine haploiden Sätze konstruiert, da sonst die Heteromorphien im Bänderungsmuster homologer Chromosomen nicht hervortreten würden (s.o.). Diese diploiden Sätze werden als „Basiskaryotypen“ bezeichnet (vgl. EBERT et al. 1996) und lassen sich durch folgende Merkmale charakterisieren: Anzahl der sm-Chromosomen, Anzahl der Satellitenchromosomen, Größe der Satelliten, Anzahl und Lage der 5S rDNA-Bänder, Anteile der Satelliten-DNA CON1-, CON2-, COM2- und der DAPI-Bänder an der Gesamtsatellitenlänge, Vorkommen von Chromomycin-Bändern außerhalb der NORs sowie der Markerchromosomen und Marker-Satellitenchromosomen (Tabelle 4).

Durch eine unikale Kombination dieser Merkmale konnten anhand der verfügbaren Arten für die Gattung *Helictotrichon* insgesamt 17 Basiskaryotypen (mit je 14 Chromosomen) unterschieden werden (Abb. 78 und 79). Mit Ausnahme von *H. jahandiezii* (autotetraploid; Kap. 4.5.1) und der nur in polyploiden Arten nachgewiesenen Basiskaryotypen I, II sowie des Agropyroides-Basiskaryotyps wurden alle Karyotypen aus rezenten diploiden Taxa erfasst. Zugleich lassen sich chromosomale Veränderungen („Entwicklungslinien“), die für die Differenzierung der unterschiedlichen Basiskaryotypen verantwortlich sind, in einigen Fällen rekonstruieren (s.u. Kap. 4.6; Karyosystematische Schlussfolgerungen).

1. Sedenense-Basiskaryotyp: Der Basiskaryotyp von *H. sedenense* subsp. *sedenense* besitzt metazentrische Chromosomen, vier Satellitenchromosomen und vier 5S rDNA-Bänder interkalar in den Nicht-Satellitenchromosomen. Von den vier Satellitenchromosomen weisen nur drei im Chromosomenarm ohne Satellit ein DAPI-Band auf, eines enthält an dieser Stelle kein DAPI-Band. Zwei der vier 5S rDNA-Bänder in den Nicht-Satellitenchromosomen liegen in den größten Chromosomen. Hier liegen schmale Bänder der 45S rDNA in beiden Armen. DAPI-Bänder kommen jeweils nur in einem Arm vor, der nicht die 5S rDNA enthält. In diesem Bereich liegen zusätzlich beide Satelliten-DNAs CON1 und CON2 (MCsed I). Das kleinere 5S rDNA enthaltende Paar besitzt DAPI-Bänder in beiden Armen, die nur die Satel-

CHROMOSOMENSÄTZE UND BASISKARYOTYPEN

Tab. 4. Merkmale der Basiskaryotypen bei *Helictotrichon*.

	Chromosomen			Anzahl und Lage der 5S rDNA				Anteil der Satelliten-DNA ²			Anteil DAPI ³	Chromomycinbänder außerhalb der NORs ⁴	Markerchromosomen
	Anzahl sm	Anzahl SAT	Satellitgröße ¹	im Satellit	proximal zum Satellit	im Arm ohne Satellit	in Nicht-SAT-Chromosomen	CON1	CON2	COM2			
Basiskaryotypen aus Diploiden													
Pubescens	0	4	groß	2	-	-	2	-	-	-	-	-	MSCpub/MCpub
Desertorum	0	4	klein	-	-	-	2	-	++	-	-	-	MCdes
Sedenense	0	4	klein	-	-	-	4	+++	+++	-	++	-	MCsed I/VI
Parlatorei	0	4	klein	-	-	-	4	+ / + + ⁷	++	-	+ / + + ⁷	-	MCpar I/IV
Setaceum	0	3	klein	-	-	-	2	++	++	-	++	-	MCset
Petzense	0	4	klein	-	-	-	3	++	++	-	++	-	-
Convolutum	0	4	klein	-	0-1 ⁷	-	3-7 ⁷	++	+++	-	++	-	MSCcon
Bromoides	0	2	klein	-	2	-	1	-	-	+	-	-	MSCbrom
Albinerve	0	2	klein	-	-	2	2	-	-	+	-	-	MSCalb/Mcalb
Marginatum	2	2	klein	-	-	2	2	-	-	(+) ⁸	+	-	MSCmar/MCmar
Compressum	0	4	groß	-	-	-	6	-	-	+++	+++	-	MSCcom/MCcomV/VI/12
Aetolicum	2	4	klein	-	1	-	2	-	-	(+) ⁸	++	-	-
Versicolor	0	4	klein	-	-	2	2	-	-	(+) ⁸	+	st	MSCver
Basiskaryotypen aus Polyploiden													
Jahandiezii	0	4	klein	-	-	-	4	-	-	-	- / + ⁷	int	-
Basiskaryotyp I ⁵	0	4	klein	-	-	4	2	-	-	+	++	-	-
Basiskaryotyp II ⁶	2/4/6 ⁷	2	klein	-	-	2	0/2/6 ⁷	-	-	+ / + + ⁷	+ / + + + ⁷	-	MCpoly
Agropyroides	0/2 ⁷	2	klein	-	2	2	-	-	-	+++	+ / + + ⁷	-	MSCagr

¹ Groß: SATi ≤ 2,0; Klein: SATi > 2,0.

² Anteile der Satelliten-DNA-Bänder an der Gesamtchromosomenlänge:

- CON1 fehlt, + CON1i < 2,0%, ++ CON1i 2,0-12,0%, +++ CON1i > 12,0%;

- CON2 fehlt, + CON2i < 2,0%, ++ CON2i 2,0-7,9%, +++ CON2i > 7,9%;

- COM2 fehlt, + COM2i < 4,5%, ++ COM2i 4,5-9,0%, +++ COM2i > 9,0%;

Daten z.T. nach Grebenstein (1996).

³ Anteile DAPI-Bänder an der Gesamtchromosomenlänge:

- DAPI fehlt, + Hi(D) < 3,9%, ++ Hi(D) 3,9-10,0%, +++ Hi(D) > 10,0%.

⁴ Chromomycin-Bänder außerhalb der NORs liegen interkalar (int) oder subtelomerisch (st).

⁵ Basiskaryotyp I konstruiert aus *H. cinnatum* [SATi = 7,3; Hi(D) = 3,9%; COM2i = 0,8%].

⁶ Basiskaryotyp II konstruiert aus polyploiden Taxa des subg. *Pratavenastrum*. Für allgemeine Angaben über Satellitengröße (SATi = 2,1-8,7), DAPI-Gehalt [Hi(D) = 4,6-12,0%] und COM2-Gehalt (COM2i = 1,2-6,9%) wurden Vertreter ausgewählt, die entweder den Basiskaryotyp II ausschließlich oder 1fach im Chromosomensatz besitzen bzw. einen anderen Basiskaryotyp nur 1fach enthalten (tetraploides und hexaploides *H. gervaisii* subsp. *arundanum*, *H. gervaisii* subsp. *gervaisii*, *H. hackelii*, *H. lusitanicum*, *H. pratense* s.l. und *H. pratense* subsp. *ibericum* Rö 3814).

⁷ Vorkommen von zwei oder mehr Karyotypvarianten.

⁸ Vorkommen nachgewiesen, aber nicht quantifiziert.

liten-DNA CON1 enthalten (MCsed VI). Von den drei weiteren Paaren enthält eines ebenfalls DAPI-, CON1- und CON2-Bänder in beiden Armen.

2. Parlatorei-Basiskaryotyp: Der Basiskaryotyp von *H. parlatorei* enthält metazentrische Chromosomen, vier Satellitenchromosomen und vier 5S rDNA-Bänder interkalar in den Nicht-Satellitenchromosomen. Von den vier Satellitenchromosomen besitzt nur eines ein DAPI-Band im Chromosomenarm ohne Satellit, die drei anderen enthalten keine DAPI-Bänder. Trotz des Vorkommens von intraspezifischen Karyotypvarianten der zwei untersuchten Herkünfte, die sich im DAPI-Bänderungsmuster der Nicht-Satellitenchromosomen zeigen (Abb. 5, 6), enthalten die Chromosomen mit 5S rDNA mehrheitlich gar keine (MCpar IV) oder in nur jeweils einem Chromosomenarm DAPI-Bänder (MCpar I; siehe Kap. 4.3).

3. Setaceum-Basiskaryotyp: Den Basiskaryotyp von *H. setaceum* subsp. *setaceum* kennzeichnen metazentrische Chromosomen, davon nur drei Satellitenchromosomen und nur zwei 5S rDNA-enthaltende Chromosomen (MCset). Alle Satellitenchromosomen besitzen breite DAPI-Bänder in den Armen ohne Satellit, das 5S rDNA-enthaltende Paar enthält DAPI-Bänder an beiden Armen. Zwei weitere Nicht-Satellitenchromosomen-Paare enthalten DAPI-Bänder in

beiden Armen, ein Paar hat DAPI-Bänder in jeweils einem Arm, drei Chromosomen sind ohne Bänder.

4. Petzense-Basiskaryotyp: Der Basiskaryotyp von *H. setaceum* subsp. *petzense* besitzt metazentrische Chromosomen, davon vier Satellitenchromosomen und drei 5S rDNA-enthaltende Chromosomen. Von den Satellitenchromosomen besitzt nur eines ein DAPI-Band. Dies liegt im Arm ohne Satellit. Die drei anderen weisen keine DAPI-Bänder auf. Zwei 5S rDNA-enthaltende Chromosomen besitzen DAPI-, CON1- und CON2-Bänder in beiden Armen (MCset). Das dritte enthält ein DAPI-Band im 5S rDNA-enthaltenden kurzen Arm. Das dazu homologe Chromosom weist keine 5S rDNA auf und trägt das DAPI-Band im langen Arm. Ein weiteres Nicht-Satellitenchromosomenpaar besitzt DAPI-Bänder in beiden Chromosomenarmen, die zwei anderen Paare weisen DAPI-Bänder nur in jeweils einem Arm auf.

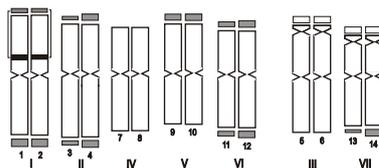
Die Chromosomensätze der Hybriden *H. xkrischae* und *H. cf. xkrischae* kombinieren Merkmale des Parlatorei- und Petzense-Basiskaryotyps, was u.a. am gemeinsamen Vorkommen der Markerchromosomen MCset und MCpar I bzw. MCpar IV erkennbar wird (siehe Abb. 94).

5. Convolutum-Basiskaryotyp: Die drei untersuchten Herkünfte von *H. convolutum* zeigen einige intraspezifische Karyotypunterschiede (Abb. 11-13). Sie sind jedoch durch

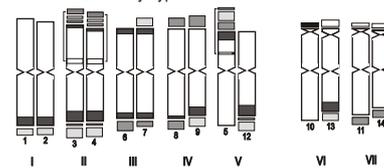
Abb. 78. Basiskaryotypen von *Helictotrichon* subgg. *Helictotrichon*, *Tricholemma* und *Pubavenastrum*.

subg. *Helictotrichon*

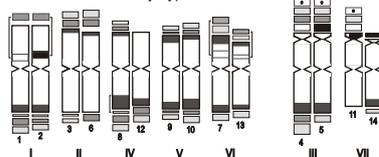
Desertorum-Basiskaryotyp



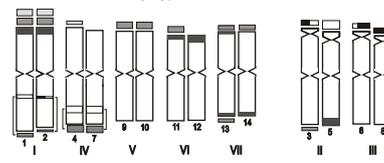
Petzense-Basiskaryotyp



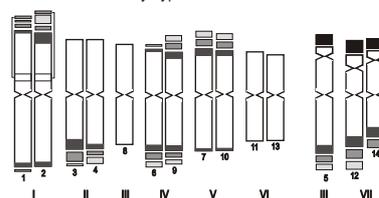
Sedenense-Basiskaryotyp



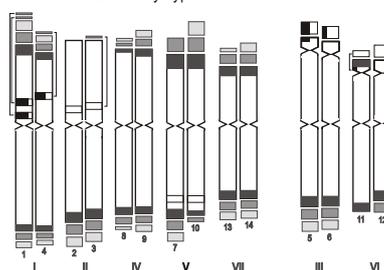
Parlatorei-Basiskaryotyp



Setaceum-Basiskaryotyp

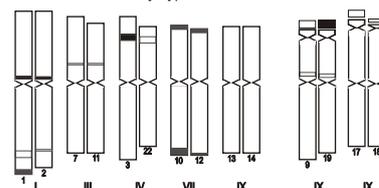


Convolutum-Basiskaryotyp



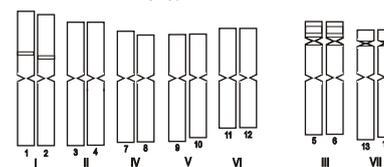
subg. *Tricholemma*

Jahandiezii-Basiskaryotyp



subg. *Pubavenastrum*

Pubescens-Basiskaryotyp



□ 45S □ CMA ■ DAPI □ 5S □ CON1 ■ CON2 □ DAPI nach FISH

5µm

metazentrische Chromosomen gekennzeichnet, von denen jeweils vier Satellitenchromosomen sind. In charakteristischer Weise kommen sehr ausgedehnte Bänder der Satelliten-DNAs CON1 und CON2 sowie DAPI-Bänder an den meisten Chromosomenenden vor. Die Karyotypmerkmale sowie das DAPI-Bänderungsmuster stimmen dabei mit *H. sarracenorum* (v.a. Herkunft Rö 7316) weitgehend überein. Weitere Übereinstimmungen bestehen zu Einzelchromosomen von *H. setaceum* und *H. sedenense*.

6. Desertorum-Basiskaryotyp: Der Basiskaryotyp von *H. desertorum* besitzt metazentrische Chromosomen, davon vier Satellitenchromosomen. Zwei 5S rDNA-Bänder liegen interkalar in den größten Chromosomen, die zugleich die Satelliten-DNA CON2 enthalten (MCdes). Weitere Bänder der Satelliten-DNA CON2 liegen subtelerisch an 13 Positionen. DAPI-Bänder und die Satelliten-DNA CON1 kommen nicht vor.

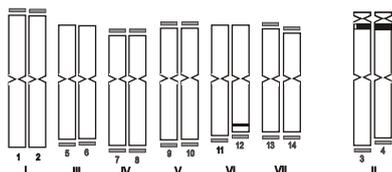
7. Jahandiezii-Basiskaryotyp: Der Basiskaryotyp von *H. jahandiezii* lässt sich aus dem tetraploiden Chromosomensatz dieser Art (Abb. 18) problemlos ableiten. Er besteht aus metazentrischen Chromosomen, davon vier Satellitenchromosomen. In den Nicht-Satellitenchromosomen kommen insgesamt vier interkalare 5S rDNA-Bänder, vier zentromer-nahe Chromomycin-Bänder sowie zwei interkalare 45S rDNA-Bänder vor. Die einzelnen Paare sind aufgrund von Lage und Ausdehnung der DAPI-Bänder sehr heteromorph. Eine weitere Population von *H. jahandiezii* (Rö 10304) besitzt keine DAPI-Bänder (ohne Abb.).

8. Pubescens-Basiskaryotyp: Der Basiskaryotyp von *H. pubescens* ist durch metazentrische Chromosomen, vier Satellitenchromosomen, sehr große Satelliten, zwei Satellitenchromosomen mit 5S rDNA-Bändern in den Satelliten (MSCpub), zwei weitere 5S rDNA-Bänder interkalar in den größten Chromosomen des Satzes (MCpub), das Fehlen der

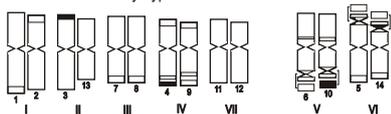
CHROMOSOMENSÄTZE UND BASISKARYOTYPEN

Abb. 79. Basiskaryotypen von *Helictotrichon* subg. *Pratavenastrum*.subg. *Pratavenastrum*

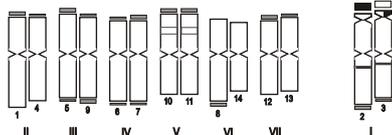
Bromoides-Basiskaryotyp



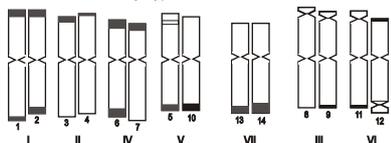
Versicolor-Basiskaryotyp



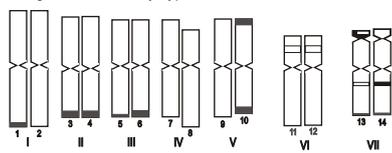
Albinerve-Basiskaryotyp



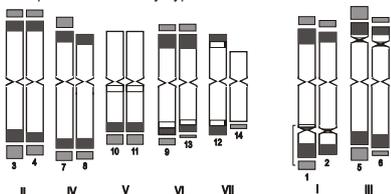
Aetolicum-Basiskaryotyp



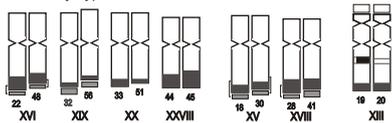
Marginatum-Basiskaryotyp



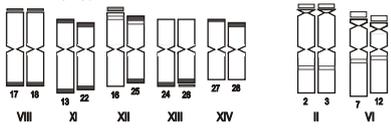
Compressum-Basiskaryotyp



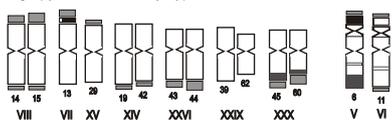
Basiskaryotyp II



Basiskaryotyp I



Agropyroides-Basiskaryotyp



□ 4S □ CMA ■ DAPI □ 5S ■ COM2

5 µm

hier getesteten Satelliten-DNAs sowie von DAPI-positivem Heterochromatin gekennzeichnet.

9. Bromoides-Basiskaryotyp: Der Basiskaryotyp von *H. bromoides* (Abb. 79) besitzt metazentrische Chromosomen, von denen aber nur zwei Satellitenchromosomen sind. Von den drei 5S rDNA-Bändern liegen zwei unmittelbar proximal der NOR (MSCbro). Insgesamt 20 schmale Bänder der Satelliten-DNA COM2 kommen im subtelerischen Bereich der Chromosomen vor. Intraspezifische Karyotypvarianten von *H. bromoides* subsp. *bromoides* unterscheiden sich maßgeblich in der Symmetrie der Chromosomen (Abb. 20, 21).

10. Albinerve-Basiskaryotyp: Die Chromosomensätze von *H. leve* und *H. albinerve* entsprechen einander (Abb. 31, 32) und werden daher im Folgenden als Albinerve-Basiskaryotyp behandelt (Tabelle 4; Abb. 79). Er ist durch metazentri-

sche Chromosomen, davon wiederum nur zwei Satellitenchromosomen charakterisiert. Zwei der vier 5S rDNA-Bänder kommen in den Satellitenchromosomen in den Armen ohne Satellit vor (MSCalb). Die zwei anderen liegen interkalar in Nicht-Satellitenchromosomen (MCalb). Mehrheitlich besitzen die Chromosomenenden schmale Bänder der Satelliten-DNA COM2.

11. Marginatum-Basiskaryotyp: Der Basiskaryotyp von *H. marginatum* mit 12 metazentrischen und zwei submetazentrischen Chromosomen besitzt ebenfalls nur zwei Satellitenchromosomen. Diese enthalten zwei der vier 5S rDNA-Bänder in den Armen ohne Satellit, die zugleich subtelerische DAPI-Bänder aufweisen (MSCmar). Die anderen liegen im kurzen Arm zweier submetazentrischer Chromosomen (MCmar). Sechs Nicht-Satellitenchromosomen enthalten subtelerische DAPI-Bänder, eines davon zeigt sie in beiden Armen.

12. Compressum-Basiskaryotyp: Der Basiskaryotyp von *H. compressum* enthält unter den durchweg metazentrischen Chromosomen vier Chromosomen mit sehr großen Satelliten. Die Mehrheit der Chromosomenenden, einschließlich der Satelliten, enthält ausgedehnte DAPI-Bänder, in denen zumeist die Satelliten-DNA COM2 liegt. Sechs Bänder der 5S rDNA liegen ausschließlich in Nicht-Satellitenchromosomen. Zwei befinden sich in einem Paar jeweils zentromernah (MCcom V), zwei in einem Paar jeweils proximal des DAPI-Bandes (MCcom VI), die beiden übrigen in beiden Armen nur eines Chromosoms jeweils proximal des DAPI-Bandes (MCcom 12).

13. Aetolicum-Basiskaryotyp: Der Basiskaryotyp von *H. aetolicum* besitzt vier Satellitenchromosomen. Zwei Nicht-Satellitenchromosomen sind submetazentrisch. Sie enthalten in den langen Armen breite DAPI-Bänder. Insgesamt enthalten neun Chromosomen ausgedehnte subtelerische DAPI-Bänder, drei davon in beiden Armen. Chromosomenpaare mit 5S rDNA-Bändern zeigen deutliche Polymorphismen bezüglich der DAPI-Bänder (Abb. 79; siehe Kap. 4.2.6).

14. Versicolor-Basiskaryotyp: Den Basiskaryotyp von *H. versicolor* kennzeichnen metazentrische Chromosomen, darunter vier Satellitenchromosomen sowie vier Chromosomen mit 5S rDNA-Bändern. Zwei 5S rDNA-Bänder liegen in einem Satellitenchromosomenpaar (MSCver) jeweils im Arm ohne Satellit, die zwei anderen liegen in den Nicht-Satellitenchromosomen. Einzigartig ist das Vorkommen zahlreicher subtelerischer Chromomycin-Bänder außerhalb der NORs. Davon liegen neun in Nicht-Satellitenchromosomen, zwei in Satellitenchromosomen.

Drei weitere Basiskaryotypen sind nur in polyploiden Taxa enthalten und kommen in keinem der untersuchten diploiden Taxa von *Helictotrichon* vor. Diese aus Polyploiden rekonstruierten Basiskaryotypen kommen im subg. *Pratavenastrum* vor.

15. Basiskaryotyp I: Dieser Basiskaryotyp (Abb. 79) wurde aus dem Chromosomensatz von *H. cincinnatum* (Abb. 22) rekonstruiert. Er besitzt metazentrische Chromosomen, davon vier Satellitenchromosomen. Diese enthalten vier der sechs 5S rDNA-Bänder in den Armen ohne Satellit. Die anderen beiden liegen in Nicht-Satellitenchromosomen. Neun Chromosomen besitzen DAPI-Bänder entweder im langen oder im kurzen Arm, drei davon in beiden Armen.

16. Basiskaryotyp II: Dieser Basiskaryotyp kommt in *H. gervaisii*, *H. hackelii*, *H. pruinatum*, *H. praeustum*, *H. pratense* subsp. *pratense*, subsp. aff. *pratense*, subsp. *ibericum*, *H. pratense* s.l., *H. adsurgens*, *H. planiculme* und *H. lusitanicum* vor, die zu unterschiedlichen Verwandtschaftsgruppen innerhalb des subg. *Pratavenastrum* gerechnet werden (*H. bromoides*-, *H. marginatum*-, *H. blaii*- und *H. adsurgens*-Gruppe). Diese Taxa zeichnen sich gleichzeitig z.T. durch

ungewöhnliche morphologisch-anatomische Merkmale aus (vgl. Kap. 3.1.4). Der Basiskaryotyp II besitzt stets zwei Satellitenchromosomen sowie in typischer Weise zwei, in wenigen Fällen drei oder nur eines an deutlich submetazentrischen Chromosomenpaaren (MCpoly). Mehrheitlich besitzen die Chromosomenenden der langen Arme ausgedehnte DAPI-Bänder. 5S rDNA-Bänder liegen häufig in den Satellitenchromosomen in den Armen ohne Satellit. Sie können aber auch in Nicht-Satellitenchromosomen vorkommen.

17. Agropyroides-Basiskaryotyp: Dieser Karyotyp leitet sich aus dem Chromosomensatz von *H. agropyroides* ab (Abb. 28). Er besitzt zwei Satellitenchromosomen, die jeweils zwei 5S rDNA-Bänder aufweisen. Eines davon liegt proximal zur NOR, das andere liegt im Arm ohne Satellit. Diese Satellitenchromosomen enthalten zudem subtelerische DAPI-Bänder im Arm ohne Satellit (MSCagr). Intraspezifische Karyotypvarianten unterscheiden sich maßgeblich in der Anzahl vorkommender DAPI-Bänder (Abb. 27, 28).

4.5 Polyploidie

Artenstehung durch Chromosomenvermehrung und Hybridisierung wurde für zahlreiche Pflanzen, insbesondere bei Gräsern mehrfach beschrieben (vgl. dazu STEBBINS 1956, JOHNSON 1972, RAJHATHY & THOMAS 1974, GOTTSCHALK 1976). Angaben über die Häufigkeit von polyploiden Angiospermen reichen von 30% bis 80%, die meisten Schätzungen liegen bei 50% (vgl. SOLTIS & SOLTIS 2000). Für Arten mit großen, komplexen Genomen wird dabei angenommen, dass sie vielgestaltiger und adaptionsfähiger an neue Umweltbedingungen seien als solche mit einfachen Genomen (vgl. RAMSEY & SCHEMSKE 1998). Vielfach lassen sich innerhalb enger Verwandtschaftsgruppen Serien von diploiden, tetraploiden, hexaploiden und noch höher polyploiden „Chromosomenrassen“ oder Arten nachweisen, die von einer gemeinsamen Basiszahl ausgehen.

Bei Autopolyploiden wird derselbe Chromosomensatz vermehrt, bei Allopolyploiden stammen die Genome hingegen von zwei oder mehr Elterntaxa. Dabei erscheint Allopolyploidie das radikalere Ereignis zu sein, da die neu entstandene Form mit gleichzeitig zwei „genomic shocks“ konfrontiert wird: erstens der Hybridisierung, in deren Folge zwei unterschiedliche Genome durch einen Kern verbunden sind, und zweitens der Polyploidisierung, mit dem Resultat eines doppelten Genoms (MCCLINTOCK 1984). Als Antwort auf diese neuen Bedingungen reagieren die Genome der neu entstandenen Allopolyploiden aufgrund von intergenomischer Rekombination mit Reorganisation und Modifizierung der elterlichen Genome. Sie schließen strukturelle Veränderungen auf chromosomalen Niveau (KENTON et al. 1993, PASAKINSKENE et al. 1997), Differenzen in der Genexpression (SCHEID et al. 1996, COMAI et al. 2000, WENDEL 2000),

POLYPLOIDIE

Sequenz-Amplifikation, -Reorganisation (SONG et al. 1995, WENDEL et al. 1995) oder -Eliminierung ein (FELDMAN et al. 1997, KOTSERUBA et al. 2003, OZKAN et al. 2001, SHAKED et al. 2001, VOLKOV et al. 2001, KASHKUSH et al. 2002). Es wird angenommen, dass diese Veränderungen („chromosomal adjustment“) die Voraussetzung für eine erfolgreiche Etablierung der neu entstandenen Polyploiden bildet (u.a. SOLTIS & SOLTIS 1993, 2000; WENDEL 2000; OZKAN et al. 2001; KASHKUSH et al. 2002; RASKINA et al. 2002).

Mehrfach wurde nachgewiesen, dass nach Allopolyploidisierung repeats beider elterlichen rDNAs erhalten bleiben, z.B. in *Brassica* (DELSENY et al. 1990), wohingegen es bei anderen Allopolyploiden zu einem vollständigen Verlust einer der elterlichen rDNAs kommen kann, u.a. in *Nicotiana* (VOLKOV et al. 1999), *Aegilops* (BADAIEVA et al. 2002), *Triticum* (KASHKUSH et al. 2002), *Zingera* (KOTSERUBA et al. 2003).

Verlust bzw. Suppression der Aktivität von einer der elterlichen 45S rDNAs (NORs) bewirkt, dass die Anzahl der Satellitenchromosomen und aktiver NORs niedriger ist als aufgrund der Anzahl der im Zellkern kombinierten Genome zu erwarten wäre (vgl. *Hordeum*; LINDE-LAURSEN et al. 1992). Bei den durchgeführten Untersuchungen zeigte sich dies besonders deutlich bei den allopolyploiden Taxa *H. filifolium* subsp. *filifolium*, subsp. *arundanum* und *H. cantabricum* (subg. *Helictotrichon*; Abb. 14-16), aber auch bei Vertretern des subg. *Pratavenastrum* (u.a. *H. pruinosum*, *H. armeniacum*, *H. pratense* subsp. *pratense*, subsp. aff. *pratense*, *H. pratense* s.l., *H. adsurgens*, *H. planiculme*, *H. praeustum* und *H. lusitanicum*; Abb. 26, 37, 40-41, 48-53). Eine durchgängige Dominanz ribosomaler DNAs bestimmter Genome gegenüber anderen („nucleolar dominance“; vgl. PIKAARD 1999, siehe Kap. 4.2.2) lässt sich für die untersuchten Taxa nicht feststellen.

Einhergehend mit der Reduktion bzw. Suppression der ribosomalen Gene der NORs (45S rDNA) werden auch die Gene der 5S rDNA reduziert, wobei die Reduktion bzw. Inaktivierung der 45S rDNA-Gene offensichtlich primär stattfindet – gefolgt von der Reduktion oder Inaktivierung der 5S rDNA-Gene. So zeigen einige polyploide Arten (u.a. *H. pruinosum*, *H. adsurgens*, *H. planiculme*, *H. lusitanicum*; Abb. 26, 51-53) bereits nicht mehr ein Vielfaches der breiten 45S rDNA-Loci (aktive NORs) ihrer kombinierten Einzelgenome, während die Anzahl der 5S rDNA-Loci zahlenmäßig damit noch gut übereinstimmt. Dagegen besitzen andere polyploide Taxa eine bezüglich der Zahl der beteiligten Einzelgenome verminderte Anzahl von 5S rDNA-Loci, die sich der bereits reduzierten Zahl von NORs annähert (z.B. *H. pratense* subsp. *pratense*, subsp. aff. *pratense* und *H. pratense* s.l., *H. praeustum*; Abb. 40-41, 48-50). Reduktion bzw. Suppression der ribosomalen Gene tragen wahrscheinlich zur „Diploidisierung“ Polyploider bei.

Die meisten polyploiden Taxa der beiden Untergattungen *Helictotrichon* und *Pratavenastrum* sind durch Allopolyploidisierung aus genetisch unterschiedlichen Eltern ent-

standen (s.u.). Dieses Überwiegen Allopolyploider ist generell zu beobachten (vgl. RAMSEY & SCHEMSKE 1998). Es hängt nach allgemeiner Auffassung mit ihrer, gegenüber Diploiden und Autopolyploiden höheren genetischen Diversität zusammen (vgl. u.a. SOLTIS & SOLTIS 2000), wobei nach RAMSEY & SCHEMSKE (2002) Autopolyploide gegenüber Allopolyploiden nicht – wie häufig angenommen – durch eine geringere Fertilität gekennzeichnet sind. Für einige hier untersuchte Taxa lässt sich eine autopolyploide Entstehung deutlich erkennen (z.B. für 4x *H. sedenense* subsp. *gervaisii*, 6x *H. sempervirens*, 4x *H. jahandiezii*, 4x *H. albinerve*, 6x *H. cintranum*, 14x *H. blauii*, 18x *H. pratense* subsp. *amethysteum*, 12x *H. armeniacum*; s.u.). Mit Ausnahme von *H. armeniacum*, bei dessen Chromosomen die rDNA- und Satelliten-DNA-Sonden nicht getestet, sondern nur die differentiellen Färbungen durchgeführt werden konnten, enthalten die Chromosomensätze dieser Polyploiden ein Vielfaches der ribosomalen 45S rDNA-Loci (Anzahl der Satellitenchromosomen) und zumeist auch der 5S rDNA-Loci ihrer beteiligten Einzelgenome.

4.5.1 Karyotypstrukturen der Polyploiden von *Helictotrichon*

Einige Basiskaryotypen wurden ausschließlich in diploiden Taxa gefunden (*H. pubescens*, *H. desertorum*, *H. compressum*) und sind am Aufbau der umfangreichen Polyploidkomplexe der Gattung nicht beteiligt, wobei diese Taxa zu den weitestverbreiteten innerhalb der Gattung gehören (vgl. Kap. 3.1). Andere Basiskaryotypen kommen jedoch nicht nur in Diploiden, sondern mit unterschiedlicher Anzahl und in unterschiedlichen Kombinationen in polyploiden Taxa vor. Für die meisten Polyploiden kann die Genomzusammensetzung anhand der bekannten Basiskaryotypen Diploider rekonstruiert werden (siehe Tabelle 5). Lediglich für den Basiskaryotyp von *H. jahandiezii* sowie den drei Basiskaryotypen, die sich aus den Polyploiden des subg. *Pratavenastrum* ableiten lassen (Basiskaryotypen I, II und Agropyroides-Basiskaryotyp; vgl. Kap. 4.4), ist nicht bekannt, ob sie in diploiden Taxa vorkommen. Etliche Diploide sind jedoch – abgesehen von Chromosomenzählungen – bisher nicht detaillierter untersucht worden (u.a. *H. hookeri* subsp. *hookeri* und subsp. *schellianum*), und bei vielen weiteren Arten des subg. *Pratavenastrum* ist nicht einmal die Chromosomenzahl bekannt.

Bei einigen der hier untersuchten Polyploiden ergaben sich Abweichungen von den identifizierbaren beteiligten Basiskaryotypen/Genomen („chromosomal adjustment“). Da diese chromosomalen Veränderungen vermutlich erst nach der Polyploidisierung erfolgten, wurden daraus keine weiteren Basiskaryotypen rekonstruiert. Bei den Veränderungen handelt es sich hauptsächlich um Reduktion oder Suppression der NOR-Aktivität (u.a. *H. filifolium*, *H. cantabricum*, *H. gervaisii* subsp. *gervaisii*, *H. armeniacum*, *H. pratense*

Tab. 5. Vorkommen und Häufigkeit der Basiskaryotypen in den Polyploiden von *Helictotrichon*.

Taxa und Ploidielevel	Basiskaryotypen und anteiliges Vorkommen	Taxa und Ploidielevel	Basiskaryotypen und anteiliges Vorkommen
subg. <i>Helictotrichon</i>		<i>H. blaiui</i> -Gruppe	
<i>H. sedenense</i> -Gruppe		14x <i>H. blaiui</i> subsp. <i>blaiui</i> (H 344b)	Marginatum (7fach)
4x <i>H. sedenense</i> subsp. <i>gervaisii</i> (Rö 10588)	Sedenense (2fach)	18x <i>H. pratense</i> subsp. <i>pratense</i> (Rö 10207)	Albinerve (3fach)
<i>H. parlatoarei</i> -Gruppe			Basiskaryotyp II (6fach)
6x <i>H. sempervirens</i> (BGL)	Parlatoarei (3fach)	14x <i>H. pratense</i> subsp. aff. <i>pratense</i> (Rö 3998)	Albinerve (4fach)
<i>H. convolutum</i> -Gruppe			Basiskaryotyp II (3fach)
13x <i>H. filifolium</i> subsp. <i>filifolium</i> (Rö 3026)	Parlatoarei (2fach)	18x <i>H. pratense</i> s.l. (Rö 10633)	Albinerve (8,5fach)
	Convolutum (4,5fach)		Basiskaryotyp II (1fach)
10x <i>H. filifolium</i> subsp. <i>arundanum</i> (Rö 10271)	Parlatoarei (1fach)	15x <i>H. pratense</i> subsp. <i>ibericum</i> (Rö 10568)	Albinerve (2fach)
	Convolutum (4fach)		Basiskaryotyp II (2fach)
12x <i>H. cantabricum</i> (Rö 10570)	Parlatoarei (5fach)	15x <i>H. pratense</i> subsp. <i>ibericum</i> (Rö 3814)	Marginatum (3fach)
	Convolutum (1fach)		Albinerve (2fach)
subg. <i>Tricholemma</i>			Basiskaryotyp II (1fach)
4x <i>H. jahandiezii</i> (Rö 10297)	Jahandiezii (2fach)	14x <i>H. pratense</i> subsp. <i>ibericum</i> (Rö 3774)	Marginatum (4,5fach)
subg. <i>Pratavenastrum</i>			Albinerve (3fach)
<i>H. bromoides</i> -Gruppe			Basiskaryotyp II (2fach)
4x <i>H. cincinnatum</i> (W 31)	Bromoides (1fach)		Marginatum (2,5fach)
	Basiskaryotyp I (1fach)	18x <i>H. pratense</i> subsp. <i>amethysteum</i> (Rö 3990)	Albinerve (9fach)
8x <i>H. gervaisii</i> subsp. <i>gervaisii</i> (Rö 3418)	Basiskaryotyp II (4fach)	18x <i>H. pratense</i> subsp. <i>amethysteum</i> (Rö 4013)	Albinerve (9fach)
4x <i>H. gervaisii</i> subsp. <i>arundanum</i> (W 71)	Bromoides (1fach)	18x <i>H. pratense</i> subsp. <i>amethysteum</i> (Rö 4015)	Albinerve (6,5fach)
	Basiskaryotyp II (1fach)		Marginatum (3fach)
6x <i>H. gervaisii</i> subsp. <i>arundanum</i> (Rö 10271)	Bromoides (1fach)	18x <i>H. praeustum</i> subsp. <i>praeustum</i> (Rö 10232)	Albinerve (4fach)
	Basiskaryotyp II (2fach)		Basiskaryotyp II (5fach)
15x <i>H. pruinosum</i> (Rö 10318)	Albinerve (3fach)	16x <i>H. praeustum</i> subsp. <i>praeustum</i> (W 10)	Albinerve (4fach)
	Basiskaryotyp II (4,5fach)		Basiskaryotyp II (4fach)
10x <i>H. agropyroides</i> (W 20)	Agropyroides (5fach)	<i>H. adsurgens</i> -Gruppe	
10x <i>H. agropyroides</i> (Rö 10698)	Agropyroides (5fach)	18x <i>H. adsurgens</i> subsp. <i>adsurgens</i> (Rö 9575)	Albinerve (3fach)
<i>H. marginatum</i> -Gruppe			Basiskaryotyp II (4fach)
6x <i>H. cintranum</i> (Rö 9525)	Marginatum (3fach)		Marginatum (2fach)
6x <i>H. hackelii</i> (Rö 3521)	Albinerve (1fach)	18x <i>H. planiculme</i> (H 401)	Albinerve (4fach)
	Basiskaryotyp II (2fach)		Basiskaryotyp II (4fach)
<i>H. aetolicum</i> -Gruppe			Marginatum (1fach)
12x <i>H. armeniacum</i> (H 471)	Aetolicum (6fach)	Incertae sedis	
		20x <i>H. lusitanicum</i> (Rö 3710)	Albinerve (7fach)
			Basiskaryotyp II (1fach)
			Versicolor (2fach)

subsp. *pratense*), vergleichbar den polyploiden Arten von *Avena* (GUPTA et al. 1992). Daneben gibt es eine Heterochromatinzunahme, wie sie beispielsweise im Chromosomensatz der Herkunft Rö 10698 von *H. agropyroides* gegenüber der Herkunft W 20 gefunden wurde (Abb. 27, 28). Zusätzlich wurden häufig Translokationen zwischen Chromosomen gefunden, z.B. der Bereich der 5S rDNA-Loci zwischen den Chromosomen 33 und 86 von *H. blaiui* subsp. *blaiui* (Abb. 39). Polyploide Taxa sind gegenüber den diploiden – neben der im Allgemeinen bekannten geringeren mittleren Chromosomengröße – zudem stets durch stärkere Längenvarianzen der Chromosomen gekennzeichnet. Demgegenüber stimmen die Symmetrieverhältnisse in den Genomen der Autopolyploiden noch weitgehend mit denen der Diploiden überein. So zeigt beispielsweise die im Folgenden beschriebene 4x *H. sedenense* subsp. *gervaisii* gegenüber der 2x subsp. *sedense* – bei annähernd gleichen Symme-

trieverhältnissen – stärkere Varianzen der Chromosomenlängen.

subg. *Helictotrichon*, *H. sedenense*-Gruppe: Der tetraploide Chromosomensatz dieses in den Zentral- bis Ostpyrenäen endemischen *H. sedenense* subsp. *gervaisii* (Abb. 2) besitzt acht Satellitenchromosomen, 5S rDNA-Bänder interkalar in den kurzen Armen von acht Nicht-Satellitenchromosomen (MCsed I, MCsed VI) und schmale 45S rDNA-Bänder außerhalb der NORs. Das zeigt zusammen mit dem charakteristischen DAPI-Bänderungsmuster, dass dieser Satz durch Verdoppelung des Sedenense-Basiskaryotyps, also durch Autopolyploidisierung entstanden ist (Tabelle 5; Abb. 80).

***H. parlatoarei*-Gruppe:** Der hexaploide Chromosomensatz des endemisch südwest-alpinen Art *H. sempervirens* (Abb. 9) geht ebenfalls auf Autopolyploidie zurück (Abb. 80). Hier

POLYPLOIDIE

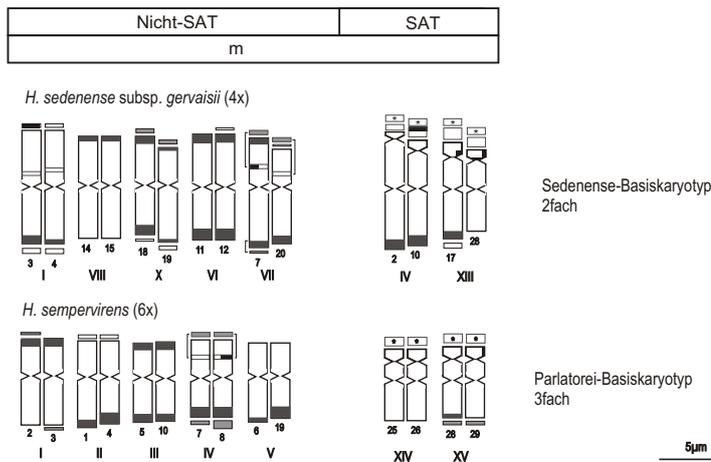


Abb. 80. Zusammensetzung der polyploiden Chromosomensätze von *H. sedenense* subsp. *gervaisii* (Abb. 2) und *H. sempervirens* (Abb. 9) aus bekannten Basiskaryotypen (Abb. 78).

wurde der Parlatoarei-Basiskaryotyp vervielfacht, wobei jedoch nicht alle NORs erhalten geblieben sind. Wird der Karyotyp von *H. sempervirens* zu drei diploiden Sätzen mit 14 Chromosomen aufgeteilt, enthält jeder von ihnen vier (bzw. durch Reduktion drei) Satellitenchromosomen, von denen eines jeweils ein DAPI-Band im Arm ohne Satellit besitzt, während die anderen an dieser Stelle keine Bänder haben. Des Weiteren kommt in jedem dieser Sätze ein Paar mit 5S rDNA-Bändern im kurzen Arm vor, das zugleich ein subtelerisches DAPI-Band im Arm ohne 5S rDNA enthält (MCpar I). Alle weiteren Nicht-Satellitenchromosomen enthalten auch subtelerische DAPI-Bänder. Diese liegen jeweils in einem Paar in beiden Armen, in zwei Paaren nur in den langen Armen und in einem Paar nur in den kurzen Armen. Jeder dieser Sätze entspricht weitgehend dem Karyotyp von *H. parlatoarei*, insbesondere der südalen Herkunft vom M. Baldo (Abb. 94).

***H. convolutum*-Gruppe:** Von den polyploiden Vertretern der mediterran verbreiteten *H. convolutum*-Gruppe besitzen die Chromosomensätze des 13x *H. filifolium* subsp. *filifolium*, des 10x subsp. *arundanum* und des 12x *H. cantabricum* – vergleichbar *H. sempervirens* – eine verminderte Anzahl der Satellitenchromosomen und 5S rDNA-Bänder pro theoretisch diploiden Satz mit 14 Chromosomen. Sie enthalten stets weniger als das Vielfache von vier Loci der 45S rDNA sowie der 5S rDNA, was die diploiden Taxa der Untergattung *Helictotrichon* kennzeichnet (z.B. *H. sarracenorum*, *H. convolutum*).

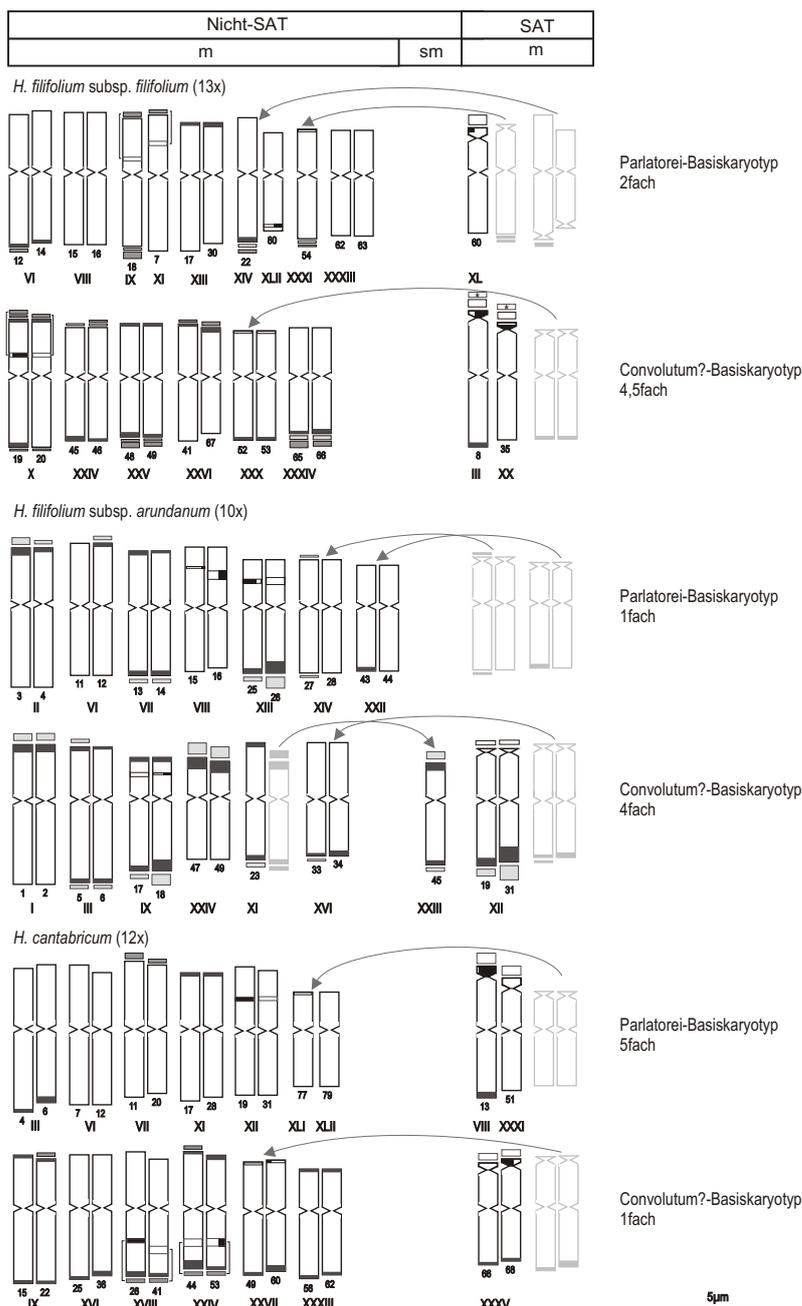
Das Bänderungsmuster der Satelliten-DNA CON1 und CON2 sowie von DAPI-positivem Heterochromatin, insbesondere in den 5S rDNA-enthaltenden Chromosomen, weist darauf, dass der Karyotyp von *H. filifolium* subsp. *filifolium* zwei Parlatoarei-Basiskaryotypen enthält (Abb. 81). Verdeutlicht wird dies durch das Vorkommen von zwei Paaren (IX und XI, Abb. 14), die den Markerchromosomen MCpar IV von *H. parlatoarei* entsprechen. Für die übrigen Chromosomen der subsp. *filifolium* lässt sich nicht eindeutig feststellen, ob sie auf den Convolutum- oder Setaceum-Basiskaryotyp zurückgehen (siehe Kap. 4.6.3).

Im 10x Chromosomensatz von *H. filifolium* subsp. *arundanum* kommen zwei 5S rDNA-enthaltende Paare vor (VIII und XIII; Abb. 15), die wiederum den Markerchromosomen MCpar IV und MCpar I von *H. parlatoarei* sehr ähnlich sind. Bei vier weiteren Paaren mit 5S rDNA lässt sich wie im Falle der subsp. *filifolium* nicht feststellen, ob sie von einem Convolutum- oder Setaceum-Basiskaryotyp stammen. Wird auch das übrige Bänderungsmuster berücksichtigt, lässt sich der 10x-Satz von *H. filifolium* subsp. *arundanum* aus einem Parlatoarei-Basiskaryotyp und vier entweder Convolutum- oder Setaceum-Basiskaryotypen ableiten (Abb. 81).

Im Chromosomensatz von *H. cantabricum* (Abb. 16) kommen im Gegensatz zu den beiden Unterarten von *H. filifolium* mehrheitlich Parlatoarei-Basiskaryotypen vor. Dies zeigt sich zum einen in einer geringeren Anzahl der DAPI-Bänder pro hypothetisch diploidem Satz, was für den Parlatoarei-Basiskaryotyp charakteristisch ist, zum anderen kommen darin vier 5S rDNA-enthaltende Chromosomenpaare ohne weitere Bänder (Paare XII, XVII, XX und XXVI) sowie ein 5S rDNA-enthaltendes Chromosomenpaar mit jeweils einem DAPI-Band vor (Paar XXVIII), die den Markerchromosomen MCpar IV bzw. MCpar I des Parlatoarei-Basiskaryotyps gleichen. Bei zwei weiteren 5S rDNA-enthaltenden Paaren lässt sich wiederum nicht entscheiden, ob sie dem Convolutum- oder dem Setaceum-Basiskaryotyp entsprechen. Somit setzt sich der Satz von *H. cantabricum* aus fünf Parlatoarei- und einem Convolutum- oder Setaceum-Basiskaryotyp zusammen (Abb. 81).

subg. *Tricholemma*: Das Vorkommen von jeweils acht Satellitenchromosomen mit relativ kleinen Satelliten, einheitlich breiten 5S rDNA-Bändern, zentromernahen Chromomycin-Bändern sowie von vier schmalen interkalaren 45S rDNA-Bändern in Nicht-Satellitenchromosomen spricht dafür, dass der tetraploide Satz der endemisch nordafrikanischen Art *H. jahandiezii* (Abb. 18) durch Autopolyploidisierung des Jahandiezii-Basiskaryotyps entstanden ist (Abb. 78), der in den sonstigen Untergattungen nicht anzutreffen ist.

Abb. 81. Zusammensetzung der polyploiden Chromosomensätze von *H. filifolium* subsp. *filifolium*, subsp. *arundanum* und *H. cantabricum* (Abb. 14-16) aus bekannten Basiskaryotypen (Abb. 78). Grau dargestellte Chromosomen treten in den Chromosomensätzen der polyploiden Taxa in veränderter Form auf (schwarz).



subg. *Pratavenastrum*, *H. bromoides*-Gruppe: Im tetraploiden Chromosomensatz der in den südlichen zentralen Mediterrangebiet verbreiteten Art, *H. cincinnatum* (Abb. 22), kommen zwei unterschiedliche Basiskaryotypen vor. Der Satz enthält insgesamt drei Paare mit Satellitenchromosomen. In einem davon (IX) liegt jeweils ein 5S rDNA-Band proximal zur NOR, ein typisches Merkmal der Marker-Satellitenchromosomen des Bromoides-Basiskaryotyp (MSCbro, Kap. 4.3.1), der insgesamt auch zwei Satellitenchromosomen besitzt. Weitere zwölf Chromosomen der Paare I, III, IV, V, VII und X enthalten nur sehr schmale oder gar keine COM2- bzw. DAPI-Bänder. Das Chromosom 6 besitzt ein schmales 5S rDNA-Band nahe dem Telomer.

Dementsprechend enthält der Chromosomensatz von *H. cincinnatum* einen Bromoides-Basiskaryotyp, zusammen mit einem davon abweichenden Basiskaryotyp, der vier Satellitenchromosomen besitzt. In diesem Basiskaryotyp weist jedes Satellitenchromosom 5S rDNA in den Armen ohne Satellit auf, was ansonsten für Arten mit Marginatum- oder Albinerve-Basiskaryotypen charakteristisch ist (Abb. 79). Da dieser Chromosomensatz keinem der hier untersuchten diploiden Taxa eindeutig entsprach, wurde er als „Basiskaryotyp I“ bezeichnet. Er kommt in *H. cincinnatum* offenbar gemeinsam mit dem Basiskaryotyp von *H. bromoides* vor (Abb. 82).

Obwohl die Satellitenchromosomen des hexaploiden *H. gervaisii* subsp. *arundanum* keine 5S rDNA-Loci proximal zur NOR aufweisen (Abb. 25) ist aufgrund des Bänderungsmusters von 14 Chromosomen eine Beteiligung des Bromoides-Basiskaryotyps bei der Entstehung von *H. gervaisii* subsp. *arundanum* dennoch sehr wahrscheinlich. Auch in dieser Herkunft kommen – abweichend vom Bromoides-Basiskaryotyp – submetazentrische Nicht-Satellitenchromosomen vor (Paare VIII und XVI). Die übrigen Chromosomen gehören zum Basiskaryotyp II, der in dieser hexaploiden „Chromosomenrasse“ der subsp. *arundanum* damit gleich doppelt vertreten ist (Abb. 82). Sie besitzen die typischen zwei Paare submetazentrischer Chromosomen mit breiten subtelerischen DAPI-Bändern im langen Arm (MCpoly) und in allen Chromosomen zumindest in einem Arm DAPI-Bänder.

Der 8x Chromosomensatz von *H. gervaisii* subsp. *gervaisii* geht ausschließlich auf diesen Basiskaryotyp II zurück, während der Bromoides-Basiskaryotyp fehlt (Abb. 82). Die zahlreichen submetazentrischen Chromosomen mit breiten DAPI-Bändern in den langen Armen verteilen sich auf die vier Sätze dieses Basiskaryotyps in der Weise, dass in drei von ihnen sogar drei dieser Paare (MCpoly) vorkommen.

In dem 15x Chromosomensatz der südlichstverbreiteten Art der *H. bromoides*-Gruppe, *H. pruinosum* (Abb. 26) kommen zwei unterschiedliche Basiskaryotypen kombiniert vor, wobei der Bromoides-Basiskaryotyp wiederum nicht vertreten ist. Aufgrund des Fehlens von DAPI-Bändern in einer entsprechenden Anzahl von Chromosomen und der Lage von 5S rDNA-Bändern in den Satellitenchromosomen im Arm ohne Satellit (MSCalb bzw. MCSlev) zeigt sich ein Vorkommen von typischen Albinerve-Basiskaryotypen (aus der *H. marginatum*-Gruppe; Abb. 85), die in dieser Art dreifach vorhanden sind. Die weiteren neun haploiden Sätze gehen auf eine 4,5fache Beteiligung des Basiskaryotyps II im Genom von *H. pruinosum* zurück, wobei abgesehen von breiten DAPI-Bändern in allen Chromosomen wiederum das Auftreten der charakteristischen submetazentrischen Chromosomenpaare mit breiten DAPI-Bändern in den langen Armen festzustellen ist (MCpoly; Kap. 4.3.2).

Die 10x Chromosomensätze der beiden untersuchten Herkünfte der ostmediterranen Art *H. agropyroides* (Kreta, Peloponnes) besitzen in der Mehrzahl ihrer jeweils zehn Satellitenchromosomen gleichzeitig zwei 5S rDNA-Bänder (MSCagr). Eines davon liegt proximal zur NOR, wie es für den Bromoides-Karyotyp charakteristisch ist. Das andere liegt im Arm ohne Satellit, was den Marginatum- oder Albinerve-Karyotyp kennzeichnet. Satellitenchromosomen mit zugleich beiden Bändern beschränken sich – abgesehen von seltenen Ausnahmen bei einzelnen Chromosomen (vgl. Paar XIII von *H. gervaisii* subsp. *gervaisii*; Abb. 23) – auf *H. agropyroides*. Die Chromosomensätze beider Herkünfte entstanden durch Autopolyploidisierung von Chromosomensätzen, die hier als Agropyroides-Basiskaryotyp bezeichnet werden. Die peloponnesische Herkunft (Rö 10698; Abb. 27)

unterscheidet sich dabei gegenüber der Herkunft aus Kreta (W 20; Abb. 28) durch eine höhere Anzahl von DAPI-Bändern sowie durch eine etwas stärkere Asymmetrie der Chromosomen, die auf das Auftreten von insgesamt zehn submetazentrischen Chromosomen zurückzuführen ist. Möglicherweise wären hierbei sogar zwei „Varianten“ des Agropyroides-Basiskaryotyps zu unterscheiden, denen die ungewöhnliche Struktur der Satellitenchromosomen jedoch gemeinsam wäre (Abb. 84; siehe Kap. 4.6.3).

***H. marginatum*-Gruppe:** Die Chromosomen des tetraploiden Chromosomensatzes von *H. albinerve* (Abb. 33) entsprechen einem duplizierten Albinerve-Basiskaryotyp, sowohl hinsichtlich der Markerchromosomen (MSCalb/MSClev, MCalb/MClev), der Verteilung der Satelliten-DNA-Bänder als auch bezüglich des Fehlens von DAPI-Bändern, so dass von Autopolyploidie auszugehen ist (Abb. 83).

Der hexaploide Chromosomensatz von *H. cintranum* (Abb. 34) ist wahrscheinlich ebenfalls durch Autopolyploidisierung entstanden. Das Vorkommen der Marker-Satellitenchromosomen MSCmar zusammen mit submetazentrischen Nicht-Satellitenchromosomen und DAPI-Bändern in 19 Nicht-Satellitenchromosomen sprechen dafür, dass dieser Satz durch Verdreifachung des Marginatum-Basiskaryotyps hervorgegangen ist (Abb. 84).

Im hexaploiden Chromosomensatz von *H. hackelii* (Abb. 35) sind zwei unterschiedliche Basiskaryotypen kombiniert, so dass Allopolyploidie vorliegt. Einer von ihnen entspricht dem Albinerve-Basiskaryotyp und liegt in einfacher Anzahl vor. Dieser ist durch ein Paar Satellitenchromosomen, Fehlen von DAPI-Bändern jedoch durch das Vorkommen von Satelliten-DNA-Bändern gekennzeichnet. In doppelter Anzahl ist hingegen der Basiskaryotyp II im Genom von *H. hackelii* repräsentiert, der durch jeweils zwei submetazentrische Nicht-Satellitenchromosomen mit breiten subtelerischen DAPI-Bändern im langen Arm (MCpoly) gekennzeichnet ist (Abb. 85). Die Satellitenchromosomen dieser Basiskaryotypen II besitzen 5S rDNA in den Armen ohne Satellit. In jedem seiner Chromosomen kommen subtelerische DAPI-Bänder vor.

***H. aetolicum*-Gruppe:** Das DAPI-Bänderungsmuster des 12x Chromosomensatzes von *H. armeniacum* (Abb. 37), das Vorkommen von zehn submetazentrischen Chromosomen mit DAPI-Bändern jeweils im langen Arm und von 12 Satellitenchromosomen lassen vermuten, dass dieser Satz durch Autopolyploidisierung entstanden ist (Abb. 84). Als konstituierende Chromosomensätze kommt am ehesten der Aetolicum-Basiskaryotyp mit einem entsprechenden Bänderungsmuster, einem submetazentrischen Nicht-Satellitenchromosomenpaar und metazentrischen Satellitenchromosomen in Frage (Abb. 36). Der 12x Chromosomensatz von *H. armeniacum* enthält allerdings nur genau die Hälfte der aufgrund des Aetolicum-Basiskaryotyps zu erwartenden Anzahl

POLYPLIIDIE

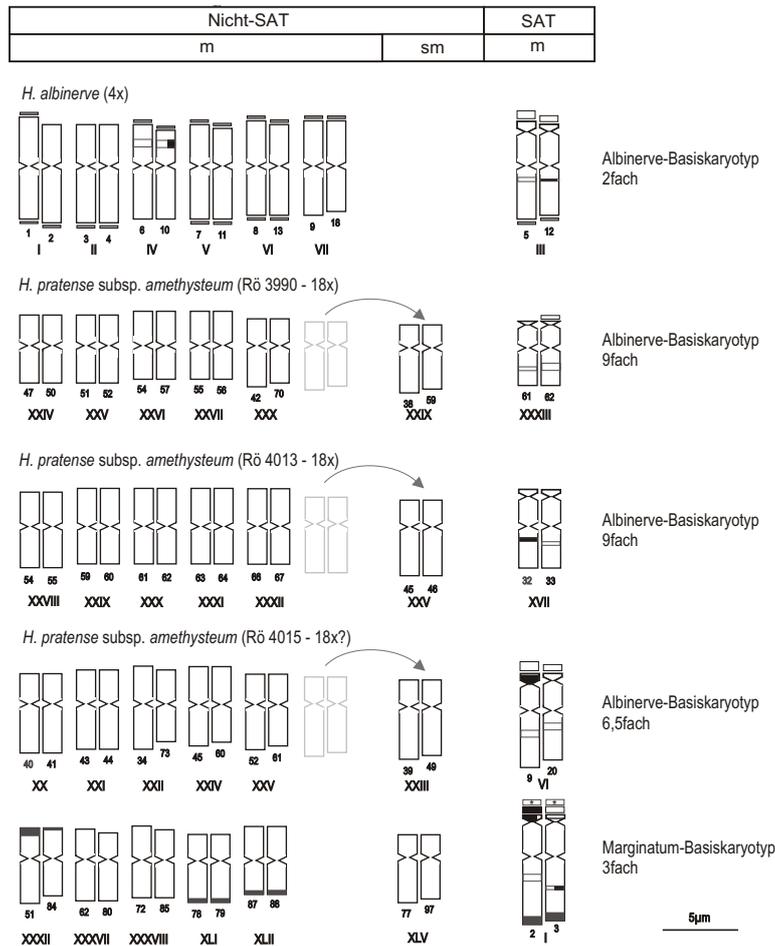


Abb. 83. Zusammensetzung der polyploiden Chromosomensätze von *H. albinerve* (Abb. 33) und dreier Herkünfte von *H. pratense* subsp. *amethysteum* (Abb. 45-47) aus bekannten Basiskaryotypen (Abb. 79). Grau dargestellte Chromosomen treten in den Chromosomensätzen von *H. pratense* subsp. *amethysteum* in morphologisch veränderter Form auf (schwarz).

von 24 Satellitenchromosomen. Entweder kam es bei *H. armeniacum* zu einer Reduktion bzw. Suppression von NORs in Form einer intraspezifischen “nucleolar dominance” in Polyploiden (siehe Kap. 4.2.2) – so wie in Abb. 84 angenommen – oder aber sein Chromosomensatz geht auf einen unbekanntem Basiskaryotyp zurück, der nur zwei anstelle von vier metazentrischen Satellitenchromosomen enthält, ansonsten aber dem Aetolicum-Basiskaryotyp gleicht. *In situ*-Hybridisierungen mit den DNA-Proben, die zur Klärung dieser Frage beitragen könnten, ließen sich bei *H. armeniacum* aus Mangel an Präparaten nicht durchführen.

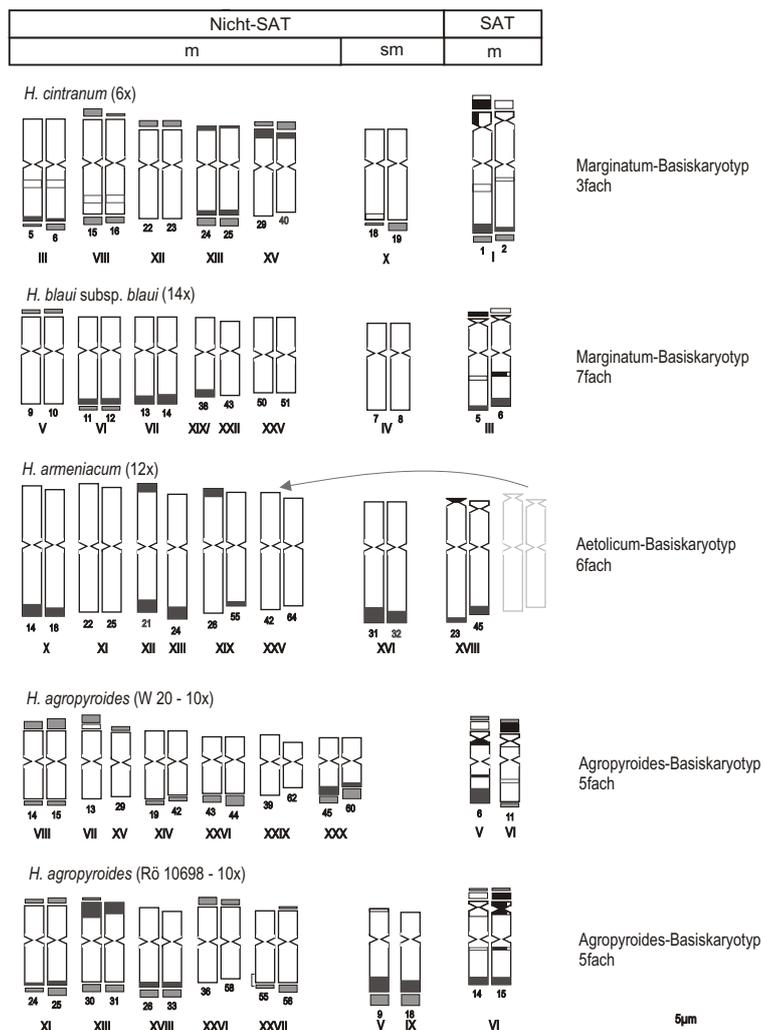
***H. blaii*-Gruppe:** Die Chromosomensätze der durchwegs hochpolyploiden *H. blaii*-Gruppe sind äußerst uneinheitlich zusammengesetzt. Autopolyploidie ist eher selten (*H. blaii*, z.T. *H. pratense* subsp. *amethysteum*). Allopolyploidie überwiegt bei weitem. In den Allopolyploiden, die mit $\geq 12x$ mehrere unterschiedliche Ploidiestufen umfassen, sind z.T. mehr als zwei unterschiedliche Basiskaryotypen/Genome in den Zellkernen vertreten und dies in zahlenmäßig zudem wechselnden Anteilen.

Der 14x Chromosomensatz des nordbalkanisch-montanen *H. blaii* subsp. *blaii* (Abb. 39) ist durch Autopolyploidie entstanden. Es lassen sich insgesamt sechs untereinander

vollständig übereinstimmende Sätze à 14 Chromosomen ermitteln, von denen jeder zwei Satellitenchromosomen mit 5S rDNA im Arm ohne Satellit sowie subtelerische DAPI-Bänder enthält, die den Markerchromosomen MSCmar des Marginatum-Basiskaryotyps (siehe Kap. 4.3.1) entsprechen. Desweiteren kommen – ebenfalls dem Marginatum-Basiskaryotyp entsprechend – je zwei submetazentrische Nicht-Satellitenchromosomen und drei metazentrische Nicht-Satellitenchromosomen mit subtelerischen DAPI-Bändern vor. Die anderen 14 Chromosomen (metazentrisch, ohne NORs, 5S rDNA- und DAPI-Bänder) des *H. blaii*-Chromosomensatzes sind aufgrund fehlender Marker weder dem Marginatum- noch einem anderen Basiskaryotyp schlüssig zuzuordnen. Vermutlich sind sie erst nach erfolgter Polyploidisierung unter Reduktion von NORs und 5S-rDNA-Loci aus einem Marginatum-Basiskaryotyp entstanden, so dass für *H. blaii* von autopolyploider Entstehung ausschließlich aus Marginatum-Basiskaryotypen auszugehen ist (Abb. 84).

Aufgrund des Bänderungsmusters der 126 Chromosomen des 18x-*H. pratense* subsp. *pratense* (Abb. 40) lässt sich schließen, dass dieser Chromosomensatz aus zwei unterschiedlichen Basiskaryotypen entstanden ist. Drei davon entsprechen aufgrund vorhandener Satelliten-DNA-, jedoch

Abb. 84. Zusammensetzung der autopolyploiden Chromosomensätze von *H. cintranum* (Abb. 34), *H. blaii* subsp. *blaii* (Abb. 39), *H. armeniacum* (Abb. 37) und zweier Herkünfte von *H. agropyroides* (Abb. 27, 28) aus bekannten Basiskaryotypen (Abb. 79). Grau dargestellte Chromosomen treten im Chromosomensatz von *H. armeniacum* in veränderter Form auf (schwarz).



fehlender DAPI-Bänder und der submetazentrischen Chromosomen weitgehend dem Albinerve-Basiskaryotyp, wobei jedoch eine Reduktion der NORs von insgesamt zwei Satellitenchromosomen-Paaren und von 5S rDNA-Bändern stattgefunden hat. Die übrigen Chromosomen entsprechen sehr eindeutig dem Basiskaryotyp II, der damit sechsfach in der subsp. *pratense* vertreten ist (Abb. 86). Jede dieser sechs Kopien enthält zwei charakteristische Paare von submetazentrischen Chromosomen mit breiten subtelerischen DAPI-Bändern (MCpoly). Des Weiteren kommen jeweils ein Paar Satellitenchromosomen mit 5S rDNA in den Armen ohne Satellit und subtelerischen DAPI-Bändern sowie vier Paare von metazentrischen Nicht-Satellitenchromosomen mit breiten subtelerischen DAPI-Bändern vor.

Im 14x Chromosomensatz von *H. pratense* subsp. aff. *pratense* (Abb. 41) kommen die gleichen Basiskaryotypen wie in *H. pratense* subsp. *pratense* vor, sind jedoch anteilmäßig anders repräsentiert (Abb. 86). Der Albinerve-Basiskaryotyp ist mit einer Anzahl von vier gegenüber nur drei Basiskaryotypen II vertreten. Während es bei *H. pratense* subsp. *pratense* zur Reduktion der NORs im dort anteils-

mäßig weniger stark vertretenen Albinerve-Basiskaryotyp kam, ist bei *H. pratense* subsp. aff. *pratense* hingegen eine Reduktion von NORs bei Chromosomen des hier anteilmäßig schwächer vertretenen Basiskaryotyps II eingetreten.

Der 19x Chromosomensatz von *H. pratense* s.l. (Abb. 48), einer *H. pratense* ähnlichen Herkunft vom Mt. Ventoux, enthält wiederum den Albinerve- sowie den Basiskaryotyp II (Abb. 86). Dabei besteht der Chromosomensatz überwiegend aus dem Albinerve-Basiskaryotyp, der 8,5fach vertreten ist und aus nur einem Basiskaryotyp II. Reduziert wurden hier die NORs von ca. vier dem Albinerve-Basiskaryotyp zugehörigen Satellitenchromosomen, während gleichzeitig die NORs der Satellitenchromosomen aus dem in einfacher Zahl vorhandenen Basiskaryotyp II erhalten geblieben sind. Allerdings sind vier Satellitenchromosomen atypisch gestaltet (Abb. 48), da sie im langen Arm die NORs, im kurzen die 5S rDNA und ein breites subtelerisches DAPI-Band aufweisen, was auf Chromosomenmutation durch perizentrische Inversion hindeutet.

Die drei untersuchten Herkünfte von *H. pratense* subsp. *ibericum* zeigen übereinstimmend, dass in ihren 14x-15x

POLYPLOIDIE

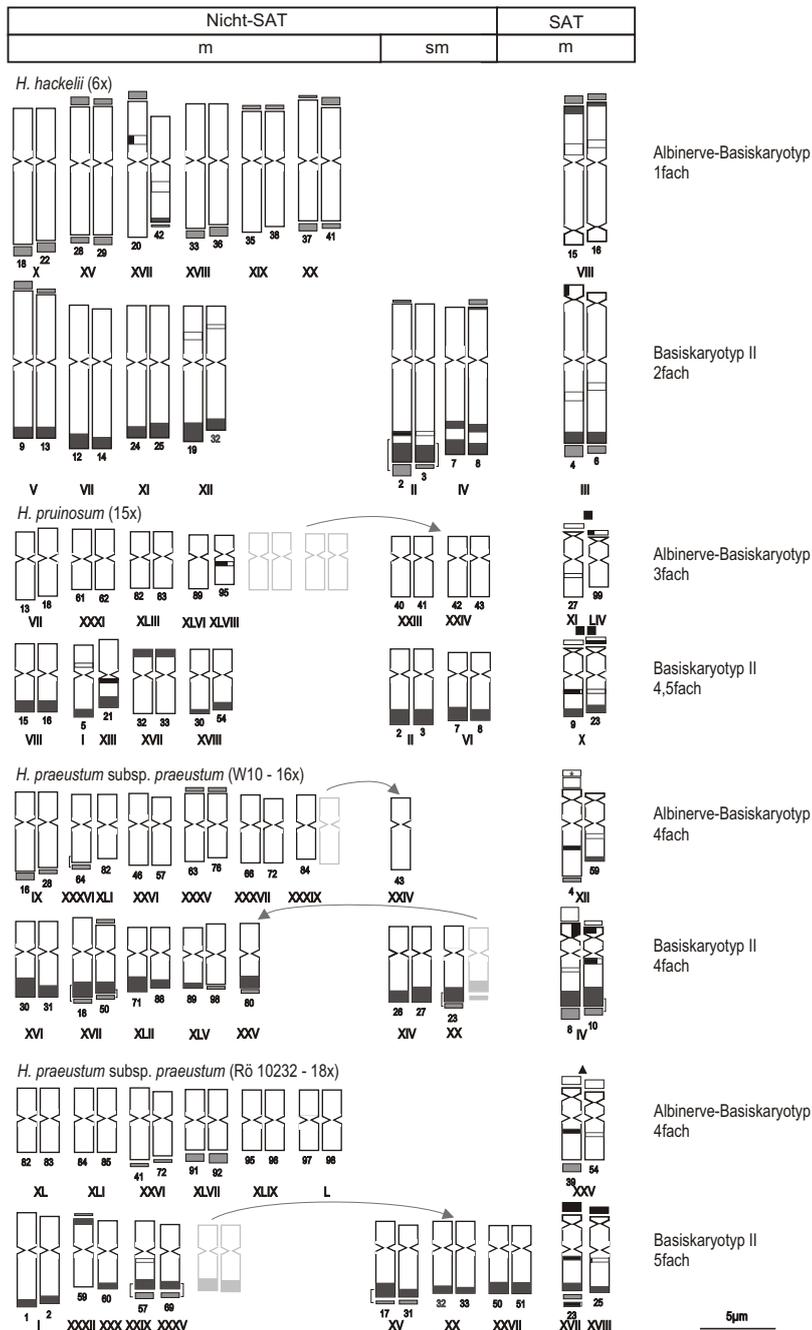


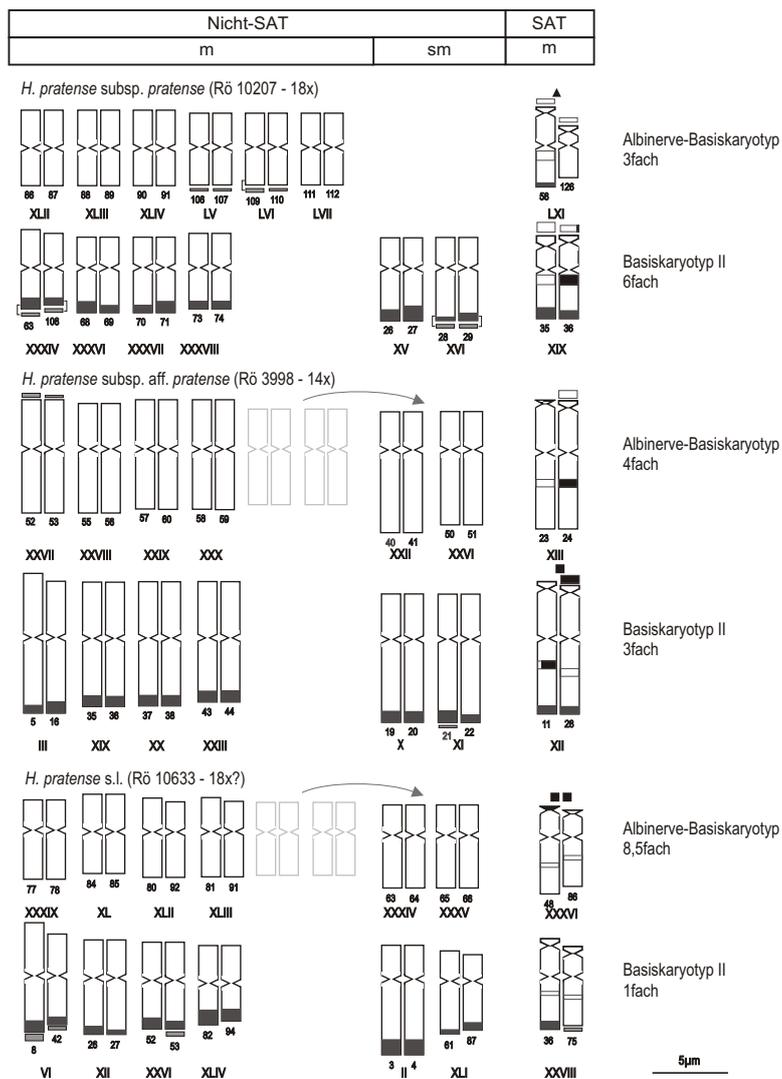
Abb. 85. Zusammensetzung der polyploiden Chromosomensätze von *H. hackelii* (Abb. 35), *H. pruinorum* (Abb. 26) und *H. praeustum* subsp. *praeustum* (16x: Abb. 49; 18x: Abb. 50) aus bekannten Basiskaryotypen (Abb. 79). Grau dargestellte Chromosomen treten in den Chromosomensätzen der polyploiden Taxa in veränderter Form auf (schwarz). ■ Verlust der NORs in zwei von sechs Satellitenchromosomen. ■■ Verlust der NORs in drei der neun Satellitenchromosomen. ▲ Verlust der NORs und der 5S rDNA in drei der vier Satellitenchromosomen.

Chromosomensätzen Chromosomen aus jeweils drei unterschiedlichen Basiskaryotypen beteiligt sind, aus dem Albinerve-, Marginatum-Basiskaryotyp und dem Basiskaryotyp II (Abb. 87). Diese kommen jedoch in den jeweiligen Herkünften mit unterschiedlichen Anteilen vor. Im 14x Chromosomensatz der Herkunft R6 10568 (Abb. 44) sind zwei Albinerve-, drei Marginatum-Basiskaryotypen und zwei Basiskaryotypen II enthalten. In diesem Satz wurden drei NORs reduziert, die wahrscheinlich den drei Marginatum-Basiskaryotypen zuzurechnen sind, da im Satz drei Paare mit 5S rDNA-Loci im langen Arm vorkommen, die aus ehemaligen Satellitenchromosomen resultieren könnten.

Im 15x Chromosomensatz der Herkunft R6 3814 (Abb. 43) ist der Marginatum-Basiskaryotyp anteilig stärker vertreten, nämlich 4,5fach. Er kommt zusammen mit wiederum zwei Albinerve-Basiskaryotypen, jedoch nur einem Basiskaryotyp II vor. Der gleichfalls 15x Chromosomensatz der Herkunft R6 3774 (Abb. 42) enthält den Albinerve-Basiskaryotyp 3fach, den Marginatum-Basiskaryotyp 2,5fach und den Basiskaryotyp II 3fach.

Die Chromosomensätze der drei untersuchten 18x-19x-Herkünfte der endemisch in den zentralen und östlichen Pyrenäen vorkommenden Unterart von *H. pratense* subsp. *amethysteum* weichen von denen der subsp. *ibericum* deut-

Abb. 86. Zusammensetzung der polyploiden Chromosomensätze von *H. pratense* subsp. *pratense*, aff. *pratense* und *H. pratense* s.l. (Abb. 40, 41, 48) aus bekannten Basiskaryotypen (Abb. 79). Grau dargestellte Chromosomen treten in den Polyploiden in morphologisch veränderter Form auf (schwarz). ■ Verlust der NORs in vier von sechs Satellitenchromosomen. ■ ■ Verlust der NORs in neun der 17 Satellitenchromosomen. ▲ Verlust der NORs und der 5S rDNA in vier der sechs Satellitenchromosomen.



lich ab. Für die beiden 18x- Herkunft der subsp. *amethysteum* (Rö 4013, Rö 3990; Abb. 45, 46) ist auf Autopolyploidie basierend auf Vervielfachung des Albinerve-Basiskaryotyps zu schließen (Abb. 83), was aufgrund des Fehlens von DAPI-Bändern sowie des Vorkommens von Satellitenchromosomen mit 5S rDNA in den Armen ohne Satellit (MSCalb/MSClev) erkennbar wird. Demgegenüber enthält der 19x Chromosomensatz der Herkunft Rö 4015 (Abb. 47) neben 6,5 Albinerve-Basiskaryotypen noch drei Marginatum-Basiskaryotypen (Abb. 83). Diese sind jeweils durch ein Paar Satellitenchromosomen mit 5S rDNA in den Armen ohne Satellit und subtelerischen DAPI-Bändern (MSCmar) sowie dem Vorkommen von drei Paaren von Nicht-Satellitenchromosomen mit breiten subtelerischen DAPI-Bändern gekennzeichnet.

Die beiden Herkunft von *H. praeustum* (Rö 10232, W 10; Abb. 49, 50) besitzen zu fast gleichen Anteilen den Albinerve-Basiskaryotyp und den Basiskaryotyp II (Abb. 85). Der 18x Chromosomensatz der Herkunft Rö 10232 ent-

hält vier der Albinerve-Basiskaryotypen, deren Chromosomen keine DAPI-Bänder besitzen. Bei diesen vier Sätzen ist nur ein dafür typisches Satellitenchromosom erhalten (MSCalb/MSClev), während die NORs der anderen Satellitenchromosomen offenbar reduziert worden sind, bzw. ein ganzes Chromosomenpaar fehlt ($2n = 124$; Tabelle 3). Die anderen Chromosomen des Satzes dieser Herkunft sind dem Basiskaryotyp II zuzuordnen, der insgesamt 5fach vorkommt. Sie weisen pro Satz bis zu drei der typischen submetazentrischen Chromosomen mit breiten DAPI-Bändern auf (MCpoly). Im 16x Chromosomensatz der Herkunft W 10 kommen ebenfalls vier Albinerve-Basiskaryotypen vor aber auch nur vier des Basiskaryotyps II. Die Anzahl der typischen submetazentrischen Markerchromosomen MCPoly beträgt hier nur drei pro diploidem Satz.

***H. adsurgens*-Gruppe:** Ebenso wie bei den meisten untersuchten Vertretern der polyploiden *H. blauii*-Gruppe gehen die Chromosomensätze der Taxa der *H. adsurgens*-Gruppe

POLYPLOIDIE

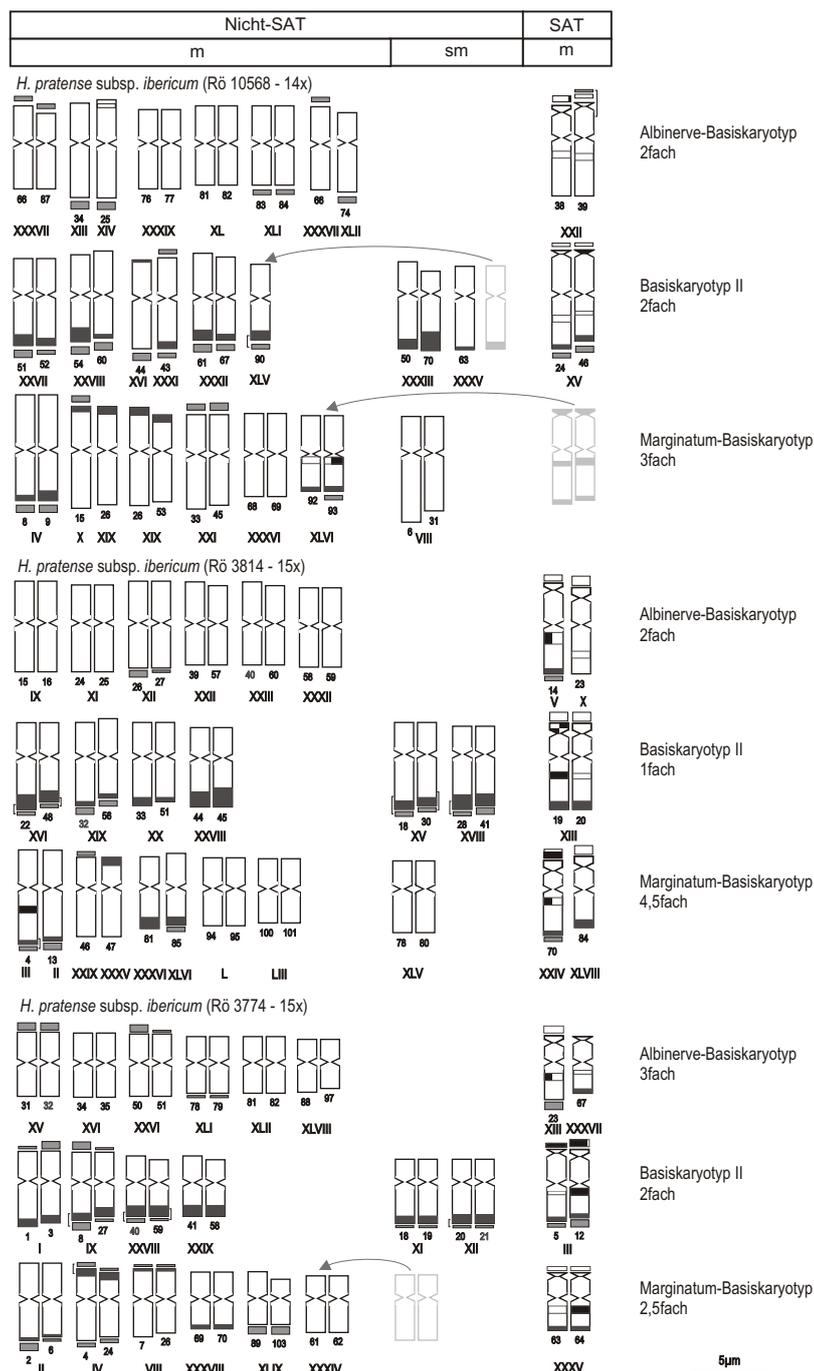


Abb. 87. Zusammensetzung der polyploiden Chromosomensätze in drei Herkunftstypen von *H. pratense* subsp. *ibericum* (Abb. 42-44) aus bekannten Basiskaryotypen (Abb. 79). Grau markierte Chromosomen treten in den polyploiden Chromosomensätzen in veränderter Form auf (schwarz).

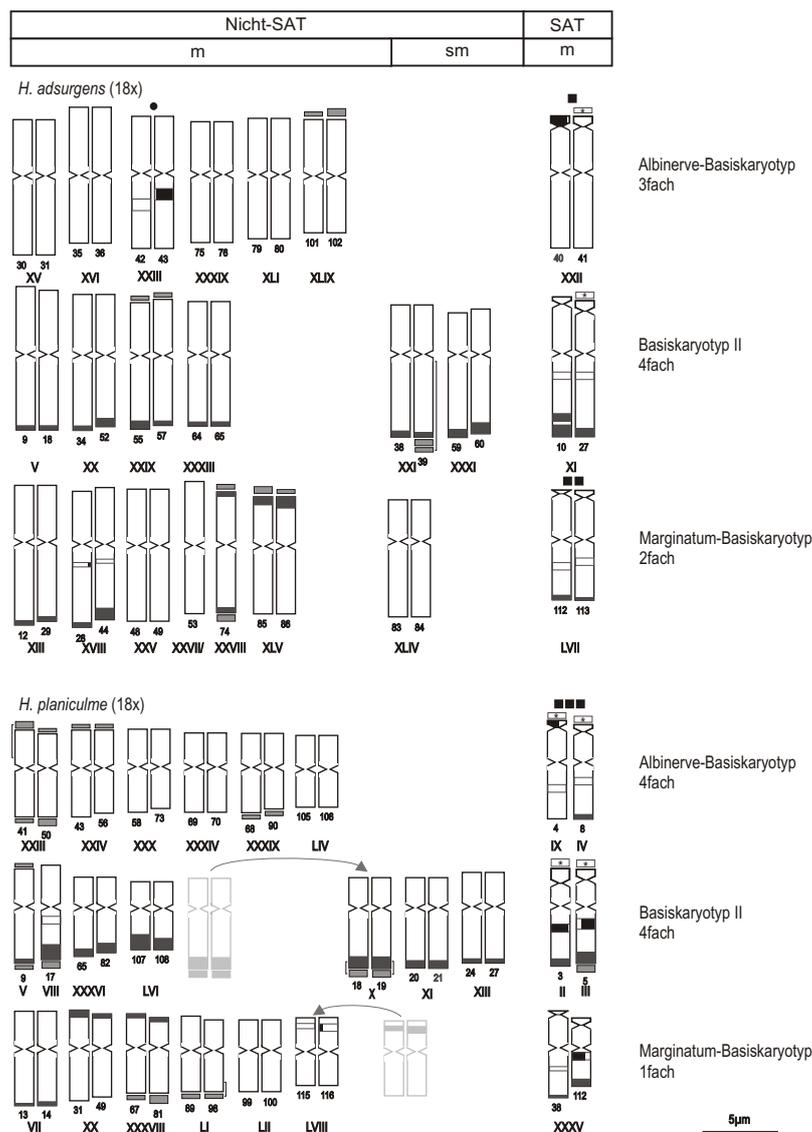
auf Allopolyploidie zurück. Der 18x Chromosomensatz von *H. adsurgens* (Abb. 51) enthält wiederum drei unterschiedliche Basiskaryotypen. Der Albinerve-Basiskaryotyp ist 3fach, der Marginatum-Basiskaryotyp 2fach und der Basiskaryotyp II 4fach vertreten (Abb. 88). Reduktionen der NORs haben hier offenbar innerhalb der Albinerve- und der Marginatum-Basiskaryotypen stattgefunden.

In ähnlicher Weise enthält auch der 18x Chromosomensatz von *H. planiculme* (Abb. 52) diese drei Basiskaryotypen. Wie in *H. adsurgens* kommt der Basiskaryotyp II mit

den typischen submetazentrischen Nicht-Satellitenchromosomen (MCpoly) 4fach vor. Der Albinerve-Basiskaryotyp ist dagegen 4fach und der Marginatum-Basiskaryotyp nur einfach vorhanden (Abb. 88). Innerhalb des Albinerve-Basiskaryotyps wurden hier offenbar die NORs reduziert.

Incertae sedis: Der ca. 20x Chromosomensatz der endemischen Art Nordostportugals, *H. lusitanicum* (Abb. 53), besitzt mit $2n = 138$ Chromosomen die höchste Chromosomenzahl aller hier untersuchten Taxa und geht offenbar auf

Abb. 88. Zusammensetzung der polyploiden Chromosomensätze von *H. adsurgens* und *H. planiculme* (Abb. 51, 52) aus bekannten Basiskaryotypen (Abb. 79). Grau dargestellte Chromosomen treten in den polyploiden Chromosomensätzen in morphologisch veränderter Form auf (schwarz). ● 5S rDNA kommt nur in einem der drei Chromosomenpaare vor. ■ Verlust der NORs in zwei von sechs Satellitenchromosomen. ■■ Verlust der NORs in zwei von vier Satellitenchromosomen. ■■■ Verlust der NORs in vier von acht Satellitenchromosomen.



eine Kombination von insgesamt drei unterschiedlichen Basiskaryotypen zurück (Abb. 89). Mehrheitlich, d.h. etwa 7fach ist hier der Albinerve-Basiskaryotyp repräsentiert, mit charakteristischer Anordnung der 5S rDNA in den Satellitenchromosomen in den Armen ohne Satellit (MCSalb/MSClev) und ohne ausgeprägte Bänder von DAPI-positivem Heterochromatin. Zusätzlich ist der Basiskaryotyp II in 1facher Anzahl enthalten. Es lässt sich hier zwar nur ein submetazentrisches Paar mit breiten DAPI-Bändern (MCpoly) dieses Basiskaryotyps feststellen, jedoch enthalten alle übrigen Chromosomen des Satzes breite DAPI-Bänder und die Satellitenchromosomen 5S rDNA im Arm ohne Satellit. Die übrigen Chromosomen von *H. lusitanicum* gehen auf den Versicolor-Basiskaryotyp zurück, der in *H. lusitanicum* 2fach mit jeweils ca. zehn subtelerischen Chromomycin-Bändern in den Chromosomen jedoch mit nur insgesamt vier anstatt von acht NORs bzw. Satellitenchromosomen vertreten ist (vgl. Kap. 4.2.2). Das Vorkommen

des Versicolor-Basiskaryotyps beschränkt sich innerhalb der untersuchten polyploiden Taxa auf *H. lusitanicum*.

4.5.2 Karyotypen der Polyploiden anderer Gattungen

Die Chromosomensätze polyploider Taxa aus den anderen untersuchten Gattungen lassen in einigen Fällen aufgrund der Chromosomenzahl und dem Vorkommen einer bestimmten Anzahl von Chromosomen mit einem spezifischen Bänderungsmuster (Kap. 4.3) Rückschlüsse auf eine mögliche Entstehung zu (allopolyploid oder autopolyploid).

Pooideae: Aveneae: Der Chromosomensatz der perennierenden, endemisch-algerischen *Avena macrostachya* (Abb. 59) ist autotetraploid (vgl. auch BAUM & RAJHATHY 1976). Ableitbare diploide Sätze enthalten unter 14 Chromosomen

POLYPLIIDIE

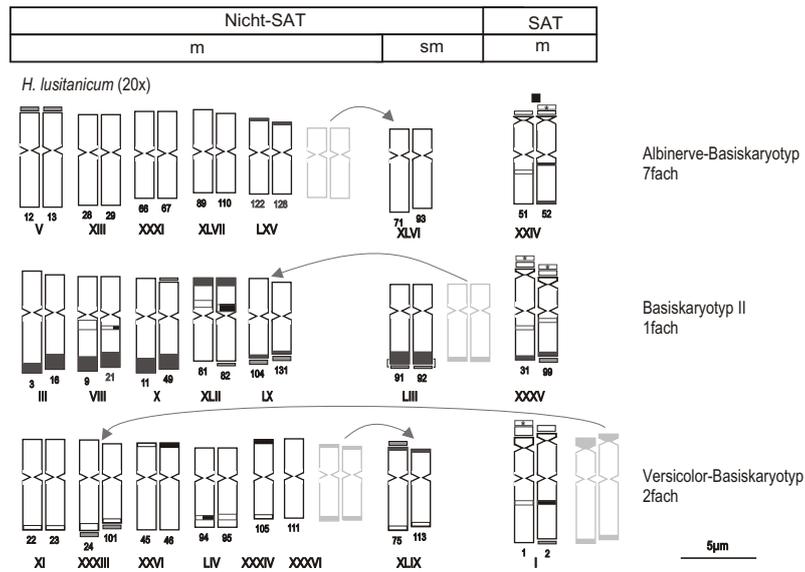


Abb. 89. Zusammensetzung des Chromosomensatzes von *H. lusitanicum* (Abb. 53) aus bekannten Basiskaryotypen (Abb. 79). Grau dargestellte Chromosomen treten im Chromosomensatz von *H. lusitanicum* in veränderter Form auf (schwarz). ■ Verlust der NORs in drei von sieben Paaren der Satellitenchromosomen.

jeweils vier Satellitenchromosomen, von denen zwei ein 45S rDNA-Band im Arm ohne Satellit besitzen. Vier Nicht-Satellitenchromosomen enthalten 5S rDNA-Bänder. In zwei dieser Chromosomen kommt in beiden Armen ein 5S rDNA-Band vor. Wie alle Nicht-Satellitenchromosomen sind die Satellitenchromosomen hier metazentrisch. BAUM und RAJHATHY (1976) ermittelten dagegen submetazentrische Satellitenchromosomen (siehe Kap. 4.6.4).

Der Karyotyp des v.a. in Europa weitverbreiteten Wiesengrases *Arrhenatherum elatius* subsp. *elatius* (Abb. 58) ist tetraploid. Der Satz setzt sich ebenfalls aus weitgehend identischen Chromosomensätzen zusammen, so dass auf Autopolyploidie zu schließen ist. Rekonstruierte diploide Sätze würden jeweils nur zwei Satellitenchromosomen (vgl. MITCHELL et al. 2003) mit großen Satelliten und 5S DNA in den Armen ohne Satellit enthalten. Je zwei Nicht-Satellitenchromosomen besitzen 5S rDNA-Bänder in den kurzen Armen. Alle Chromosomen sind metazentrisch und besitzen fast einheitlich breite DAPI-Bänder.

Die hexaploiden Chromosomensätze des süd- und ostaustralisch verbreiteten *Amphibromus nervosus* (Abb. 56, 57) enthalten insgesamt lediglich vier 45S rDNA-Bänder (NORs) und nur zwei 5S rDNA-Bänder, die ebenfalls in diesen Satellitenchromosomen lokalisiert sind. Zwar ist die Position der NORs in langen Chromosomenarmen recht ungewöhnlich, jedoch trägt dies nicht zur Klärung der Frage bei, ob diese offenbar vollständig diploidisierten hexaploiden Chromosomensätze durch Auto- oder Allopolyploidie entstanden sind. Der größte Teil der in jeweils sechs Sätzen mit $x = 7$ Chromosomen ursprünglich vorhandenen 45S- und 5S rDNA-Loci muss jedenfalls eliminiert worden sein. Die Chromosomensätze der beiden untersuchten Herkünfte von *A. nervosus* stimmen miteinander auch bezüglich der sonstigen untersuchten chromosomalen Marker weitgehend überein (v.a. metazentrische Chromosomen, fehlende bis wenige DAPI-Bänder) und sind strukturell wenig auffällig (Fehlen

von Bändern der Satelliten-DNAs CON1 und CON2), so dass sich daraus ebenfalls keine Informationen über auto- bzw. allopolyploide Entstehung dieses südhemisphärischen Taxons gewinnen lassen.

Der Chromosomensatz des eurasiatisch, v.a. montan bis alpin verbreiteten Goldhafers *Trisetum flavescens* subsp. *flavescens* (Abb. 65) besitzt mit $2n = 36$ eine für die Tribus Aveneae untypische Chromosomengrundzahl von $x = 6$ (vgl. Kap. 4.1). Der untersuchte Chromosomensatz einer balkanischen Herkunft lässt sich auf drei weitgehend einheitliche diploide Chromosomensätze mit $2n = 12$ zurückführen. Jeder von ihnen enthält ein Paar Satellitenchromosomen mit NORs im langen Arm und sehr großen Satelliten, in denen breite DAPI-Bänder vorkommen, sowie 5S rDNA-Bänder in den Armen ohne Satellit. Unter den fünf Paaren von Nicht-Satellitenchromosomen enthalten drei Paare DAPI-Bänder in beiden Armen, eines von ihnen besitzt zusätzlich CON2-Bänder in einem Arm. Die beiden anderen Paare weisen DAPI-Bänder nur in einem Arm auf. Ein Paar der Nicht-Satellitenchromosomen besitzt CON2-Bänder in den Armen, die keine DAPI-Bänder enthalten. Obwohl sich aus früheren Angaben entnehmen lässt, dass bei *T. flavescens* auch Chromosomensätze vorkommen, die für die Tribus Aveneae weitverbreitete haploide Basischromosomenzahl von $x = 7$ aufweisen, geht die untersuchte Herkunft von *Trisetum flavescens* mit $2n = 36$ offensichtlich auf autopolyploide Entstehung aus $x = 6$ zurück und ist nicht durch Dysploidie aus $2n = 42$ basierend auf $x = 7$ entstanden (siehe Kap. 4.6.4).

Der mit $2n = 56$ oktaploide Chromosomensatz einer balkanischen Herkunft der nordhemisphärisch-temperat verbreiteten *Koeleria cristata* subsp. *cristata* (Abb. 62) erscheint weitgehend diploidisiert, so dass sich keine Hinweise ergeben, wie diese Polyploide entstanden sein kann. Entweder liegt hier Allopolyploidie vor oder es kam nach autopolyploider Entstehung zu starken Chromosomenumbauten sowie zur Reduktion ribosomaler DNAs (45S rDNA) in ein-

zelen Chromosomen. Kenntnis der Karyotypstrukturen weiterer Vertreter dieser artenreichen Gattung wären vonnöten, um einzelne haploide Chromosomensätze in dieser Polyploiden identifizieren und unterscheiden zu können. Insgesamt zeigen die Chromosomensätze der beiden untersuchten Taxa von *Trisetum* und *Koeleria* sehr deutliche Unterschiede (Aufbau der Satellitenchromosomen, submetazentrische Nicht-Satellitenchromosomen, Verteilung der DAPI-Bänder), obwohl beide Gattungen als nahverwandt anzusehen sind (vgl. TZVELEV 1971, 1976; CLAYTON & RENVOIZE 1986; FREY 1993; GREBENSTEIN et al. 1998; siehe Kap. 4.6.4).

Der Chromosomensatz einer untersuchten Herkunft von *Deschampsia cespitosa* subsp. *cespitosa* aus Mitteleuropa (Abb. 60) besitzt mit $2n = 26$ Chromosomen wiederum nicht die typische Basischromosomenzahl der Aveneae von $x = 7$ (vgl. Kap. 4.1). Von den 13 eindeutig identifizierbaren und voneinander unterscheidbaren Chromosomenpaaren sind sechs metazentrisch (I, II, V, IX, X, und XIII) und sieben submetazentrisch bzw. subtelozentrisch (III, IV, VI, VII, VIII, XI, XII). Bei der untersuchten Herkunft von *D. cespitosa* liegt also Allopolyploidie vor, bei der zwei extrem unterschiedliche Chromosomensätze beteiligt sind (Kap. 4.6.4). Das vorliegende Ergebnis ist insofern interessant als hier anhand chromosomenmorphologischer Merkmale sowohl „dibasische“ Polyploidie, d.h. eine Kombination von Chromosomensätzen mit unterschiedlichen Chromosomenzahlen in Polyploiden, und gleichzeitig hybridogene Artbildung (ein „artgewordener“ Hybrid) nachgewiesen werden können (vgl. *Milium montianum*; BENNETT & THOMAS 1991, BENNETT et al. 1992).

Die drei weiteren untersuchten Taxa der Aveneae, *Agrostis capillaris*, *Ammophila arenaria* subsp. *arundinacea* und *Holcus mollis* sind mit $2n = 28$ tetraploid und gehen einheitlich auf die Grundzahl von $x = 7$ zurück. Abgesehen von der Chromosomenzahl unterscheiden sie sich aber bezüglich aller sonstigen untersuchten chromosomalen Merkmale deutlich voneinander und von den übrigen untersuchten Taxa der Aveneae. Bei der untersuchten Herkunft des eurasiatisch weitverbreiteten *Agrostis capillaris* (Abb. 54) ist v.a. aufgrund seiner strukturell deutlich voneinander verschiedenen Satellitenchromosomen von allopolyploider Entstehung auszugehen. Vier der sechs Satellitenchromosomen enthalten die 45S rDNA (NOR) im langen Arm und besitzen einen großen Satelliten. Die beiden anderen Satellitenchromosomen enthalten die 45S rDNA (NOR) im kurzen Arm bei gleichzeitig kurzen Satelliten und weisen im langen Arm ein Band von 5S rDNA auf, welches in den vier anderen Satellitenchromosomen fehlt. Welche der Nicht-Satellitenchromosomen von *A. capillaris* – mit z.T. auffälligen 5S rDNA- und DAPI-Bändern – den beiden hier vertretenen Chromosomensätzen zugeordnet werden können, bleibt spekulativ. Weitere Arten der großen Gattung *Agrostis* (ca. 220 Arten) müssten noch entsprechend untersucht werden.

Für die tetraploide *Ammophila arenaria* subsp. *arundinacea* (Abb. 55), die mediterrane Unterart einer europäisch verbreiteten Pflanze der Küstendünen, ist aufgrund der vier vorkommenden Paare von Satellitenchromosomen, die sich voneinander sehr deutlich unterscheiden, ebenfalls allopolyploide Entstehung sehr wahrscheinlich (Chromosomengestalt, Größe der Satelliten und Lokalisation der NORs, Breite der 45S rDNA-Bänder in den Satellitenchromosomen). Auch die Struktur der Nicht-Satellitenchromosomen spricht für Allopolyploidie, da sich zehn Paare eindeutig homologer Chromosomen ausmachen lassen, wobei sich diese Paare gleichzeitig stark unterscheiden (Größen- und Symmetrieunterschiede, DAPI- und 5S rDNA-Bänder).

Im tetraploiden Chromosomensatz des v.a. europäisch verbreiteten *Holcus mollis* (Abb. 61) zeigen die vier vorhandenen, auffällig gestalteten Satellitenchromosomen hingegen weitgehende Übereinstimmung. Zusätzlich liegen große submetazentrische Nicht-Satellitenchromosomen in Form von zwei Paaren vor. Die übrigen Paare von Nicht-Satellitenchromosomen zeigen hinsichtlich ihrer Gestalt (ein Paar schwach submetazentrisch) und hinsichtlich der 5S rDNA- (in sieben Chromosomen), CON2- sowie DAPI-Bänder keine starken Differenzen untereinander, so dass Autopolyploidie nicht auszuschließen ist. Unter Annahme von Autopolyploidie wurden in tetraploidem *H. mollis* jedoch entweder chromosomenmorphologisch nicht komplett übereinstimmende Sätze kombiniert oder es kam nach erfolgter Polyploidisierung zu einigen Umbauten der Chromosomen.

Pooideae: Poaeae: Aus dem hexaploiden Satz von *Festuca rubra* subsp. *rubra* (Abb. 66) lassen sich drei hypothetische diploide Sätze rekonstruieren, die untereinander weitestgehend übereinstimmen, so dass auf Autopolyploidie zu schließen ist. Jeder dieser Sätze enthält zwei Paar Satellitenchromosomen. Unter den fünf Paaren der Nicht-Satellitenchromosomen enthält eines 5S rDNA- sowie subteloimerische DAPI- und CON2-Bänder, eines subteloimerische DAPI-Bänder in beiden Armen und eines subteloimerische DAPI-Bänder in einem und CON2-Bänder im gegenüber liegenden Arm. Bei den Chromosomen der verbleibenden Paare haben offenbar Translokationen stattgefunden. Unter der Annahme einer Translokation von Bereichen der 45S rDNA zwischen den Paaren XIV und V, würde jeder der konstruierten diploiden Sätze ein weiteres Paar mit subteloimerischen DAPI-Bändern in einem und 45S rDNA-Bändern im gegenüber liegenden Arm sowie ein Paar ohne Bänder besitzen.

Pooideae: Triticeae: Bei der untersuchten tetraploiden portugiesischen Herkunft des mediterranen Küstendünen-Grasses *Elymus farctus* subsp. *farctus* (Abb. 68) geht aus den chromosomalen Strukturen nicht eindeutig hervor, ob Allo- oder Autopolyploidie vorliegt. Die beiden vorhandenen Paare von Satellitenchromosomen stimmen hinsichtlich des Vorkommens von 5S rDNA-Bändern in den Armen ohne Satellit überein, allerdings sind die Satelliten sehr ungleich

POLYPLOIDIE / KARYOSYSTEMATISCHE SCHLUSSFOLGERUNGEN

groß. Das DAPI- und Chromomycin-Bänderungsmuster in den Nicht-Satellitenchromosomen zeigt nur in wenigen Fällen untereinander übereinstimmende Chromosomenpaare (etwa VII und VIII). Teilweise ist bereits die Identifikation homologer Chromosomen aufgrund von Polymorphismen in den Bändern problematisch. Unter den Nicht-Satellitenchromosomen gibt es nur ein Paar mit 5S rDNA-Bändern, was als weiteres Indiz für Allopolyploidie zu bewerten ist.

Pooideae: Seslerieae: In dem oktoploiden Chromosomensatz einer Herkunft vom Mt. Ventoux des europäisch verbreiteten *Sesleria albicans* subsp. *albicans* (Abb. 69) lassen sich keine komplett einheitlichen, hypothetisch diploiden Sätze mit 14 Chromosomen ableiten, jedoch ist autopolyploide Entstehung denkbar. Die vier vorkommenden Paare von Satellitenchromosomen ähneln einander chromosomenmorphologisch und hinsichtlich der Lage der 45S rDNA, allerdings kommen in einem dieser Paare zusätzliche 5S rDNA innerhalb seiner 45S rDNA-Bänder vor. Unter den Nicht-Satellitenchromosomen gibt es vier Paare mit insgesamt 16 5S rDNA-Bändern, die auf eine – ansonsten seltene – Anordnung von ursprünglich gleichzeitig zwei Bändern in je einem Arm pro Chromosom zurückgehen dürften. Ebenso wie bei *Koeleria* und *Trisetum* bedürfte es auch bei *Sesleria* zusätzlicher Kenntnisse über die Karyotypstrukturen anderer Taxa aus derselben Gattung, um Auto- von Allopolyploidie besser abgrenzen zu können. Hierbei müsste vor allem getestet werden, ob und in welcher Zahl die in oktoploidem *S. albicans* gefundenen, auffälligen Satellitenchromosomen und 5S rDNA-enthaltenden Nicht-Satellitenchromosomen auch in weiteren Taxa von *Sesleria* vorhanden sind.

Arundinoideae: Danthonieae: Die Chromosomensätze der insgesamt vier untersuchten balkanischen Herkünfte der europäisch-westasiatisch bzw. europäisch verbreiteten Arten *Danthonia alpina* und *D. decumbens* ähneln einander sehr stark (Abb. 70-73). Sie besitzen eine für die Arundinoideae ungewöhnliche Basischromosomenzahl von $x = 9$ (siehe Kap. 4.6.5). Die vorliegenden tetraploiden Sätze mit $2n = 36$ sehr kleinen Chromosomen sind vollständig diploidisiert. Sie enthalten ein Paar von Satellitenchromosomen mit der 45S rDNA in den langen Chromosomenarmen und eines oder zwei submetazentrische Paare von Nicht-Satellitenchromosomen. 5S rDNA kommt in den kurzen Armen von einem Nicht-Satellitenchromosomenpaar vor.

Arundinoideae: Arundineae: Übereinstimmungen des Chromosomensatzes einer portugiesischen Herkunft des mediterranen *Arundo plinii* (Abb. 74) mit denen der Gattung *Danthonia* werden durch die ebenfalls kleinen Chromosomen deutlich. Die Basischromosomenzahl beträgt hier jedoch $x = 12$, wie innerhalb der Arundinoideae üblich. Der tetraploide Chromosomensatz von *A. plinii* mit $2n = 48$ enthält ebenfalls nur ein Satellitenchromosomenpaar und ein Paar von Nicht-Satellitenchromosomen mit 5S rDNA. Alle

Chromosomen sind metazentrisch. Im Unterschied zu den untersuchten Arten von *Danthonia* besitzt *A. plinii* jedoch DAPI-positives Heterochromatin, welches im subtelerischen Bereich von 17 Chromosomen vorkommt.

Stipoideae: Stipeae: Der heptaploide Chromosomensatz von $2n = 84$ in der untersuchten Herkunft der westmediterranen *Stipa gigantea* (Abb. 75) zeichnet sich durch kleine Chromosomen und Fehlen von DAPI-Bändern aus. Es kommen 4 Paare von Satellitenchromosomen vor, die neben der 45S rDNA keine zusätzliche 5S rDNA enthalten. Letztere liegt in drei der Nicht-Satellitenchromosomen. Da der Chromosomensatz von *S. gigantea* hinsichtlich der Anzahl dieser Marker wiederum stark diploidisiert ist (Reduktion und Verlust von rDNA-Loci) lässt sich die Frage, wie ein ursprünglich haploider Chromosomensatz mit $x = 12$ gestaltet war, nicht zufriedenstellend beantworten. Wiederum wären Vergleichsdaten aus anderen Vertretern derselben Gattung erforderlich.

incertae sedis: Die $2n = 24$ Chromosomen des disjunkt baltisch-kaukasisch verbreiteten *Danthoniastrum compactum* (Abb. 76) ähneln aufgrund ihrer geringen Größe und des Fehlens von DAPI-Bändern denen von *S. gigantea* (siehe Kap. 4.6.5).

4.6 Karyosystematische Schlussfolgerungen

4.6.1 Karyologische Unterschiede der vier Untergattungen von *Helictotrichon*

Die gegenwärtig zu *Helictotrichon* gestellten Vertreter der vier subgg. *Helictotrichon*, *Tricholemma*, *Pubavenastrum* und *Pratavenastrum* zeigen auf chromosomalen Niveau mehrere untergattungstypische Merkmale. Das Vorkommen von sehr symmetrischen Chromosomensätzen, zwei Satellitenchromosomen pro haploiden Chromosomensatz (mit $x = 7$), 5S rDNA in Nicht-Satellitenchromosomen, DAPI-Bändern an den Enden zumeist beider Chromosomenarme und Bändern der Satelliten-DNAs CON1 und CON2 in subtelerischen Chromosomenabschnitten kennzeichnet die Arten des subg. *Helictotrichon*, mit Ausnahme von *H. desertorum*. Bei dieser Art fehlen DAPI-Bänder als auch Bänder der Satelliten-DNA CON1. *Helictotrichon jahandiezii*, als Vertreter des evtl. noch *H. breviaristatum* umfassenden subg. *Tricholemma*, besitzt ebenfalls stark symmetrische Chromosomensätze, zwei Satellitenchromosomen pro haploiden Satz sowie die 5S rDNA-Bänder in Nicht-Satellitenchromosomen. Die Art besitzt jedoch wesentlich größere Chromosomen und zeigt stärkere Längenunterschiede zwischen den einzelnen Chromosomen. Innerhalb der untersuchten Arten von *Helictotrichon* kommen ausschließlich bei *H. jahandiezii* Chromomycin-positive Heterochromatinbänder im zentromeren Bereich mehrerer Chromosomen vor. Die

Satelliten-DNAs CON1, CON2 und COM2 fehlen. Die Chromosomensätze zweier Herkünfte unterscheiden sich im Vorkommen bzw. Fehlen von DAPI-positivem Heterochromatin. *Helictotrichon pubescens* aus dem monotypischen subg. *Pubavenastrum* ist ebenfalls durch stark symmetrische Chromosomensätze sowie die Anzahl von zwei Satellitenchromosomen pro haploiden Satz charakterisiert. Die chromosomalen Satelliten sind besonders groß. 5S rDNA kommt sowohl in Nicht-Satellitenchromosomen als auch in Satellitenchromosomen vor, wo sie im Satelliten liegt. Die hier getesteten Satelliten-DNAs CON1, CON2 und COM2 fehlen ebenso wie DAPI-positives Heterochromatin. Diesen drei Untergattungen steht das subg. *Pratavenastrum* gegenüber, dessen Taxa durch das Vorkommen der Satelliten-DNA COM2 in subtelerischen Chromosomenbereichen gekennzeichnet sind. Bezüglich der übrigen untersuchten karyologischen Parameter zeigt sich das subg. *Pratavenastrum* uneinheitlicher und variabler als das subg. *Helictotrichon*. Die Mehrheit der Taxa des subg. *Pratavenastrum* ist durch einen asymmetrischeren Karyotyp, das Vorkommen von nur einem Satellitenchromosom pro haploiden Satz, Lokalisation von 5S rDNA in den Satellitenchromosomen sowie subtelerische DAPI-Bänder in jeweils nur einem Arm pro Chromosom gekennzeichnet. Drei Arten des subg. *Pratavenastrum* weichen allerdings davon ab: *H. aetolicum*, *H. compressum* und *H. versicolor*. Sie besitzen symmetrischere Karyotypen, zwei Satellitenchromosomen pro haploiden Satz und enthalten 5S rDNA in Nicht-Satellitenchromosomen. Zwei dieser Arten weisen außerdem DAPI-Bänder in jeweils beiden Chromosomenarmen auf (*H. aetolicum*, *H. compressum*), zeigen also ein Merkmal, das ansonsten eher für das subg. *Helictotrichon* typisch ist.

4.6.2 Karyotypedifferenzierung der Untergattungen von *Helictotrichon* und ihren Verwandten

Aufgrund der limitierten Anzahl von Merkmalen und Merkmalszuständen, die sich durch die Methodik chromosomaler Untersuchungen erfassen lassen, ist es nur in seltenen Fällen möglich, (1) eine im phylogenetischen Sinne irreversible Richtung bei der Veränderung eines Merkmals zu identifizieren (z.B. der Übergang von diploid zu polyploid) und (2) Synapomorphien für Verwandtschaftsgruppen höherer taxonomischer Kategorien (z.B. Gattung, Tribus, Unterfamilie oder Familie) zu finden (z.B. das diffuse Zentromer mit invertierter Meiose bei Cyperaceae und Juncaceae). Informationen über die Entwicklungsrichtungen chromosomaler Merkmale kann der Vergleich mit phylogenetischen Hypothesen (Stammbäumen) liefern, die aufgrund anderer Merkmale aufgestellt worden sind. Bisherige molekular-phylogenetische Untersuchungen am Chloroplasten-Gen *ndhF* (CATALÁN et al. 1997), den internen Spacern ITS1 und ITS2 aus der nukleären 18S–26S rDNA (GREBENSTEIN et al. 1998) und den intergenischen Spacern der nukleären 5S rDNA

(RÖSER et al. 2001) enthielten ein relativ unvollständiges „sampling“ der Aveneae, d.h. es ist nur ein geringer Teil der vorkommenden Gattungen und infragenerischen Taxa einbezogen worden; in der Untersuchung des *ndhF*-Gens ist *Helictotrichon* nicht berücksichtigt worden. Was das „sampling“ betrifft, ist die Untersuchung von Restriktionsstellen der Chloroplasten-DNA und morphologischen Merkmalen durch SORENG & DAVIS (2000) zwar die umfangreichste, die für die gesamte Unterfamilie Pooideae bislang durchgeführt worden ist, aber phylogenetisch „kritische“ Taxa (d.h. „intermediäre“ zwischen ansonsten scheinbar gut definierbaren Gattungen) sind dabei wenig berücksichtigt worden, u.a. die Gattungen *Danthoniastrum* und *Pseudarrhenatherum*, *Helictotrichon* subg. *Tricholemma* oder die perennierende *Avena macrostachya*.

In der vorliegenden Untersuchung wurde kein chromosomales Merkmal gefunden, das die vier Untergattungen von *Helictotrichon* gegenüber anderen Taxa der Aveneae durch eine Synapomorphie, d.h. ein gemeinsames abgeleitetes Merkmal, kennzeichnen würde. Dies allerdings war aufgrund der erwähnten Seltenheit von karyologischen „higher level synapomorphies“ auch nicht unbedingt zu erwarten. Derartige ist bislang offenbar auch für keine andere artenreiche Gattung der Gräser nachgewiesen worden. Demgegenüber sind die Vertreter der Untergattungen *Helictotrichon* und *Pratavenastrum* durch jeweils eigene Merkmale gekennzeichnet, ebenso *H. jahandiezii* und *H. pubescens* als Arten der kleinen bzw. monotypischen Untergattungen *Tricholemma* und *Pubavenastrum*. Dieses Resultat koinzidiert mit Ergebnissen der molekular-systematischen Arbeiten über die nukleären ribosomalen DNAs und Restriktionsstellen der plastidären DNA, aus denen *Helictotrichon* als para-, vermutlich sogar polyphyletisches „Taxon“ hervorgeht. Die vier Untergattungen erscheinen dabei gleichzeitig als klar voneinander getrennte und jeweils monophyletische Gruppen, obwohl die Topologien der einzelnen Stammbäume in Details voneinander abweichen und z.T. nicht gut gestützt sind. So sind subgg. *Pratavenastrum* und *Pubavenastrum* Schwestertaxa nach den cpDNA-, 5S nrDNA-, aber nicht nach den ITS-Daten. Die subgg. *Tricholemma* und *Helictotrichon* sind Schwestertaxa nach den ITS-, aber nicht nach den 5S nrDNA-Daten (GREBENSTEIN et al. 1998, SORENG & DAVIS 2000, RÖSER et al. 2001).

Bei Chromosomensätzen von $x = 7$, mit sehr symmetrischen Chromosomen ($S_i > 79\%$), mit starker Varianz der Chromosomenlängen ($G_i < 70\%$), mit zwei Satellitenchromosomen pro $x = 7$ (45S rDNA-Loci), mit 5S rDNA-Loci in den Nicht-Satellitenchromosomen, ohne DAPI-positives Heterochromatin sowie ohne Satelliten-DNAs CON1, CON2 und COM2 handelt es sich um Symplesiomorphien zwischen einzelnen Untergattungen von *Helictotrichon* und anderen Taxa der Aveneae (z.B. *Avena macrostachya*), so dass sich daraus kein Argument zugunsten einer Monophylie von *Helictotrichon* ergibt (vgl. Abb. 90).

KARYOSYSTEMATISCHE SCHLUSSFOLGERUNGEN

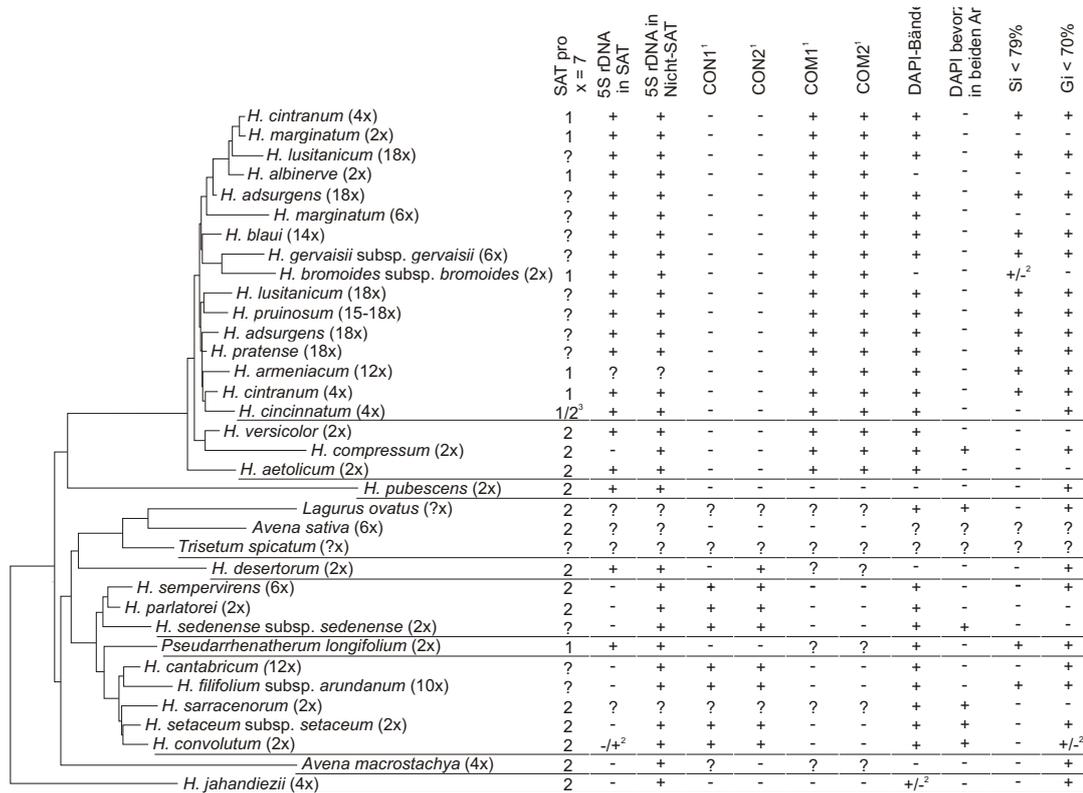


Abb. 90. Phylogenetische Hypothese der 5S rDNA-Spacer-Sequenzen von Taxa der Gattung *Helictotrichon* und anderer Aveneae (RÖSER et al. 2001) im Vergleich mit den Karyotypmerkmalen. Erläuterungen zu den Karyotypmerkmalen siehe Kap. 2.2.10.

- 1 Angaben z.T. nach GREBENSTEIN et al. (1996) - dort gefundene starke Hybridisierungssignale werden als "+" wiedergegeben.
- 2 Merkmalszustand variiert zwischen unterschiedlichen Populationen.
- 3 Allopolyploidie aus Chromosomensätzen mit 1 bzw. 2 Satellitenchromosomen pro x = 7. ? Fehlende Daten.

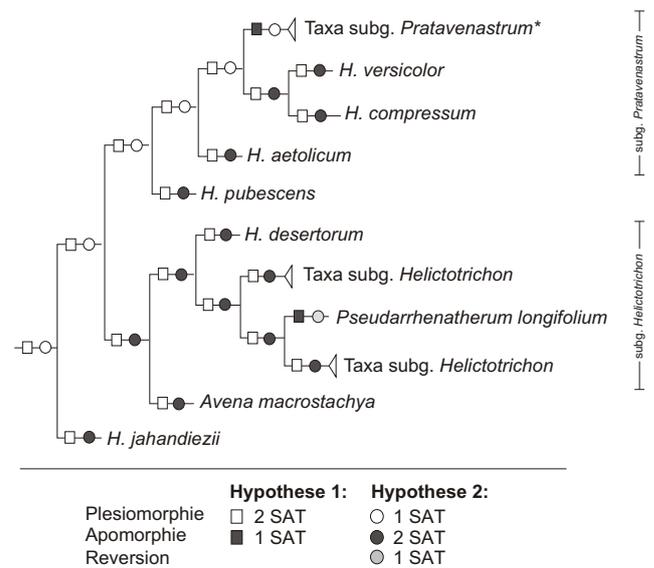
Neben dem differentiellen Vorkommen der Satelliten-DNAs CON1, CON2 (subg. *Helictotrichon*) und COM2 (subg. *Pratavenastrum*) bzw. dem Fehlen dieser Satelliten-DNAs (subgg. *Pubavenastrum* und *Tricholemma*) zeigen die Chromosomensätze der einzelnen Untergattungen, bzw. Gruppen der Untergattung *Pratavenastrum* weitere Unterschiede. Sie betreffen zum einen die Anzahl von Satellitenchromosomen pro haploiden Satz, zweitens das Vorkommen der 5S rDNA auch in Satellitenchromosomen oder nur in Nicht-Satellitenchromosomen, weiterhin eine spezifische Verteilung der 5S rDNA-Loci innerhalb der Satellitenchromosomen und schließlich auch die Symmetrie der Chromosomensätze. Um zu erklären, welche dieser Merkmale im phylogenetischen Sinne ursprünglich sind und wie diese Chromosomensätze auseinander hervorgegangen sein können, wurden sie auf ein vereinfachtes Dendrogramm, das für die fraglichen Taxa vom 5S rDNA-Stammbaum (Abb. 90; vgl. RÖSER et al. 2001) abgeleitet wurde, aufgetragen.

Für die Anzahl der Satellitenchromosomen ergeben sich zwei mögliche Hypothesen: (1) Zwei Satellitenchromosomen pro x = 7 sind ursprünglich, ein Satellitenchromosom wurde sekundär reduziert. (2) Ein Satellitenchromosom pro x = 7 ist ursprünglich, ein weiteres Satellitenchromosom wurde sekundär vermehrt. Während in dem vereinfachten Dendrogramm (Abb. 91) die Hypothese (1) insgesamt zwei apomorphe Veränderungen, erfordert, ergeben sich für die Hypothese (2) insgesamt fünf apomorphe Veränderungen sowie eine Reversion in *Pseudarrhenatherum longifolium* (grau). Nach dem parsimony-Kriterium ist Hypothese (1)

dementsprechend wahrscheinlicher, weil sie eine geringere Anzahl von Merkmalsveränderungen voraussetzt. *Helictotrichon cincinnatum* aus dem subg. *Pratavenastrum* wurde im Dendrogramm nicht berücksichtigt, da in dieser allotetraploiden Art Chromosomensätze mit einem Satellitenchromosom bzw. mit zwei Satellitenchromosomen pro x = 7 vorliegen (Kap. 4.5.1). Da *H. cincinnatum* in Abb. 90 eindeutig mit den Vertretern des subg. *Pratavenastrum* gruppiert, die nur noch ein Satellitenchromosom pro x = 7 besitzen, entstammte die bei der Erstellung des Dendrogramms verwendete 5S rDNA-Sequenz offensichtlich seinem Genom mit einem Satellitenchromosom pro x = 7 und nicht jenem mit zweien.

Hinsichtlich des Vorkommens der 5S rDNA auch in Satellitenchromosomen oder nur in Nicht-Satellitenchromosomen ergeben sich die beiden folgenden Hypothesen: (1) Die Lokalisierung der gesamten 5S rDNA in ausschließlich Nicht-Satellitenchromosomen ist ursprünglich. Erst sekundär wurde 5S rDNA in eines der Satellitenchromosomen transloziert. (2) Die Lokalisierung von 5S rDNA in einem der Satellitenchromosomen ist ursprünglich. Erst sekundär wurde diese 5S rDNA in Nicht-Satellitenchromosomen transloziert. Nach dem Auftragen in das vereinfachte Dendrogramm (Abb. 92) erfordert die Hypothese (1) insgesamt zwei apomorphe Veränderungen. Werden Taxa innerhalb des subg. *Pratavenastrum* im Detail mitberücksichtigt, ist eine zusätzliche Reversion erforderlich (*H. compressum*, in grau). Hypothese (2) impliziert insgesamt drei apomorphe Veränderungen. Zudem würde *Pseudarrhenatherum longifo-*

Abb. 91. Vergleich zweier Hypothesen zur Anzahl der Satellitenchromosomen pro haploidem Chromosomensatz entsprechend einer vereinfachten Phylogenie der 5S rDNA-Spacer-Sequenzen (RÖSER et al. 2001). * Innerhalb des subg. *Pratavenastrum* enthält das allopolyploide *H. cincinnatum* Chromosomensätze sowohl mit einem, als auch mit zwei Satellitenchromosomen (siehe Kap. 4.6.2).



lium danach durch Reversion die 5S rDNA in den Satellitenchromosomen besitzen (grau). Nach dem parsimony-Kriterium ist damit wiederum die Hypothese (1) wahrscheinlicher. Die Chromosomensätze der meisten untersuchten anderen Gattungen der Aveneae zeigen ein Vorkommen von 5S rDNA in Satellitenchromosomen (vgl. Hypothese 2). Allerdings lassen sich die Daten für diese Taxa augenblicklich noch nicht in einem phylogenetischen Kontext interpretieren.

Welche Position die 5S rDNA innerhalb der Satellitenchromosomen ursprünglich einnahm, ist schwieriger zu ermitteln (vgl. auch Kap. 4.2.4). Sie kommt in *H. subg. Pratavenastrum* entweder in den Chromosomenarmen ohne NORs (Albinerve-, Marginatum-, Versicolor-Basiskaryotyp, Basiskaryotypen I und II) oder unmittelbar benachbart der 45S rDNA in den Chromosomenarmen mit den NORs vor (Pubescens-, Bromoides- und Aetolicum-Basiskaryotyp). Im letzteren Fall liegt sie entweder distal (Pubescens-Basiskaryotyp) oder proximal der NORs (Bromoides- und Aetolicum-Basiskaryotyp, auch bei *Amphibromus nervosus*). In den Satellitenchromosomen des Agropyroides-Basiskaryotyps (z.T. auch im Basiskaryotyp II) liegt sie sowohl im Arm ohne NOR als auch proximal zur NOR. Direkt inmitten der 45S rDNA liegende, kolokalisierte 5S rDNA wie bei *Arrhenatherum* oder *Sesleria* kommen bei den Untergattungen von *Helictotrichon* nicht vor.

Hinsichtlich der Positionsveränderung der 5S rDNA in Bezug auf die NORs in den Satellitenchromosomen ergeben sich zwei unterschiedliche merkmalsphylogenetische Hypothesen: (1) 45S rDNA-nahe oder kolokalisierte Anordnung der 5S rDNA ist ein ursprüngliches Merkmal (vgl. Kap. 4.2.3), das in einer Reihe der fraglichen Taxa erhalten geblieben ist. Die jeweils unterschiedlichen distal-proximalen Verteilungen von 45S- und 5S rDNA in der NOR des Pubescens-, Bromoides- und Aetolicum-Basiskaryotyps sind durch Chromosomenmutation (z.B. Inversion) ausei-

inander hervorgegangen. Sekundär erfolgte ein Verlust der 5S rDNA aus dem NOR-enthaltenden Chromosomenarm, und die 5S rDNA wurde in den gegenüberliegenden Arm (und/oder Nicht-Satellitenchromosomen?) transloziert. (2) 45S rDNA-nahe Anordnungen der 5S rDNA sind sekundär durch Translokation der 5S rDNA aus dem gegenüberliegenden Arm (und/oder Nicht-Satellitenchromosomen?) entstanden, so dass benachbarte oder kolokalisierte Anordnungen von 45S- und 5S-rDNA sekundär und u.U. sogar mehrfach neu entstanden sind. Hierbei wurde ein Merkmalzustand ausgebildet, der dem ‚primitiver Eukaryoten‘ und von *Marchantia* entspricht (vgl. Kap. 4.2.3), ihm im phylogenetischen Sinne jedoch nicht homolog ist (Homoplasie).

Welche Hypothese wahrscheinlicher ist, lässt sich aufgrund der Merkmalsverteilung innerhalb der untersuchten Taxa nicht sicher feststellen. Zudem liegen noch zu wenige Arbeiten zur Lokalisation von 5S- und 45S rDNA in den Embryophyten und insbesondere den Poaceae vor, welche Vergleichsdaten liefern könnten. Zugunsten der Hypothese (1) spricht die Plausibilität, denn die in Eukaryoten entwickelte „Arbeitsteiligkeit“ bei der Transkription der rDNAs bildete die Voraussetzung dafür, dass beide rDNAs in unterschiedlichen chromosomalen Loci angeordnet werden konnten. Aufgrund des bereits oben aus dem vereinfachten Dendrogramm gelieferten Arguments, dass in den basalen Vertretern die 5S rDNA sogar in den Nicht-Satellitenchromosomen vorkommt, besitzt jedoch die Hypothese (2) eine größere Wahrscheinlichkeit.

Möglicherweise hat sich jedoch auch die Lage der 45S rDNA gegenüber der 5S rDNA durch „nucleolar jumping“ verändert (vgl. SCHUBERT & WOBUS 1985, SCHRADER et al. 2000). Für Chromosomenabschnitte mit rDNA wird angenommen, dass sie häufiger an Chromosomenbrüchen und -verbindungen beteiligt seien als andere Chromosomenabschnitte (THOMAS et al. 2001). Jedoch ist die Rate von Chromosomenmutationen in Form von Inversionen und Trans-

KARYOSYSTEMATISCHE SCHLUSSFOLGERUNGEN

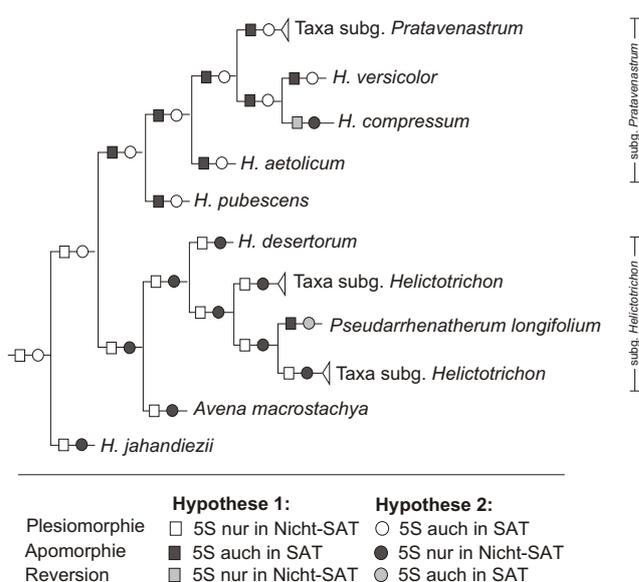


Abb. 92. Vergleich zweier Hypothesen zur Lage der 5S rDNA in den Chromosomen entsprechend einer vereinfachten Phylogenie der 5S rDNA-Spacer-Sequenzen (RÖSER et al. 2001).

lokationen in den nicht rDNA-enthaltenden Chromosomenabschnitten aufgrund des Fehlens cytogenetischer Marker nicht bekannt.

Analog den Untersuchungen an Vertretern mediterraner, nordanatolischer sowie kaukasischer Sippen der Gattung *Helictotrichon* durch GREBENSTEIN (1992), weisen die Karyotypen aller hier untersuchten Vertreter der Untergattung *Helictotrichon*, sowohl der diploiden als auch der polyploiden Taxa, gegenüber denen der Untergattung *Pratavenastrum* eine deutlich stärkere Symmetrie auf (siehe Tabelle 3). Sowohl nach dem Dendrogramm der 5S rDNA-Spacer, als auch nach den Hypothesen zur Karyotypevolution von LEVITSKY (1931) und STEBBINS (1971) bezüglich der allgemeinen Entwicklungsrichtung von symmetrischen zu asymmetrischen Chromosomen bzw. Chromosomensätzen dürfte dies, bei der Annahme einer engeren Verwandtschaft beider Untergattungen, somit für das Vorkommen von ursprünglicheren bzw. weniger differenzierten Karyotypen innerhalb der Untergattung *Helictotrichon* (durchschnittlicher Symmetrie-Index für Diploide: $Si = 86,0\%$; für Polyploide: $Si = 78,8\%$) gegenüber den Taxa der Untergattung *Pratavenastrum* (durchschnittlicher Symmetrie-Index für Diploide: $Si = 83,2\%$; für Polyploide: $Si = 74,7\%$) sprechen. Diese Hypothese wird durch das Vorkommen noch symmetrischerer Chromosomensätze bei *H. jahandiezii* und *Avena macrostachya* ($Si = 86,9$ bzw. $88,4\%$), die basal im 5S rDNA-Dendrogramm liegen, bestärkt.

Aus diesen Überlegungen ergeben sich die Schlussfolgerungen, dass Chromosomensätze mit zwei Satellitenchromosomen – anstatt von nur einem (vgl. SAUER & HEUBL 1984), mit 5S rDNA-Loci in Nicht-Satellitenchromosomen (häufig im größten Chromosom) und zumeist sehr symmetrischen Chromosomensätzen mit durchweg metazentrischen Chromosomen basal sind. Vertreter davon sind *H. subgg. Tricholemma*, *Helictotrichon* und *Pubavenastrum* – aber auch

Avena macrostachya. Sätze mit nur einem Satellitenchromosom sind offenbar erst sekundär durch Reduktion in *Pseudarrhenatherum longifolium* und in *H. subg. Pratavenastrum* entstanden, wobei dessen in der 5S rDNA-Phylogenie basalen Taxa *H. aetolicum*, *H. versicolor* und *H. compressum* noch zwei NORs pro $x = 7$ besitzen (vgl. Abb. 90). In Allopolyploiden liegen Chromosomensätze mit einem Satellitenchromosom und Chromosomensätze mit zwei Satellitenchromosomen kombiniert vor (*H. cincinnatum*; siehe Abb. 82). Einhergehend mit der Reduktion der Satellitenchromosomen könnte es im subg. *Pratavenastrum* zur Translokation der 5S rDNA aus den Nicht-Satellitenchromosomen in die Satellitenchromosomen gekommen sein, wobei es weiterhin unklar bleibt, welche Position die 5S rDNA in den Satellitenchromosomen primär einnahm. Weitere Karyotypdifferenzierungen zeigen sich insbesondere im Hinblick auf eine verstärkte Ausbildung asymmetrischer Karyotypen, was in Verbindung mit der verstärkten Amplifizierung heterochromatischer Abschnitte an den Enden von jeweils nur einem Chromosomenarm stehen könnte (Kap. 4.2.6).

4.6.3 Karyotypdifferenzierung der Taxa von *Helictotrichon* im Zusammenhang mit chorologisch-ökologischen Mustern

In den vorangegangenen Kapiteln wurden chromosomale Differenzierungen einzelner Sequenzen (5S rDNA, 45S rDNA, Satelliten-DNAs), chromosomenmorphologischer Strukturen (Heterochromatin, chromosomale Satelliten), ganzer Chromosomensätze (Symmetrie, Größenvarianzen) und die Vervielfachung von Chromosomensätzen durch Polyploidisierung innerhalb der Gattung *Helictotrichon* sowie weiterer Gräsergattungen diskutiert und teilweise in

einen phylogenetischen Kontext gestellt. Die Unterscheidung und Beschreibung unterschiedlicher Karyotypen in der Verwandtschaftsgruppe von *Helictotrichon* (insgesamt 17 Basiskaryotypen; Tabelle 4), was durch Methoden nicht-differentieller Chromosomenuntersuchungen bisher erst ansatzweise möglich war (u.a. ROMERO ZARCO 1985a, GERVAIS 1973b, SAUER & HEUBL 1984, RÖSER 1989), verweist darauf, dass wesentliche Karyotypdifferenzierungen bereits auf Diploidniveau stattgefunden haben müssen. Dies wird dadurch bestätigt, dass mit Ausnahme von drei Basiskaryotypen (Pubescens-, Desertorum- und Compressum-Basiskaryotyp) alle übrigen in unterschiedlicher Kombination und Anzahl in den polyploiden Taxa wieder zu finden waren. Gleichzeitig ergaben sich Rückschlüsse auf Hybridisierungsereignisse und die genomische Zusammensetzung der polyploiden Taxa, die innerhalb von *Helictotrichon* in großer Zahl vorkommen. Für die meisten Polyploiden ließ sich dabei Allopolyploidie nachweisen (Kap. 4.5.1; Tabelle 5). Die bereits molekularbiologisch begründete Annahme, dass die Gattung *Helictotrichon* para- bzw. polyphyletisch ist, jedoch die einzelnen Untergattungen monophyletisch sind, konnte karyologisch gefestigt werden. Im Folgenden erschien es interessant, inwieweit Sippenbildungen innerhalb der einzelnen Untergattungen von *Helictotrichon* und nahe verwandter Hafergräser auf chromosomalen Niveau (Karyotypevolution) nachvollzogen werden können, die aufgrund molekularbiologischer Analysen nicht nachweisbar sind. Diese Daten sollen auch im Zusammenhang mit besonderen morphologischen Spezialisierungen, Verbreitungsmustern und ökologischen Anpassungen der Taxa sowie im Hinblick auf Artbildungsereignisse besprochen werden.

subg. *Helictotrichon*: Die Vertreter dieses Subgenus besitzen die weiteste geographische Verbreitung aller Untergattungen von *Helictotrichon*. Ihre Mannigfaltigkeitszentren liegen in der Mediterraneis und den eurasischen Gebirgen (RÖSER 1989, LANGE 1995a). Chromosomale Merkmale (u.a. die Anzahl von zwei Satellitenchromosomen, 5S rDNA in Nicht-Satellitenchromosomen, die zumeist die größten Chromosomen des Satzes sind, sowie sehr symmetrische Chromosomensätze) beschreiben einen merkmalsphylogenetisch offenbar ursprünglichen Zustand innerhalb der Gattung (siehe Kap. 4.6.2). Neben diesen Merkmalen sind die Taxa des subg. *Helictotrichon* durch Vorkommen der Satelliten-DNAs CON1 und CON2 sowie von DAPI-positiven Heterochromatin charakterisiert. Eine Ausnahme innerhalb der Untergattung bildet hierbei *H. desertorum*. Im Karyotyp dieser Art kommt weder die Satelliten-DNA CON1 noch DAPI-positives Heterochromatin vor.

***H. desertorum*-Gruppe:** *Helictotrichon desertorum* ist die weitestverbreitete Art des gesamten subg. *Helictotrichon*. Die Art gehört zu einer Gruppe von Spezies, die, z.T. extrem an Trockenheit angepasst, in den kontinentalen Steppenregionen Asiens und Osteuropas vorkommen. Sie steht den

anderen gegenwärtig mediterranen bzw. alpin verbreiteten Spezieskomplexen dieser Untergattung geographisch isoliert gegenüber (RÖSER 1996). Neben den genannten Karyotypmerkmalen nimmt sie auch bezüglich der 5S rDNA Spacer-Sequenzen (RÖSER et al. 2001) eine separate Stellung in der Untergattung ein.

Dennoch sprechen morphologische Merkmale (vgl. LANGE 1995a) sowie die Existenz – und vor allem die Lokalisation – der Satelliten-DNA CON2, die Anzahl von zwei Satellitenchromosomen pro haploiden Satz sowie das Vorkommen von 5S rDNA-Loci in den größten Chromosomen des Satzes für eine engere Verwandtschaft zu den Taxa des subg. *Helictotrichon*. Besonders auffällig ist die gute Übereinstimmung der Karyotypen von *H. desertorum* und *H. sedenense* subsp. *sedenense* hinsichtlich der Symmetrie, der Lage der 5S rDNA in den größten Chromosomen sowie der Position der Satelliten-DNA CON2 (Tabelle 3; Abb. 1, 17). Es erscheint daher möglich, dass *H. desertorum* innerhalb dieser Untergattung noch einen ursprünglichen Karyotyp aufweist, aus dem sich durch Amplifikation/Insertion der Satelliten-DNA CON1 sowie der Bildung von DAPI-positivem Heterochromatin an den Chromosomenenden sowie weiterer Differenzierungen die Karyotypen der alpin verbreiteten *H. sedenense*-, nachfolgend die der *H. parlatorei*- und der mediterran verbreiteten *H. convolutum*-Gruppe entwickelt haben könnten (Abb. 93).

Alle Vertreter dieser Untergattung zeigen eine extreme Anpassung an trockene Klimate, durch Ausbildung xeromorpher Strukturen, die v.a. in der Bildung einer periendodermalen Sklerenchymscheide der Wurzel zum Ausdruck kommt (vgl. GUTTENBERG 1968). Sie tritt – im Gegensatz zu den Vertretern des subg. *Pratavenastrum* – hier in allen Ploidiestufen, also durchgängig auch bei Diploiden auf (RÖSER 1989). Möglicherweise hat die Ausbildung dieser Strukturen bereits in einem gemeinsamen diploiden Vorfahr stattgefunden, dessen chromosomales Merkmalsinventar dem von *H. desertorum* entsprach (Abb. 93).

***H. sedenense*-Gruppe:** Die an extreme Hochgebirgsbedingungen angepassten Unterarten von *H. sedenense* unterscheiden sich in der Ploidiestufe, morphologisch-anatomisch sowie hinsichtlich des Verbreitungsgebietes voneinander. Die in den Gebirgen der westlichen Mediterraneis weit verbreitete diploide Unterart *sedenense* ist bezüglich der Innovationsblätter, im Blattquerschnitt, der Länge der Ährchen und der Rachillaare kleiner als die nur in einem eng begrenzten Gebiet in den Zentral- bis Westpyrenäen vorkommende tetraploide Unterart *gervaisii*. Im geographischen Überlappungsbereich beider Unterarten kommt die tetraploide subsp. *gervaisii* oft in größeren Höhen vor (RÖSER 1996). Die Polyploidisierung des Chromosomensatzes (Abb. 80) bewirkte offenbar eine Veränderung im ökologischen Verhalten, die es der tetraploiden subsp. *gervaisii* ermöglicht, die stärker atlantisch geprägten Teile der Pyrenäen zu besiedeln, während sich die diploide subsp.

KARYOSYSTEMATISCHE SCHLUSSFOLGERUNGEN

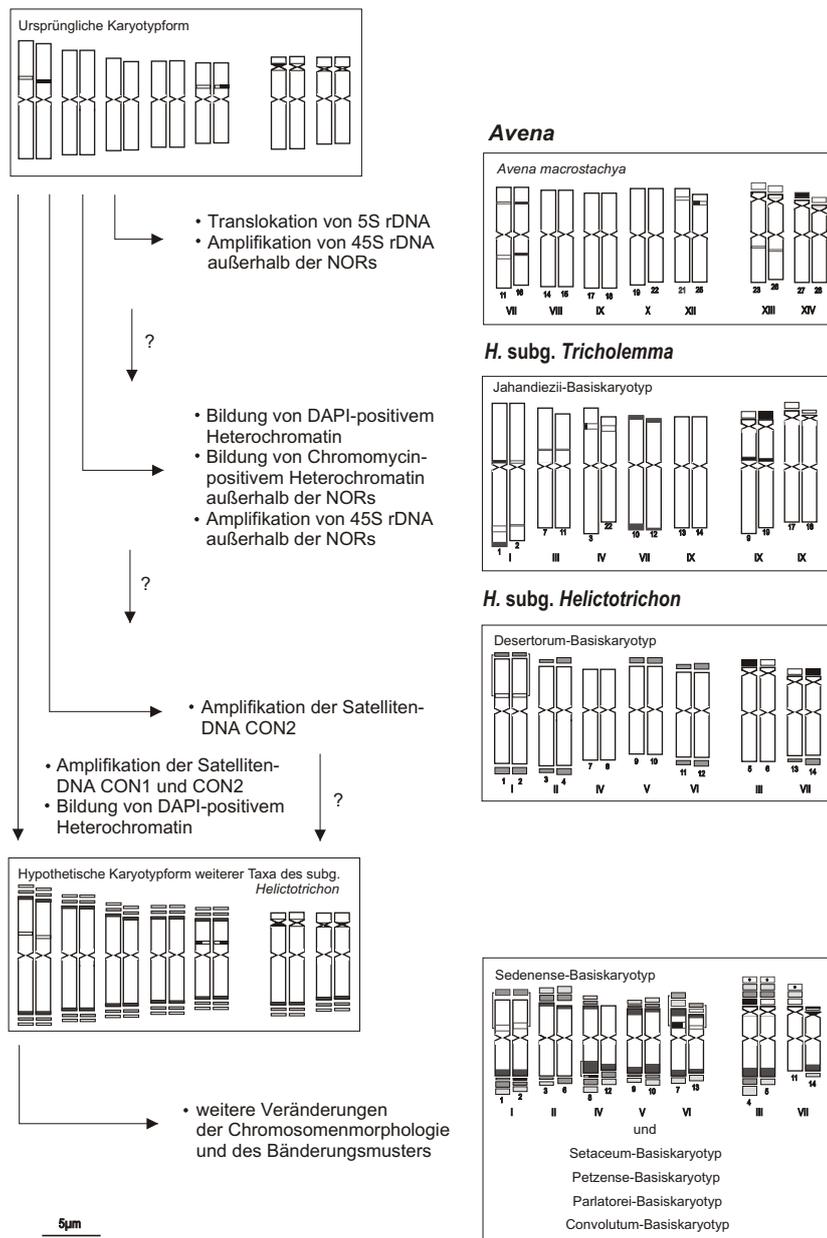


Abb. 93. Karyotypedifferenzierungen bei *Avena macrostachya* und Taxa von *Helictotrichon* subgg. *Helictotrichon* und *Tricholemma*, entsprechend der phylogenetischen Rekonstruktion in Kap. 4.6.2.

sedenense auf den Ostteil dieses Gebirges beschränkt, der gleichzeitig als glaziales Refugialgebiet in den Pyrenäen gedient haben dürfte.

Sowohl die gegenwärtigen Areale als auch die nachgewiesenen Kreuzungsbarrieren (GERVAIS 1981, 1983) sprechen gegen die Annahme einer engeren Beziehung zwischen *H. sedenense* und den alpin verbreiteten Hafern der *H. parlatoarei*-Gruppe (vgl. RÖSER 1989). Die Karyotypen der diploiden Taxa dieser beiden Verwandtschaftsgruppen sowie der rein mediterran verbreiteten *H. convolutum*-Gruppe zeigen dennoch einige Ähnlichkeiten (z.B. das Bänderungsmuster der 5S rDNA-enthaltenden Chromosomen), was auf eine gemeinsame Entstehung hindeutet. Demgegenüber weicht das kontinental verbreitete *H. desertorum* chromosomal stärker

ab und ist von diesen Gruppen des subg. *Helictotrichon* wahrscheinlich auch schon länger isoliert (Abb. 78, 93).

H. parlatoarei-Gruppe: Die Taxa der *H. parlatoarei*-Gruppe wurden bisher aus rein morphologischen Gründen in einer Artengruppe mit ausschließlich alpiner Verbreitung zusammengefasst. Das Vorkommen von Hybriden sowie die chromosomenmorphologischen Merkmale bestätigen deren enge Verwandtschaft. Chromosomale Merkmale des nur lokal in den Karawanken vorkommenden *H. xkrischae* (= *H. parlatoarei* x *H. setaceum* subsp. *petzense*; MELZER 1967) sowie eines vermutlichen Rückkreuzungsproduktes zwischen einem derartigen Hybriden mit einem Elter (*H. cf. xkrischae*) bestätigen den hybridogenen Charakter dieser

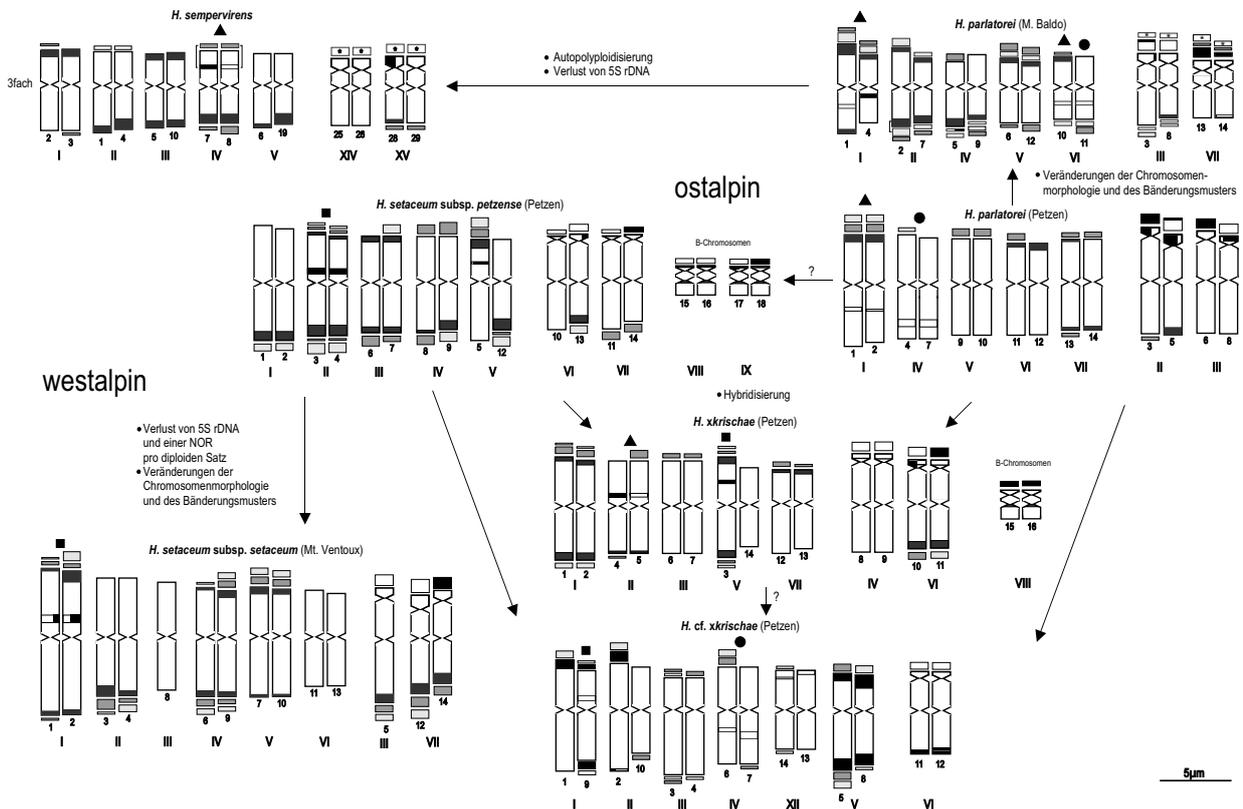


Abb. 94. Chromosomensätze von Taxa der *Helictotrichon parlatorei*-Gruppe (*H.* subg. *Helictotrichon*) und Schritte ihrer Karyotypdifferenzierung, Hybridisierung und Polyploidisierung. Markerchromosomen: ■ MCset, ▲ MCpar I, ● MCpar IV.

Pflanzen und ihre Entstehung aus *H. parlatorei* und *H. setaceum* subsp. *petzense*. Die beiden Unterarten von *H. setaceum*, die südostalpine subsp. *petzense* und die westalpine, ca. 600 km entfernte Schwestersippe, subsp. *setaceum* stimmen im Chromosomenaufbau weitgehend überein, unterscheiden sich aber in einigen Merkmalen von *H. parlatorei*. Charakteristische Merkmale finden sich im Bänderungsmuster der Chromosomen mit 5S rDNA sowie von Satellitenchromosomen (Abb. 94).

Der Karyotyp von *H. parlatorei*, der einen Elternart, ist durch das Vorkommen von zwei Paaren mit 5S rDNA gekennzeichnet, wovon eines durch CON1-, CON2- und DAPI-Bänder in subtelerischen Abschnitten des Arms ohne 5S rDNA gekennzeichnet ist, während das andere \pm keine Bänder an den Chromosomenenden aufweist (MCpar I und MCpar IV). Nur eines der vier Satellitenchromosomen von *H. parlatorei* besitzt ein DAPI-Band in subtelerischen Abschnitten der Arme ohne Satellit. Demgegenüber werden beide Unterarten von *H. setaceum* durch Chromosomen mit 5S rDNA, die an beiden Chromosomenenden CON1-, CON2- und DAPI-Bänder besitzen, sowie Satellitenchromosomen, die im Arm ohne Satellit subtelerische CON1-, CON2- und DAPI-Bänder aufweisen, gekennzeichnet (MCset). Die Hybriden *H. xkrischae* bzw. *H. cf. xkrischae* besitzen 5S rDNA enthaltende Chromosomen sowie

Satellitenchromosomen sowohl von *H. parlatorei* als auch von *H. setaceum* subsp. *petzense*. Die chromosomenmorphologische Übereinstimmung der B-Chromosomen von *H. xkrischae* und *H. setaceum* subsp. *petzense* spricht ebenfalls für die Hybridnatur von *H. xkrischae*. Die Lokalisation der Satelliten-DNAs CON1 und CON2 in den Chromosomen von *H. xkrischae* lässt sich jedoch nicht ohne weiteres von den Verhältnissen bei *H. parlatorei* und *H. setaceum* subsp. *petzense* ableiten. Vermutlich kam es hier bereits zu Translokationen zwischen einzelnen Chromosomen der unterschiedlichen parental Genome. Offenbar gehören die untersuchten Pflanzen zu einem komplexen Schwarm von Hybriden, bei dem die Genome der Elternarten aufgrund fehlender Kreuzungsbarrieren ständig durchmischt werden.

Die endemisch in den Westalpen und den französischen Voralpen vorkommenden hexaploide Art *H. sempervirens* entspricht bezüglich der Symmetrie des Satzes, der Ausdehnung der chromosomalen Satelliten und im Bänderungsmuster weitgehend der diploiden Art *H. parlatorei*, insbesondere der Population vom M. Baldo), so dass der Parlatorei-Basiskaryotyp hier 3fach vorliegt (Abb. 80, 94). Im Zuge der Polyploidisierung ist es zur Reduktion von 5S rDNA gekommen, da die Anzahl der 5S rDNA-Bänder nicht mehr einem Vielfachen des diploiden Basiskaryotyps entspricht (siehe Kap. 4.5). Offenbar hat – wie bei *H. sedenen-*

KARYOSYSTEMATISCHE SCHLUSSFOLGERUNGEN

se – die Polyploidisierung eines ansonsten weitverbreiteten diploiden Taxons zur Entstehung einer nur kleinräumig verbreiteten Art geführt. Auch hier ist das polyploide Taxon, *H. sempervirens*, beispielsweise in der Höhe der Halme und der Anzahl der Ährchen deutlich kräftiger als das diploide.

***H. convolutum*-Gruppe:** Diploide Vertreter der mediterran verbreiteten *H. convolutum*-Gruppe, die weitverbreitete zentral- bis ostmediterrane vorkommende Art *H. convolutum* sowie das westmediterrane, endemisch in Südspanien vorkommende *H. sarracenorum* weisen Karyotypmerkmale auf, die auch *H. sedenense*- und *H. setaceum* aus der *H. sedenense*- bzw. *H. parlatoarei*-Gruppe besitzen (z.B. im Bänderungsmuster der 5S rDNA-enthaltenden Chromosomen; Abb. 78). Sie unterscheiden sich von ihnen hauptsächlich durch die Anzahl und Ausdehnung der Satelliten-DNA-CON1- und CON2- sowie der DAPI-Bänder. Eine charakteristische und starke Ausdehnung dieser Bänder wie in den Chromosomensätzen von diploidem *H. convolutum* und *H. sarracenorum* wurde in den polyploiden Taxa der *H. convolutum*-Gruppe (*H. filifolium* subsp. *filifolium* und *arundinum* sowie *H. cantabricum*) jedoch nicht nachgewiesen. Somit ließ sich für diese Polyploiden nicht sicher angeben, welche Basiskaryotypen zusätzlich zum Parlatoarei-Basiskaryotyp hier exakt vertreten sind, d.h. der Sedenense-, Setaceum- oder der in *H. convolutum* und *H. sarracenorum* enthaltene Convolutum-Basiskaryotyp. Dass die Polyploiden dieser Verwandtschaftsgruppe jedoch höchstwahrscheinlich unter Beteiligung der Genome von *H. convolutum* bzw. *H. sarracenorum* entstanden sind (Abb. 81), geht aus den Ergebnissen der Kreuzungsexperimente von GERVAIS (1977, 1981, 1983) hervor. Hierbei wurde eine Entstehung von *H. filifolium* aus *H. sarracenorum* sowie eine enge Verwandtschaft von *H. convolutum* zu *H. cantabricum* festgestellt. Aus der rezenten Verbreitung der Arten und Artengruppen (*H. parlatoarei*-Gruppe endemisch in den Alpen, *H. convolutum*-Gruppe rein mediterran) sowie deren Morphologie (*H. parlatoarei*-Gruppe mit spezialisierter Diasporenbildung) ist außerdem zu schließen, dass beim Aufbau des Polyploidkomplexes der *H. convolutum*-Gruppe in der Tat *H. convolutum*- bzw. *H. sarracenorum*-ähnliche Sippen beteiligt waren.

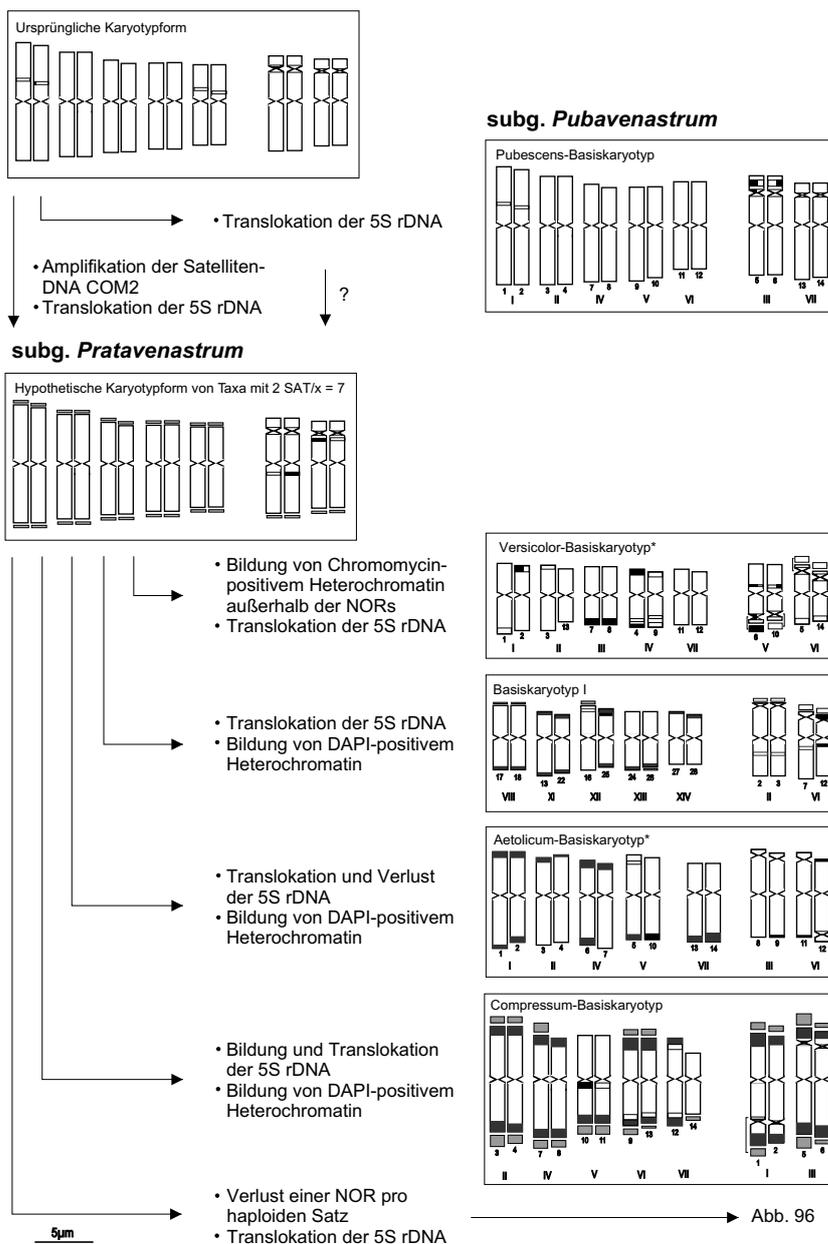
subg. *Tricholemma*: Das endemisch nordwestafrikanische Subgenus nimmt hinsichtlich morphologisch-anatomischer Merkmale eine Stellung zwischen den Untergattungen *Helictotrichon* (Infloreszenzverzweigung, Ährchenaufbau) und *Pratavenastrum* (Avenastrum-Blatttyp, kein periendodermaler Sklerenchymring in der Wurzel) ein (HOLUB 1958, RÖSER 1989). Das tetraploide *H. jahandiezii* ($2n = 4x = 28$) aus dem Mittleren Atlas steht bezüglich der 5S rDNA-Spacer-Sequenzen (RÖSER et al. 2001) an der Basis der gesamten Gattung *Helictotrichon*. Chromosomale Merkmale wie zwei Satellitenchromosomen pro haploiden Satz, 5S rDNA in Nicht-Satellitenchromosomen, sehr symmetrische

Chromosomen und das Fehlen der für die Untergattungen *Helictotrichon* und *Pratavenastrum* spezifischen Satelliten-DNAs CON1, CON2 bzw. COM2 lässt für *H. jahandiezii* die Entstehung aus einem \pm ursprünglichen Basiskaryotyp innerhalb der Gattung *Helictotrichon* durch Autopolyploidie möglich erscheinen (Abb. 18, 78). Aufgrund der genannten Karyotypmerkmale sowie des Vorkommens von vier 45S rDNA-Hybridisierungsstellen außerhalb der NORs zeigt der Karyotyp von *H. jahandiezii* starke Ähnlichkeiten zu *Avena macrostachya* (s.u.). Beide Arten sind mesomorph gebaute Gebirgsarten des vergleichsweise ariden Nordafrika mit sehr eingeschränkter Verbreitung. Es handelt sich bei Ihnen möglicherweise um Relikte einer früher weiterverbreiteten und an größere Feuchtigkeit adaptierten Flora.

subg. *Pubavenastrum*: *Helictotrichon pubescens*, einziger Vertreter dieses Subgenus, ist hauptsächlich mitteleuropäisch-westasiatisch verbreitet und nimmt sowohl hinsichtlich der Sequenzen der 18S-26S rDNA- als auch der 5S rDNA-Spacer und morphologischer Merkmale des Blütenbereichs eine Sonderstellung innerhalb der Gattung ein. Im chromosomalen Bereich zeigt das diploide *H. pubescens* aufgrund des Vorkommens von zwei Satellitenchromosomen pro haploiden Satz, der Lage von 5S rDNA in den größten Chromosomen des Satzes und von sehr symmetrischen Chromosomen eine Merkmalskombination, die es mit den phylogenetisch eher „ursprünglichen“ subgg. *Helictotrichon* und *Tricholemma* teilt (Abb. 78). Im Unterschied zu den Vertretern dieser beiden Untergattungen kommt jedoch 5S rDNA hier im chromosomalen Satelliten vor, was bei keinem weiteren Taxa beobachtet wurde. Auffällig ist bei *H. pubescens*, wie auch schon bei *H. desertorum* aus dem subg. *Helictotrichon*, das Fehlen von DAPI-positivem Heterochromatin. Wie bei *H. jahandiezii* (subg. *Tricholemma*) kommen zudem keine der für die übrigen Untergattungen *Helictotrichon* und *Pratavenastrum* charakteristischen Satelliten-DNA-Sequenzen vor. Aufgrund der Karyotypmerkmale ist die Annahme, dass *H. pubescens* ein inter-subgenerischer Hybrid zwischen Taxa der subgg. *Helictotrichon* und *Pratavenastrum* sei (SORENG 1998, 2000), damit sehr unwahrscheinlich.

subg. *Pratavenastrum*: Die artenreiche Untergattung mit eurasisch-nordafrikanischer (-nord-amerikanischer) Verbreitung besitzt Mannigfaltigkeitszentren in den Mediterraneis und den angrenzenden größeren Gebirgsregionen (Pyrenäen, Alpen und Kaukasus). Sie unterscheidet sich morphologisch-anatomisch durch einen \pm quer-elliptischen Querschnitt der Grannencolumella sowie besonderen Proportionen der Hüllspelzen und Ährchen von den anderen drei Untergattungen (RÖSER 1989, LANGE 1995a). Im Gegensatz zu subg. *Helictotrichon*, bei dem Xeromorphie bereits bei diploiden Arten auftritt, zeigen die diploiden Vertreter der Untergattung *Pratavenastrum* einen durchgängig mesomorphen Bau. Die Ausbildung xeromorpher Strukturen, ähnlich wie sie bei den Vertretern des subg. *Helictotrichon* vorkom-

Abb. 95. Karyotypedifferenzierungen bei *Helictotrichon pubescens* subg. *Pubavenastrum* und Taxa von *H.* subg. *Pratavenastrum* entsprechend der phylogenetischen Rekonstruktion in Kap. 4.6.2.
* Lage der COM2-Bänder nicht ermittelt.



men, erfolgte bei der Untergattung *Pratavenastrum* offenbar erst sekundär und beschränkt sich dabei auf Taxa, bei denen eine verstärkte Tendenz zur Polyploidisierung und verschiedene Formen weiterer Karyotypedifferenzierung anzutreffen sind. Wie in subg. *Helictotrichon* entstanden auch hier offenbar mehrere, voneinander z.T. unabhängige Polyploid-Komplexe. Dabei kommen in den Polyploiden unterschiedliche Basiskaryotypen – vergleichbar der *H. convolutum*-Gruppe aus dem subg. *Helictotrichon* – häufig kombiniert vor (Allopolyploidie; Kap. 4.5.1; Tabelle 5).

Insgesamt weist das subg. *Pratavenastrum* gegenüber dem subg. *Helictotrichon* eine größere Variabilität der Basiskaryotypen auf (Tabelle 5). Dies betrifft zum einen die höhere Anzahl unterscheidbarer Basiskaryotypen als auch

eine deutlichere Differenzierung der einzelnen Basiskaryotypen (Abb. 78, 79). Allen gemeinsam ist dabei das Vorkommen der Satelliten-DNA COM2. Ein wichtiges chromosomales Merkmal, was die Chromosomensätze/Basiskaryotypen des subg. *Pratavenastrum* in offenbar zwei unterschiedliche Gruppen teilt, ist dabei die Anzahl der Satellitenchromosomen von einem oder zwei pro haploiden Satz mit $x = 7$ (Abb. 95, 96). Interessant erscheint dabei, dass die diploiden Vertreter der Untergattung mit einer östlichen, balkanisch-pontischen Verbreitung (*H. aetolicum*, *H. compressum*) durch die ursprünglichere Anzahl von zwei Satellitenchromosomen pro haploiden Satz gekennzeichnet sind, ebenso wie die Hochgebirgsart *H. versicolor*, deren disjunkte Verbreitung vom Kaukasus bis in die Pyrenäen

KARYOSYSTEMATISCHE SCHLUSSFOLGERUNGEN

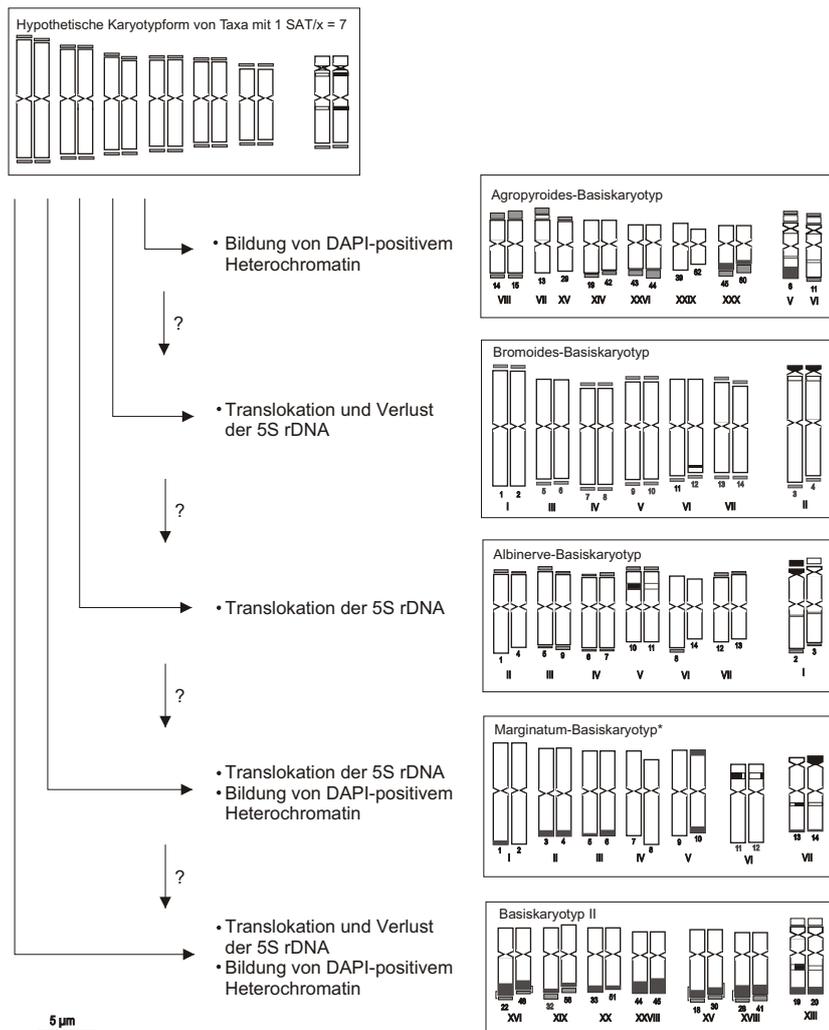


Abb. 96. Karyotypedifferenzierungen bei Taxa von *Helictotrichon* subg. *Pratavenastrum* entsprechend der phylogenetischen Rekonstruktion in Kap. 4.6.2. * Lage der COM2-Bänder nicht ermittelt.

reicht, die in den eigentlich mediterranen Gebirgen aber fehlt (siehe Abb. 97). Demgegenüber sind die Diploiden der v.a. westlichen, mediterran verbreiteten Arten (*H. bromoides*, *H. albinerve*, *H. leve*, *H. marginatum*) durch nur ein Satellitenchromosom pro haploiden Satz charakterisiert, was merkmalsphylogenetisch einen offenbar abgeleiteten Zustand verkörpert (siehe Kap. 4.6.2; Abb. 90, 91). Ausgehend bzw. unter Beteiligung von Basiskaryotypen mit zwei Satellitenchromosomen pro $x = 7$ sind nur wenige Polyploide entstanden: *Helictotrichon armeniacum* (12x) enthält als Autopolyploide ausschließlich den Aetolicum-Basiskaryotyp, der Versicolor-Basiskaryotyp ist in allopolyploiden *H. lusitanicum* (20x) zweifach vertreten, der Compressum-Basiskaryotyp wurde nicht in polyploiden Arten gefunden. Ausgehend von den Basiskaryotypen mit einem Satellitenchromosom pro $x = 7$ entstanden demgegenüber viel umfangreichere Polyploidkomplexe, nämlich die der *H. bromoides*-, *H. marginatum*-, *H. blaii*- sowie der *H. adsurgens*-Gruppe (Tabelle 5), welche neben den Polyploiden auch noch eine größere Zahl von diploiden Taxa enthalten.

***H. bromoides*-Gruppe:** Basiskaryotypen mit einem Satellitenchromosom pro $x = 7$ treten zwar gehäuft im westlichen Mittelmeergebiet auf, kommen jedoch auch bei dem v.a. ägäisch verbreiteten 10x *H. agropyroides* aus der *H. bromoides*-Gruppe vor. Diese Art gilt aufgrund arealkundlicher Überlegungen und der geologischen Geschichte des Ägäisraumes als wahrscheinlich sehr „alt“ und könnte schon vor 5-6 Millionen Jahren entstanden sein (vgl. GREUTER 1972, LANGE 1995a). *Helictotrichon agropyroides* ist durch Autopolyploidie aus dem Agropyroides-Basiskaryotyp mit einem Satellitenchromosom pro $x = 7$ entstanden, wobei sich die untersuchten Herkünfte (Kreta, Peloponnes) weitgehend gleichen und nur geringfügig im Gehalt von DAPI-positivem Heterochromatin sowie der Anzahl der DAPI-Bänder unterscheiden. Wie bereits im morphologischen Bereich (LANGE 1991b, 1995a) festgestellt, scheint sich auch im chromosomalen Bereich zu bestätigen, dass eine Weiterentwicklung der isolierten Teilpopulationen Kretas, der ägäischen Inseln und des Peloponnes sowie eine Aufspaltung in lokale Inselrassen nicht stattfand (Phänomen der „Fossilisation“ nach GREUTER 1972).

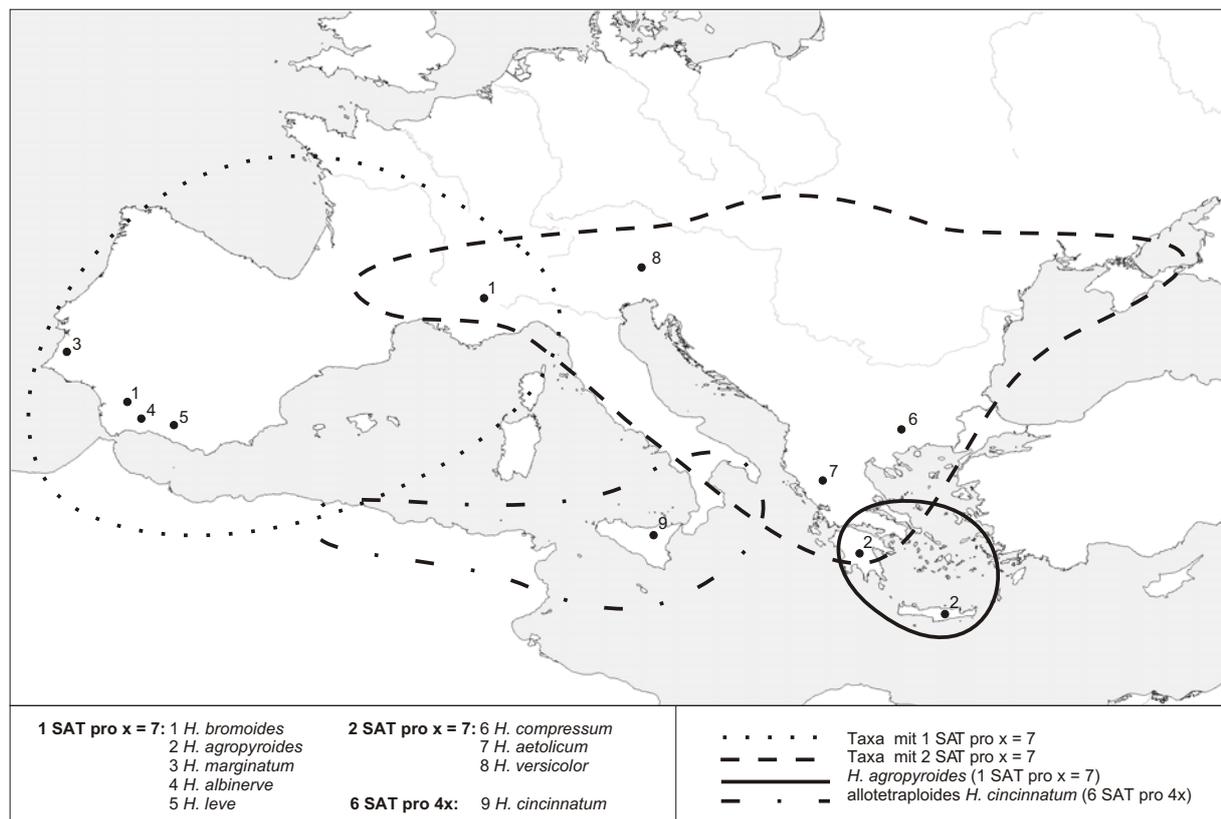


Abb. 97. Untersuchte Herkünfte und generalisierte Gesamtverbreitung unterschiedlicher Basiskaryotypen von *Helictotrichon* subg. *Pratavenastrum*.

Ein möglicher Differenzierungsweg des Agropyroides-Basiskaryotyps könnte zum Bromoides-Karyotyp geführt haben, denn chromosomenmorphologisch sind beide einander ähnlich (Abb. 96). Die Ähnlichkeit besteht darin, dass 5S rDNA in den Satellitenchromosomen proximal zur NOR sowie in den Armen ohne Satellit vorkommt. Geringe Unterschiede zeigen sich bezüglich der Lage weiterer 5S rDNA-Loci, in der Ausdehnung und der Anzahl der COM2-Bänder sowie im Vorkommen bzw. Fehlen von DAPI-Bändern. Mit dem Bromoides-Karyotyp verbindet sich der Aufbau des gegenüber *H. agropyroides* nunmehr vorwiegend westmediterran verbreiteten und dort artenreichen Polyploidkomplexes. Interessanterweise liegt in der einzigen zentralmediterranen Art der *H. bromoides*-Gruppe, dem allotetraploiden *H. cinninatum* (Cyrenaica, Sizilien, Tunesien, Algerien) ein Bromoides-Basiskaryotyp kombiniert mit dem als Basiskaryotyp I bezeichneten Chromosomensatz vor, der wie bei den o.g. „östlichen“ Chromosomensätzen noch zwei Satellitenchromosomen pro $x = 7$ enthält. In den westmediterranen Vertretern des subg. *Pratavenastrum* kommen außer dem Bromoides-Basiskaryotyp weitere Chromosomensätze/Basiskaryotypen vor, die sich – wie der Bromoides-Basiskaryotyp selbst – durch nur ein Satellitenchromosom pro $x = 7$ auszeichnen (Abb. 96, 97). Da der Bromoides-Basiskaryotyp außer in *H. bromoides* (weitestverbreite

diploide Art des subg. *Pratavenastrum* in der Mediterraneis) auch noch in einigen Polyploiden (*H. cinninatum*, *H. gervaisii*) vorkommt, erstreckt sich seine gesamte, aktuelle wie – in Polyploiden repräsentierte – historische Verbreitung über ein sehr großes Gebiet. Dieser Basiskaryotyp ist durch Fehlen von DAPI-positivem Heterochromatin gekennzeichnet, was ebenfalls im Desertorum- und Pubescens-Karyotyp feststellbar ist. Somit kommt in den Chromosomen der drei weitestverbreiteten untersuchten diploiden Arten von *Helictotrichon*, *H. desertorum* (subg. *Helictotrichon*), *H. pubescens* (subg. *Pubavenastrum*) und *H. bromoides* (subg. *Pratavenastrum*) kein DAPI-positives Heterochromatin vor.

Innerhalb der westmediterranen Vertreter der *H. bromoides*-Gruppe wurden chromosomale Veränderungen (insb. Polyploidisierung) in einen Zusammenhang mit den jeweiligen ökologischen Anpassungen der Taxa gebracht, wobei das diploide und mesomorphe *H. bromoides* mit Verbreitungsschwerpunkt eher im Norden des Mediterrangebietes als Ausgangspunkt gesehen wurde (RÖSER 1989). Gleichzeitig ließen sich bereits durch Arbeiten mit nicht-differenzieller Chromosomenfärbung im großen Verbreitungsgebiet von *H. bromoides* chromosomenmorphologisch etwas unterschiedliche Karyotypen feststellen, was die Armlängenverhältnisse der Chromosomen betrifft, und in der vorliegenden

KARYOSYSTEMATISCHE SCHLUSSFOLGERUNGEN

Untersuchung bestätigt werden kann (vgl. Abb. 20, 21). Aus solchen mesomorphen Diploiden mit unterschiedlichen Karyotypvarianten seien durch „infraspezifische Hybridisierung“ mit anschließender Polyploidisierung als Tetraploide zunächst mesomorphe (z.B. *H. gervaisii* subsp. *arundanum*) und schließlich xeromorphe, an Trockenheit adaptierte Tieflandssippen entstanden. Unter Beteiligung eines weiteren Genoms wären die hochpolyploiden Taxa mit vornehmlich südlicher Verbreitung, oft kleinen Arealen und ökologischen Spezialanpassungen entstanden. Anhand der vorliegenden, wesentlich detaillierteren Karyotypuntersuchungen lässt sich diese Hypothese im Prinzip verifizieren, allerdings ist die genomische Zusammensetzung der westmediterranen Polyploiden aus der *H. bromoides*-Gruppe wesentlich komplizierter: Die innerhalb des diploiden *H. bromoides* nachgewiesenen unterschiedlichen Varianten des Bromoides-Basiskaryotyps sind auch in Polyploiden anzutreffen, wobei im tetraploiden *H. cincinnatum* die symmetrischere Variante des Bromoides-Basiskaryotyps, in tetraploidem und hexaploiden *H. gervaisii* subsp. *arundanum* aus Andalusien jedoch die asymmetrischere Variante vorhanden ist (Abb. 82).

In *H. gervaisii* subsp. *gervaisii* – ebenfalls aus Andalusien – tritt nur mehr der Basiskaryotyp II auf, während der Bromoides-Basiskaryotyp nicht vorkommt. Beim endemisch NW-afrikanischen hochpolyploiden *H. pruinosum*, welches die südlichstverbreitete Art der *H. bromoides*-Gruppe darstellt, fehlt ebenfalls der Bromoides-Karyotyp. Neben dem Basiskaryotyp II kommt hier erstaunlicherweise der Albinerve-Basiskaryotyp vor (Abb. 85), der ansonsten eigentlich für andere Verwandtschaftsgruppen charakteristisch ist (u.a. *H. marginatum*-, *H. blaii*-, *H. adsurgens*-Gruppe). Die Pflanzen der untersuchten Population vom Südrand des Mittleren Atlas zeigen im anatomischen Aufbau der Blätter einige für die *H. bromoides*-Gruppe untypische Merkmale, insbesondere das Vorkommen sklerenchymatischer Zellen zwischen den Leitbündeln und der Epidermis von Blattober- und Unterseite (vgl. RÖSER 1998), was bei sonstigen Taxa der *H. bromoides*-Gruppe nicht vorkommt, jedoch sämtliche Taxa u.a. der *H. marginatum*-, *H. blaii*- sowie *H. adsurgens*-Gruppe auszeichnet und im phylogenetischen Sinne ein plesiomorphes Merkmal darstellt. Dieses Phänomen war als „retention of primitive character states“ in Hochpolyploiden gegenüber Diploiden für *H. pruinosum* (*H. bromoides*-Gruppe) und andere Verwandtschaftsgruppen bezeichnet worden (RÖSER 1998). Es kann durch die vorliegenden Ergebnisse jedoch erstmals kausal erklärt werden. Es handelt sich also nicht um „retention“, sondern „presence“ ursprünglicher Merkmalszustände in solchen Hochpolyploiden, die auf dem Vorhandensein der entsprechenden Genome in diesen Pflanzen/Taxa beruht. Die erstaunliche morphologische Formenmannigfaltigkeit in den Pflanzen, die unter *H. gervaisii* subsp. *gervaisii* zusammengefasst werden (ROMERO ZARCO 1984a, RÖSER 1989), bei gleichzeitig mehreren unterschiedlichen Ploidiestufen (6x, 8x, 9x, 10x), lässt vermuten, dass

bei diesem „Taxon“ auch noch andere genomische Zusammensetzungen vorkommen können als bei der hier untersuchten Herkunft mit 8x.

Für den Basiskaryotyp I (nur in *H. cincinnatum*; Abb. 82) mit plesiomorphen zwei Satellitenchromosomen pro $x = 7$ lässt sich kein unmittelbarer Zusammenhang zu dem in zahlreichen Taxa auftretenden Basiskaryotyp II mit nur einem Satellitenchromosom pro $x = 7$ (apomorph) erkennen (Kap. 4.4; Abb. 79). Während der Basiskaryotyp I auch vergleichsweise symmetrisch ist, zeigt der Basiskaryotyp II deutlich asymmetrischere Armlängenverhältnisse, die aber nicht allein auf einer verstärkten Amplifizierung entsprechender Sequenzen im konstitutiven Heterochromatin der Chromosomenenden des jeweils längeren Chromosomenarmes beruht. Auch im Euchromatin unterscheiden sich bei den meisten Chromosomen die jeweiligen Armlängen deutlich voneinander.

***H. marginatum*-Gruppe:** Die Entstehungsgeschichte der im Folgenden zu besprechenden untersuchten Polyploiden aus dem subg. *Pratavenastrum* ist ebenfalls kompliziert und bietet weitere Beispiele für „retikuläre Evolution“ in Polyploid-Komplexen. Gegenüber dem Formenkreis von *H. bromoides* besitzt die *H. marginatum*-Gruppe im Bereich der Karyotypen eine noch größere Plastizität (vgl. SAUER & HEUBL 1984). Hinsichtlich der untersuchten Parameter erweisen sich die Chromosomensätze des endemisch in der Sa. Nevada (Andalusien) vorkommenden *H. leve* (2x) und der auf die Sa. Bermeja (Andalusien) beschränkten diploiden Chromosomenrasse von *H. albinerve* (2x, 4x, 6x) als vergleichsweise einfach strukturiert und lassen sich chromosomenmorphologisch nicht voneinander unterscheiden (Albinerve-Basiskaryotyp; Kap. 4.4). Eine Ableitung des Albinerve- aus dem Bromoides-Basiskaryotyp ist ebenso denkbar wie die aus dem Agropyroides-Basiskaryotyp, denn all diese Basiskaryotypen unterscheiden sich zwar in den Lokalisationen ribosomaler DNAs voneinander, stimmen in den übrigen Merkmalen jedoch weitgehend überein (ein Satellitenchromosom pro haploiden Satz mit $x = 7$, Symmetrie der Chromosomensätze, Anzahl, Lage und Ausdehnung der Bänder mit der Satelliten-DNA COM2; vgl. Abb. 96) und besitzen kein DAPI-positives Heterochromatin. Obwohl das pontisch verbreitete *H. compressum* (Compressum-Basiskaryotyp) aufgrund morphologischer Daten in die selbe Artengruppe wie die westmediterranen Taxa *H. albinerve*, *H. leve*, *H. marginatum*, *H. cintranum* und *H. hackelii* gestellt wird (*H. marginatum*-Gruppe), ist kein Zusammenhang zwischen dem Albinerve- und dem Compressum-Basiskaryotyp erkennbar (Abb. 79) und aufgrund der ermittelten chromosomalen Unterschiede zwischen beiden sogar eher auszuschließen. Der Marginatum-Basiskaryotyp zeigt mit dem Albinerve-Basiskaryotyp weitgehend übereinstimmende Merkmale, unterscheidet sich jedoch durch DAPI-positive Heterochromatin-Bänder, was eine Entstehung des Marginatum-Basiskaryotyps aus dem Albinerve-Basiskaryotyp durch Amplifi-

zierung entsprechender Sequenzen im Heterochromatin wahrscheinlich macht (Abb. 96).

Als mesomorphe Taxa der *H. marginatum*-Gruppe weisen bereits *H. marginatum* und *H. albinerve* nicht nur diploide, sondern auch tetraploide und hexaploide Chromosomensippen auf, die \pm häufig im atlantischen Bereich der Iberischen Halbinsel und Nordafrikas vorkommen. Die Tetraploiden von *H. albinerve* (autotetraploid in der untersuchten Herkunft) besitzen dabei ein größeres Verbreitungsgebiet als die Diploiden, die nur aus dem äußersten Süden der Iberischen Halbinsel bekannt sind bzw. die Hexaploiden aus dem Rif-Gebirge. Tetraploide von *H. marginatum* sind demgegenüber weniger weit verbreitet als Diploide und sind vermutlich polytop im Norden, im Zentrum der Iberischen Halbinsel und in der Algarve entstanden (RÖSER 1989). Hexaploide wurden bisher nur in Nordportugal gefunden. Ausgehend vom Marginatum-Basiskaryotyp entstand durch Autopolyploidie die im Südwesten der Iberischen Halbinsel endemische, trockenheitsadaptierte Art *H. cintranum*, die zumeist als verwandt mit *H. albinerve* betrachtet wurde (GERVAIS 1973b, ROMERO ZARCO 1984a), in der Blattanatomie und der Morphologie der Ährchen jedoch gemeinsame Merkmale mit *H. marginatum* zeigt, so dass dieses Taxon nicht weiter als Unterart von *H. albinerve*, sondern als eigenständige Art angesehen wurde (RÖSER 1992). Im Chromosomensatz des hexaploiden *H. hackelii*, einer im äußersten Südwesten Portugals endemisch vorkommenden, extrem xeromorphen Art, ist neben dem Albinerve-Basiskaryotyp überwiegend der Basiskaryotyp II beteiligt (Abb. 85). Wie zuvor bereits für *H. pruinatum* (*H. bromoides*-Gruppe) feststellbar, zeichnet sich auch das allopolyploide *H. hackelii* durch eine äußerst ungewöhnliche Kombination von Merkmalen aus, die dazu Anlass gab, diese Art in eine eigene, monotypische Sektion zu stellen (sect. *Scleravenastrum* J. HOLUB; vgl. HOLUB 1958, 1980a; ROMERO ZARCO 1984a). Es wurde sogar diskutiert, ob es sich bei *H. hackelii* um einen Hybriden zwischen Vertretern aus den subgg. *Helictotrichon* und *Pratavenastrum* handeln könne (GERVAIS 1973b), was aufgrund der vorliegenden chromosomal Daten aber auszuschließen ist.

Während die westmediterranean verbreiteten Diploiden der *H. marginatum*-Gruppe, *H. leve*, *H. albinerve* und *H. marginatum* Ähnlichkeiten ihrer Chromosomensätze aufweisen (Albinerve-, Marginatum-Basiskaryotyp), unterscheidet sich das geographisch isoliert stehende pannonisch-pontische Element *H. compressum* (Compressum-Basiskaryotyp) chromosomal deutlich von diesen drei Arten. Dies zeigte sich auch in Restriktionsstellenkartierungen der 18S-26S rDNA (GREBENSTEIN 1992). Die Anzahl von vier Satellitenchromosomen im Compressum-Basiskaryotyp, dessen Satelliten zudem eine auffällige Größe zeigen, sowie die Lage der 5S rDNA-Bänder schließen einen engeren Zusammenhang mit dem Marginatum-, Albinerve- und Bromoides-Basiskaryotyp aus. Vermutlich handelt es sich um eine eigenständige Entwicklungslinie, bei der ebenso wie in *H. aetolicum* und *H.*

versicolor und dem Basiskaryotyp I die ursprüngliche Anzahl von zwei Satellitenchromosomen pro haploiden Satz erhalten ist (Abb. 95). *Helictotrichon compressum* nimmt mit *H. aetolicum* und *H. versicolor* im Stammbaum aus den 5S rDNA-Spacer-Sequenzen (Abb. 90; RÖSER et al. 2001) eine basale Position innerhalb des subg. *Pratavenastrum* ein. Es wird deutlich, dass – in taxonomischer Hinsicht – die hier verwendete Unterscheidung von Artengruppen (vgl. RÖSER 1989, LANGE 1995a) als nicht formale Klassifikation zwar „bestimmungstechnische“ Vorteile gegenüber früheren Konzepten bietet (SAINT-YVES 1931, HOLUB 1980a), aber in phylogenetischer Hinsicht nicht zufriedenstellt, da das Ausmaß der „retikulaten Evolution“ bei Polyploiden und – wie im Falle von *H. compressum* – das Ausmaß der Homoplasie in morphologisch-anatomischen Merkmalen schon bei Diploiden unterschätzt wurde.

***H. aetolicum*-Gruppe:** Innerhalb dieser balkanisch-anatolisch-kaukasisch verbreiteten Gruppe existieren bei *H. aetolicum* (Balkan) bereits zwei „chromosomale Rassen“ unterschiedlicher Ploidiestufe. Diploide wurden für Nordgriechenland (GREBENSTEIN 1992 und Kap. 3.1.4.3.1), Tetraploide für Makedonien (ehemaliges Jugoslawien) nachgewiesen (Sauer 1984). Beide haben ihre Standorte in subalpinen bis alpinen Etagen in offenen Kleinstrauch- bzw. Rasengesellschaften. Der Chromosomensatz des nordanatolischen, mit 12x hochpolyploiden *H. armeniacum* geht auf den Aetolicum-Basiskaryotyp zurück und entstand wahrscheinlich durch Autopolyploidie (vgl. Kap. 4.5.1). *Helictotrichon armeniacum* kommt in größeren Höhen (bis 3000 m) in trockenen Rasengesellschaften, häufig auf steinigem Untergrund vor (LANGE 1995a) und ist an aride Bedingungen stärker angepasst als *H. aetolicum*. Insofern ist innerhalb der *H. aetolicum*-Gruppe eine Hervorbringung stark trockenheitsadaptierter Taxa mit Polyploidisierung verbunden, ebenso wie in der *H. bromoides*- und der *H. marginatum*-Gruppe (s.o.). In phytogeographischer Hinsicht bildet die Disjunktion zwischen balkanischem *H. aetolicum* und anatolisch-kaukasischem *H. armeniacum* ein neues Beispiel für floristische Zusammenhänge zwischen dem Balkan und Anatolien und damit der vieldiskutierten Phytogeographie des Ägäis-Raums. Im vorliegenden Falle mag es sich sogar um Expansion aus Refugien des Balkans (*H. aetolicum*) in Hochgebirge Anatoliens und des Kaukasus (*H. armeniacum*) handeln, somit um eine sekundäre Besiedlung der Hochgebirge Westasiens.

***H. versicolor*-Gruppe:** Auch *H. versicolor* subsp. *versicolor* mit seiner südlichsten Verbreitung in dem Korab Massif und den Rhodopen besitzt wie *H. aetolicum* und *H. compressum* insgesamt zwei Satellitenchromosomen pro haploiden Satz, so dass für diese Art, die als Bewohner alpiner Matten mit Vorkommen bis in die Pyrenäen sogar Westeuropa erreicht, ebenfalls ein „östlicher“ Ursprung anzunehmen ist (vgl. auch LANGE 1995a). Das charakteristische Bänderungsmus-

KARYOSYSTEMATISCHE SCHLUSSFOLGERUNGEN

ter von *H. versicolor*, nämlich subtelermerische Chromomycin-Bänder, ist für Diploide dieser Untergattung einzigartig, kommt jedoch auch in dem hochpolyploiden *H. lusitanicum* aus Nordportugal vor (s.u.).

***H. blaii*-Gruppe:** Die Vertreter der *H. blaii*-Gruppe, das balkanisch-kaukasisch disjunkt verbreitete *H. blaii*, das südostalpin verbreitete *H. praeustum* sowie das weitverbreitete west- und mitteleuropäisch vorkommende *H. pratense* s.l. unterscheiden sich morphologisch durch eine spezifische Epidermisstruktur eindeutig von den anderen Verwandtschaftsgruppen (vgl. LANGE 1995a). Bisher konnten keine diploiden oder tetraploiden Taxa in dieser Gruppe gefunden werden, so dass ihr Ursprung und ihre Herkunft unklar waren. Frühere Angaben über eine tetraploide Chromosomenzahl von *H. blaii* subsp. *blaii* (SAUER 1984) gehen vermutlich auf eine Verwechslung zurück, so dass sich innerhalb der *H. blaii*-Gruppe keine Sippe mit einer Ploidiestufe von weniger als 12x findet (vgl. RÖSER 1998).

Die große Variabilität einzelner morphologischer Merkmale sowie die ungenügende taxonomische Bearbeitung der *H. blaii*-Gruppe führten in der Vergangenheit zur Beschreibung einer Vielzahl von Unterarten und Varietäten von *H. pratense* (u.a. für Nordspanien und die französischen Pyrenäen; SAINT-YVES 1931; GERVAIS 1973a, b; HOLUB 1961, 1977, 1980a; KERGUÉLEN 1975; ROMERO ZARCO 1984a), die teilweise sogar als eigenständige Arten aufgefasst werden (GERVAIS 1973a, b; HOLUB 1977, 1980a; SMYTHIES 1986), z.B. *Avenula vasconica* (ST-YVES) LAINZ, *Avenula requienii* (MUTEL) HOLUB und *Avenula pungens* (SENNEN ex ST-YVES) J. HOLUB. Für die *H. blaii*-Gruppe ergibt sich daraus eine z.T. sehr verworrene systematische Gliederung. Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse ist dies durch die „genomische Struktur“ dieser Polyploidien bedingt (Vorkommen unterschiedlicher Basiskaryotypen in zudem unterschiedlichen Anteilen), so dass die *H. blaii*- (ebenso wie die *H. adsurgens*-) Gruppe ein Mosaik durch Übergänge miteinander verbundener Autopolyploider, Segment-Allopolyploider und unterschiedlichster Allopolyploider darstellt. Es ist also nicht verwunderlich, dass die Taxonomie dieser Gruppe wenig befriedigt und sich einige der hier untersuchten Populationen keinem der beschriebenen Taxa zuordnen lassen.

Morphologisch-anatomische Mannigfaltigkeit korreliert bei dieser Gruppe mit Mannigfaltigkeit im Karyotyp. Auf den Erkenntnissen von Kreuzungsexperimenten wurde bereits vermutet, dass *H. pratense* durch (Allo-)Polyploidisierung einerseits aus westmediterranen Vertretern der *H. bromoides*-Gruppe (GERVAIS 1968a, 1973a, b, 1981; ROMERO ZARCO 1984a) oder aus spanischen Vertretern der *H. marginatum*-Gruppe (GERVAIS 1973a, 1981; ROMERO ZARCO 1984a) entstanden sein könnte. HOLUB (1962) sah in *H. cinnatum* einen morphologischen Übergangstyp zwischen *H. bromoides* und *H. pratense*. Während morphologische und anatomische Argumente gegen derartige Ableitungen sprechen, da beispielsweise bei den hochpolyploiden Arten der

H. bromoides-Gruppe nie die spezifische Epidermisstruktur (LANGE 1995a), sowie andere blütenmorphologische Merkmale der *H. pratense*-Gruppe auftreten (RÖSER 1989), zeigen die chromosomalen Merkmale dennoch deutliche Beziehungen zu Vertretern der *H. bromoides*- und der *H. marginatum*-, aber auch zur *H. adsurgens*-Gruppe.

Aus der Analyse vorkommender Basiskaryotypen können für die hier untersuchten Vertreter der *H. blaii*- und *H. adsurgens*-Gruppe genaue Angaben über deren Entstehung gegeben werden. Während die Symmetrieverhältnisse sowie Längenvarianzen für die Mehrheit der untersuchten Taxa ein recht einheitliches Bild ergeben, zeigen die Bänderungsanalysen und *in situ*-Hybridisierungen, dass bei der Entstehung der Arten dieser Verwandtschaftsgruppe der Albinerve- und der Marginatum-Basiskaryotyp sowie der Basiskaryotyp II beteiligt waren.

Helictotrichon blaii subsp. *blaii* repräsentiert mit seiner endemisch nordbalkanischen Verbreitung ein geographisch isoliertes „Absprengsel“ dieses Formenkreises, der auf dem Balkan ansonsten nicht repräsentiert ist. Das durch Autopolyploidie aus dem Marginatum-Basiskaryotyp entstandene 14x Taxon enthält diese Chromosomensätze in weitgehend unveränderter Form (Abb. 84). Hier sind nach erfolgter Polyploidisierung keine oder nur geringe chromosomomorphologische Veränderungen in Form von Translokationen oder anderen Chromosomenumbauten eingetreten. Auch bezüglich der 5S rDNA-Spacer besitzt *H. blaii* subsp. *blaii* sehr einheitliche Repeats (RÖSER et al. 2001), was die autopolyploide Struktur bestätigt.

Autopolyploide Entstehung zeigen auch zwei der drei untersuchten Herkünfte von *H. pratense* subsp. *amethysteum* aus Andorra bzw. Spanien. Hierbei handelt es sich um eine endemische Unterart der zentralen und östlichen Pyrenäen. Die Entstehung des 18x Chromosomensatzes der beiden Herkünfte beruht – im Gegensatz zu *H. blaii* – auf Polyploidisierung ausgehend vom Albinerve-Basiskaryotyp (Kap. 4.5.1), der in diesen Polyploiden wiederum in fast unveränderter Form (verglichen mit diploid-tetraploidem *H. albinerve* oder *H. leve*) enthalten ist. Eine Population (18x?) aus Frankreich (Pyénées-Orientales), die sich morphologisch-anatomisch ebenfalls der subsp. *amethysteum* zurechnen lässt, besitzt neben mehrheitlich vertretenem Albinerve-Basiskaryotyp (6,5fach) auch 3fach den Marginatum-Basiskaryotyp (Tabelle 5; Abb. 83). Die weiteren analysierten Unterarten von *H. pratense* bzw. taxonomisch keiner seiner beschriebenen Unterarten zurechenbaren Populationen zeichnen sich gegenüber der subsp. *amethysteum* durch noch weitere Kombinationen an unterschiedlichen Basiskaryotypen und Ploidieniveaus aus. Sie zeigen durchweg allopolyploide Entstehung. Beteiligt sind dabei der Albinerve- und Marginatum-Basiskaryotyp sowie der Basiskaryotyp II.

Ein gleichzeitiges Vorkommen des Albinerve-Basiskaryotyps und des Basiskaryotyps II zeigen die Chromosomensätze von 18x subsp. *pratense* aus England und 14x subsp. aff. *pratense* aus Frankreich, einer unbestimmbaren

aber der subsp. *pratense* morphologisch ähnlichen Herkunft (Abb. 86). Die Chromosomensätze beider Herkünfte zeichnen sich durch zahlenmäßig jeweils unterschiedliche Repräsentation beider Basiskaryotypen aus. *Helictotrichon pratense* s.l. mit 19x vom Mt. Ventoux (Südost-Frankreich), welches sich keiner der beschriebenen Unterarten zuordnen lässt, besitzt ebenfalls diese Basiskaryotypen, allerdings in nochmals anderer zahlenmäßiger Zusammensetzung, was auch für die südalpin verbreitete Unterart von *H. praeustum* subsp. *praeustum* aus der *H. blaii*-Gruppe festzustellen ist (Abb. 85).

Die drei untersuchten Herkünfte von *H. pratense* subsp. *ibericum* aus Spanien mit Chromosomensätzen von 14x-15x sind hingegen durch das gleichzeitige Vorkommen des Albinerve-, Marginatum-Basiskaryotyps sowie des Basiskaryotyps II charakterisiert (Tabelle 5; Abb. 87), wobei diese drei Basiskaryotypen anteilmäßig jeweils unterschiedlich vertreten sind. Das subsp. *ibericum* ist gleichzeitig morphologisch-anatomisch gut charakterisiert (HOLUB 1980a, ROMERO ZARCO 1984a) und nimmt als einziger Vertreter von *H. pratense* außerhalb der Pyrenäen auf der Iberischen Halbinsel eine nennenswerte, wenngleich disjunkte Verbreitung ein (vgl. ROMERO ZARCO 1984a).

***H. adsurgens*-Gruppe:** Sowohl der Albinerve-, und Marginatum-Basiskaryotyp als auch der Basiskaryotyp II kommen in *H. adsurgens* und *H. planiculme* vor (Abb. 88). Beide Vertreter, die sich ökologisch im Hinblick auf den Wasserbedarf unterscheiden, besitzen zahlreiche morphologische Übereinstimmungen. Einige Merkmale in der Epidermisstruktur der Blattspreiten zeigen jedoch Übergänge zu einzelnen Sippen von *H. pratense*, v.a. der subsp. *hirtifolium* comb. ined. (LANGE 1995a). GAYER (1932) sah *H. adsurgens* (unter *Avenastrum conjungens* Hack. ex Gayer) aufgrund der Variabilität in der Länge der Rachillaare zudem als eine hybridogene Formenreihe zwischen *H. planiculme* und *H. pratense* an, eine Theorie, der eine Reihe von Autoren folgten (HOLUB 1959, 1961, 1962; TZVELEV 1971; GERVAIS 1973a). Im Hinblick auf die vorkommenden Basiskaryotypen lässt sich ebenfalls feststellen, dass die *H. adsurgens*-Gruppe nicht strikt von der *H. blaii*-Gruppe getrennt ist.

***H. lusitanicum*:** Für die endemisch in NO-Portugal vorkommende Art *H. lusitanicum* ist die systematische Stellung innerhalb der Untergattung *Pratavenastrum* bislang nicht klar, da sie charakteristische Merkmale der Ährchenmorphologie der *H. blaii*-Gruppe aufweist, in Blattanatomie und Epidermismerkmalen aber die Merkmale der *H. bromoides*-Gruppe besitzt (RÖSER 1998). Der 20x Chromosomensatz besitzt den höchsten Ploidiegrad aller hier untersuchten Arten. Neben dem Albinerve-Basiskaryotyp und dem Basiskaryotyp II, die in zahlreichen Arten des subg. *Pratavenastrum* enthalten sind, kommt hier auch noch der Versicolor-Basiskaryotyp vor (Abb. 89), welcher in keiner anderen polyploiden Art nachgewiesen werden konnte. Es

lässt sich vermuten, dass dies im Zusammenhang mit den auftretenden, ungewöhnlichen Merkmalsbildungen bei *H. lusitanicum* steht. In historisch-phytogeographischer Hinsicht ist es leicht vorstellbar dass die Areale von *H. versicolor* (heutige Westgrenze in den Pyrenäen) und von Vorläufern des heutigen *H. lusitanicum* über das Kantabrische Gebirge miteinander in Kontakt standen.

4.6.4 Karyotypvergleiche zwischen Gattungen der Pooideae: Triben Aveneae, Poeae, Triticeae und Seslerieae

Aveneae: Der Gattung *Helictotrichon* wurde aufgrund des Vorkommens zahlreicher für die Aveneae als ursprünglich angesehenen morphologischer Merkmale eine zentrale Rolle in der phylogenetischen Entwicklung dieser Verwandtschaftsgruppe zugeschrieben (HOLUB 1958, BAUM 1968, CLAYTON & RENVOIZE 1986). Danach sollen beispielsweise die Gattungen *Arrhenatherum*, *Avena* und *Trisetum* sowie *Deschampsia* und *Agrostis* aus den ausdauernden Gräsern der Gattung *Helictotrichon* hervorgegangen sein oder ihnen verwandtschaftlich sehr nahe stehen (CLAYTON & RENVOIZE 1986). Es stellt sich die Frage, ob diese eher „intuitiven“ Vorstellungen über phylogenetische Zusammenhänge durch Karyotypmerkmale zu stützen sind, und ob aus den Ergebnissen über chromosomenmorphologisch ursprüngliche bzw. abgeleitete Merkmale bei *Helictotrichon* phylogenetische Hypothesen auch für anderen Gattungen ermöglicht werden.

Als Vertreterin der Gattung *Avena* ist deren einzige ausdauernde Art, *A. macrostachya*, in die Untersuchungen einbezogen worden. Ihre taxonomische Position wurde wegen ihrer Lebensform lange Zeit diskutiert (vgl. SAINT-YVES 1931, HOLUB 1958, CLAYTON & RENVOIZE 1986). Gegenwärtig wird sie aufgrund morphologischer Merkmale (BAUM 1968, 1974, 1977; CLAYTON & RENVOIZE 1986) zur Gattung *Avena* gestellt, was durch molekulare Daten der internen transkribierten Spacer aus der 18S–26S rDNA bestätigt wird (GREBENSTEIN, pers. Mitteilung). *Avena macrostachya* kommt endemisch in Algerien an nur wenigen Stellen in Gebirgen mit eher humidem Klima vor. Bereits die ausdauernde Lebensweise sowie die allogame Befruchtung gelten als ursprüngliche Merkmale (STEBBINS 1960). *Avena macrostachya* wird aus diesen Gründen als „primitive“ Art der Gattung *Avena* angesehen (BAUM & RAJHATHY 1976).

Avena macrostachya ist autotetraploid (vgl. BAUM & RAJHATHY 1976, siehe Kap. 4.5.2) und enthält nach den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung ausschließlich metazentrische Chromosomen. Insofern, aber auch entsprechend der Größenverhältnisse der Chromosomen, entspricht der Chromosomensatz von *A. macrostachya* am ehesten jenem der Annuellen diploiden Arten von *Avena*, die das A-Genom besitzen (vgl. RAJHATHY & THOMAS 1974, FREY 1986): *A. longiglumis*, *A. damascena* und *A. canariensis*. Gegenüber dem A-Genom zeichnen sich die Karyotypen der

KARYOSYSTEMATISCHE SCHLUSSFOLGERUNGEN

Taxa mit den Genomen B, C und D von *Avena* durch eine erhöhte Anzahl submetazentrischer und dem Vorkommen subtelozentrischer Chromosomen aus. Eine, wenn auch nicht eindeutige, Verwandtschaft des Genoms von *A. macrostachya* mit dem C-Genom der einjährigen *A. eriantha* und *A. clauda* wurde hingegen durch LEGGETT & MARKHAND (1995) aufgrund der Ergebnisse aus *in situ*-Hybridisierungen mit gesamtgenomischer DNA angenommen, während die chromosomenmorphologischen Daten eher für das A-Genom sprechen.

Eine Gegenüberstellung von Karyotypen der Ausdauernden (Arten der Gattung *Helictotrichon*, *A. macrostachya*) mit jenen der Einjährigen von *Avena* (Genome A–D) mag auf den ersten Blick als beeindruckendes Beispiel für das durch LEVITSKY (1931) und STEBBINS (1971) vertretene Konzept zur Karyotypevolution gelten, wonach die ursprünglichen Sippen einer Verwandtschaftsgruppe eher symmetrische Chromosomensätze, die entwicklungs geschichtlich jüngeren jedoch asymmetrische aufweisen sollen. Eine generelle Gültigkeit dieses Konzeptes ist jedoch nicht gegeben (vgl. GREILHUBER 1995). Im vorliegenden Beispiel ist der Wechsel von symmetrischen zu asymmetrischen Chromosomensätzen mit dem Wechsel in der Lebensform von Ausdauernd krautig zu Einjährig korreliert, so dass keine karyologischen „Entwicklungstrends“ abzulesen sind.

Der Karyotyp von *A. macrostachya* zeigt bezüglich seiner quantitativen Parameter (Symmetrie des Satzes, Varianz der Chromosomenlängen), der Lage seiner 5S rDNA-Bänder und des Vorkommens von vier 45S rDNA-Bändern außerhalb der NORs auffällige Übereinstimmung mit dem Karyotyp von *H. jahandiezii* (*H. subg. Tricholemma*; Abb. 18, 59; Tafel 3). In beiden Taxa fehlen auch die für *H. subg. Helictotrichon* und *subg. Pratavenastrum* jeweils charakteristischen Satelliten-DNAs. Möglicherweise sind beide Arten, die auch im Dendrogramm aus den 5S rDNA-Spacer-Sequenzen (Abb. 90) basale Positionen einnehmen, als Relikte einer früher reicher entwickelten Flora von mesomorphen, perennierenden Aveneae in Nordafrika aufzufassen.

Verglichen mit *A. macrostachya* ergeben sich bei den anderen, exemplarisch untersuchten Vertretern der Aveneae und Poeae keine annähernd so guten Übereinstimmungen im Karyotyp mit Taxa von *Helictotrichon*. Das autoploide, weitverbreitete *Arrhenatherum elatius* (Abb. 58) weist zwar sehr symmetrische Chromosomensätze auf und besitzt keine der getesteten Satelliten-DNAs (vergleichbar *H. jahandiezii*, *H. pubescens* und *A. macrostachya*), enthält jedoch (durch Reduktion?) nur ein Satellitenchromosom pro haploiden Satz mit $x = 7$. Die 5S rDNA ist in den Satellitenchromosomen lokalisiert. Morphologisch unterscheidet sich *Arrhenatherum* von *Helictotrichon* hauptsächlich dadurch, dass das unterste Blütenchen des Ährchens in der Regel rein männlich ist, was als diagnostisches Merkmal in der Gräser systematik allerdings nicht so bedeutsam ist, als dass diese Gattung nicht auch in *Helictotrichon* einbezogen werden könnte (CONERT 1976-1998). In molekular-phylogenetischen

Studien der ITS-Abschnitte aus der 18S–26S rDNA befindet sich *A. elatius* im selben Ast wie *H. subg. Helictotrichon* und *subg. Tricholemma* (*H. jahandiezii*), während *H. subg. Pratavenastrum* und *subg. Pubavenastrum* (*H. pubescens*) weiter entfernt stehen (GREBENSTEIN et al. 1998). In der kombinierten Analyse von Restriktionsstellen der Chloroplasten-DNA und morphologischer Merkmale (SORENG & DAVIS 2000) bildet *A. elatius* zusammen mit Vertretern von *H. subg. Helictotrichon*, den Annualen *Avena barbata* (tetraploid mit den Genomen AABB, vgl. RAJHATHY & THOMAS 1974, FREY 1986) und *Lagurus ovatus* sowie Arten von *Trisetum* eine Polytomie, während *H. subg. Pratavenastrum* und *subg. Pubavenastrum* wiederum entfernter stehen. *Helictotrichon subg. Tricholemma* und *A. macrostachya* wurden nicht untersucht. Trotz der bislang unzureichenden Breite der molekular-systematischen Untersuchungen lässt sich ein engerer Zusammenhang zwischen *Arrhenatherum*, *H. subg. Helictotrichon*, *subg. Tricholemma* und *Avena* als zwischen diesen Taxa und *H. subg. Pratavenastrum* sowie *subg. Pubavenastrum* erkennen.

Auch das atlantisch westeuropäisch-marokkanisch verbreitete *Pseudarrhenatherum longifolium* besitzt keine der hier untersuchten Satelliten-DNAs. Die Gattung – im Gegensatz zu *Arrhenatherum* mit nicht dimorphen Blütenchen – ist weder von *Helictotrichon* (*subg. Helictotrichon*) noch von *Arrhenatherum* morphologisch überzeugend zu trennen (vgl. COUDERC & GUÉDÈS 1976, CLAYTON & RENVOIZE 1986). Chromosomale Merkmale des diploiden *P. longifolium* entsprechen denen von *A. elatius* und lassen keine enge Beziehung zu *H. subg. Helictotrichon* erkennen. Dies betrifft v.a. die Vorkommen von nur einem Satellitenchromosom pro haploiden Satz mit $x = 7$ bzw. von 5S rDNA in den Satellitenchromosomen sowie das Fehlen der für *H. subg. Helictotrichon* charakteristischen Satelliten-DNAs CON1 und CON2. Sequenzen des intergenischen Spacers der 5S rDNA von *P. longifolium* und den untersuchten Taxa aus *H. subg. Helictotrichon* sind jedoch – mit Ausnahme von *H. desertorum* – weitestgehend identisch und unterscheiden sich lediglich durch eine Deletion von 10 bp in *Pseudarrhenatherum*, was die Position von *Pseudarrhenatherum* inmitten der Arten von *H. subg. Helictotrichon* im Dendrogramm aus diesen Spacer-Sequenzen erklärt (vgl. Abb. 90; RÖSER et al. 2001). Da die Gattung *Arrhenatherum* in jener Untersuchung nicht einbezogen worden war, lässt sich nicht klären, wie die gemeinsamen Karyotypmerkmale von *Arrhenatherum* und *Pseudarrhenatherum* zu bewerten sind. Fraglich ist insbesondere, ob das Vorkommen von einem Satellitenchromosom pro $x = 7$ und von 5S rDNA in Satellitenchromosomen – vergleichbar den Ergebnissen innerhalb von *H. subg. Pratavenastrum* – ebenfalls erst sekundär entstanden ist, und ob es sich dabei um eine Synapomorphie der Gattungen *Arrhenatherum* und *Pseudarrhenatherum* handelt.

Das australische *Amphibromus nervosus* ist Mitglied einer ansonsten nur noch an der Südspitze Südamerikas vorkommenden, südhemisphärisch-temperaten Gattung der

Aveneae, welche nach SORENG & DAVIS (2000) eine basale Position gegenüber den meisten anderen Gattungen der Tribus Aveneae einnimmt, und damit auch basal des o.g. polytomen Zusammenhanges zwischen *H.* subg. *Helictotrichon*, *Arrhenatherum elatius* und *Avena barbata* steht. In anderen molekular-systematischen Arbeiten wurde *Amphibromus* nicht berücksichtigt. Im Hinblick auf die Karyotypstrukturen ließ sich für *A. nervosus* feststellen, dass bei einer Chromosomenzahl von $2n = 42$ ein offenbar weitgehend diploidisierter Karyotyp mit insgesamt nur zwei Paaren von Satellitenchromosomen vorliegt (siehe Kap. 4.5.2). Die Lage der 5S rDNA in einem dieser Paare proximal zur NOR ähnelt jener von *H. bromoides* (*H.* subg. *Pratavenastrum*). Die u.a. für *H.* subg. *Pratavenastrum* charakteristische Satelliten-DNA COM2 konnte für *Amphibromus* in der vorliegenden Untersuchung nicht getestet werden. Die Satelliten-DNAs CON1 und CON2 kommen nicht vor. Die chromosomalen Merkmale von *Amphibromus* sprechen für eine Eigenständigkeit dieses Taxons und gegen eine Einbeziehung in die Gattung *Helictotrichon*, was durch CLAYTON und RENVOIZE (1986) vorgenommen wurde, aber auch durch morphologische Merkmale nicht gestützt wird (vgl. LANGE 1995b).

Die mit $2n = 14$ diploide annuelle Art *Lagurus ovatus* enthält einen vergleichsweise symmetrischen Karyotyp und pro haploiden Chromosomensatz kommen zwei Satellitenchromosomen vor, was aufgrund der o.g. Topologie des Stammbaumes in SORENG & DAVIS (2000) ein gemeinsames Merkmal von *Lagurus* und *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon* darstellen könnte. Die Satelliten-DNA CON2 kommt in *Lagurus* allerdings nicht vor.

Demgegenüber besitzen mit *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon* und subg. *Pratavenastrum* allenfalls entfernt verwandte Taxa die in der Sequenz unterschiedlichen Satelliten-DNAs CON1, CON2 oder COM2 (GREBENSTEIN 1992). Dies zeigt sich an Gattungen desselben Tribus Aveneae ebenso wie bei Gattungen anderer Triben derselben Unterfamilie Pooideae und sogar solchen aus anderen Unterfamilien der Gräser. Es muss sich daher um Sequenzen handeln, die (1) entweder mehrfach parallel in der Phylogenie der Gräser entstanden sind, die (2) primär überall vorlagen, sekundär jedoch differentiell verloren gegangen sind, oder aber (3) primär überall vorliegen, jedoch in einigen Taxa in nur so geringer Kopienzahl, dass sie weder chromosomal über *in situ*-Hybridisierungen noch molekularbiologisch nachweisbar sind, in anderen Taxa hingegen stärker amplifiziert vorliegen.

Gegen Hypothese (1) einer mehrfachen parallelen Entstehung dieser Satelliten-DNAs-Sequenzen spricht ihre Sequenzübereinstimmung in sogar entfernt verwandten Taxa der Gräser. Gegen Hypothese (2) eines differentiellen Verlustes sprechen insbesondere die Verhältnisse bei den Untergattungen von *Helictotrichon*. Nach dieser Hypothese wären in *H.* subg. *Helictotrichon* COM2, in subg. *Pratavenastrum* CON2 und in subg. *Tricholemma* und *Pubavenas-*

trum beide reduziert worden, jedoch besitzen die im Stammbaum aus den 5S rDNA-Spacer-Sequenzen basalen Vertreter (z.B. *H. jahandiezii* aus dem subg. *Tricholemma* oder *Avena macrostachya*) gar keine dieser Satellitensequenzen, so dass diese unabhängig von subg. *Helictotrichon* und subg. *Pratavenastrum* weitere Male verloren gegangen sein müssten. Wahrscheinlicher ist Hypothese (3), dass diese Sequenzen schon früh in der Evolution der Gräser entstanden sind und daher in unterschiedlichen Verwandtschaftsgruppen vorkommen, jedoch nur in einzelnen Taxa unterschiedlicher Rangstufen in nennenswertem Maße amplifiziert worden sind und als Satelliten-DNAs nachweisbar sind. In Bezug auf die Untergattungen von *Helictotrichon* wurde nach dieser Hypothese innerhalb des subg. *Helictotrichon* zuerst die in allen untersuchten Arten der Untergattung gemeinsame Satelliten-DNA-Sequenz CON2 amplifiziert. Erst nach Auftrennung in einen kontinental-eurasiatischen (*H. desertorum*) und einem mediterran-alpinen Ast erfolgte in letzterem zusätzlich eine Amplifikation der Satelliten-DNA CON1, die demzufolge der *H. sedenense*-, *H. parlatorei*-, und *H. sarracenorum*-Gruppe gemeinsam ist (Abb. 93). Innerhalb von *H.* subg. *Pratavenastrum* liegt demgegenüber einheitlich die Satelliten-DNA-Sequenz COM2 amplifiziert vor (Abb. 95, 96).

Das Vorkommen der Satelliten-DNA CON2 in weiteren Taxa der Aveneae (z.B. *Trisetum flavescens*, *Koeleria cristata*, *Holcus mollis*, *Agrostis capillaris*, *Deschampsia cespitosa*) sowie in Taxa der Poeae (z.B. *Cynosurus echinatus*, *Festuca rubra* subsp. *rubra*) beruht daher nicht auf einer näheren Verwandtschaft dieser Taxa untereinander und mit *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon*. Da in *D. cespitosa*, *H. lanatus* und Arten von *Koeleria* neben CON2 zusätzlich die ansonsten für *H.* subg. *Pratavenastrum* charakteristische Satelliten-DNA COM2 vorkommt (vgl. GREBENSTEIN 1996), ist wiederum Amplifikation nach Hypothese (3) anzunehmen. Dasselbe gilt für die Satelliten-DNA CON1, die sogar außerhalb der Pooideae in den Unterfamilien Ehrhartoideae, Chloridoideae und Panicoideae nachzuweisen ist (siehe Kap. 4.2.5).

Das differentielle Vorkommen solcher Satelliten-DNAs bietet im Bereich der Gräser-Familie daher sehr gute Merkmale für eher niedrige Kategorien (Artengruppen, Untergattungen, allenfalls Gattungen), während sein Aussagewert für höhere Rangstufen aufgrund von Homoplasie offensichtlich eingeschränkt ist.

Aufgrund der geringen morphologischen Unterschiede zwischen *Trisetum* und *Koeleria* und des Vorkommens von intergenerischen Hybriden wurde angenommen, dass *Trisetum* ein „Vorfahr“ von *Koeleria* sein könnte (FREY 1993). Beide Gattungen wurden bereits von TZVELEV (1971, 1976) in ein eigenes Subtribus Koeleriinae gestellt. *Koeleria bergii* Hieron und *K. micrathera* (E. DESV.) GRISEB., die durch kurz begrante Deckspelzen charakterisiert sind, wurden dabei als intermediär zwischen beiden Gattungen angesehen (CLAYTON & RENVOIZE 1986). Auch die ITS-Spacer-

KARYOSYSTEMATISCHE SCHLUSSFOLGERUNGEN

Sequenzen der 18S–26S rDNA sind von Vertretern beider Gattungen einander sehr ähnlich (GREBENSTEIN et al. 1998). Entgegen aller Erwartungen unterscheiden sich die Karyotypen der untersuchten Vertreter beider Gattungen deutlich sowohl hinsichtlich des Anteils an DAPI-positivem Heterochromatin, der Lage der 5S rDNA-Loci als auch der Ausdehnung der chromosomalen Satelliten. Sie besitzen sogar unterschiedliche Basischromosomenzahlen. Während *K. cristata* mit $2n = 56$ offenbar einen oktoploiden Chromosomensatz mit der typischen Basischromosomenzahl von $x = 7$ aufweist, besitzt *T. flavescens* subsp. *flavescens* mit $2n = 36$ Chromosomen eine innerhalb der Aveneae untypische Basischromosomenzahl von $x = 6$ (siehe Kap. 4.1 und 4.5.2). Neben diesem offensichtlich hexaploiden Karyotyp von *T. flavescens* wurden häufig tetraploide Sippen mit $2n = 24$ gefunden (u.a. AVDULOV 1931, KOZHUHAROV & PETROVA 1981, FREY 1992). AVDULOV (1931) leitete den Satz mit $2n = 24$ durch Hypoploidie (Verlust von zwei Chromosomenpaaren) aus $2n = 28$ ab, da ihm keine diploiden Taxa von *Trisetum* mit $2n = 12$ bekannt waren. SOKOLOVSKAYA & PROBATOVA (1975) vermuteten aufgrund des Vorkommens von $2n = 12$ in dem kaukasisch-zentralasiatisch verbreiteten *T. flavescens* subsp. *parvispiculatum* Tzvel., dass die weitverbreitete subsp. *flavescens* durch Polyploidie aus der subsp. *parvispiculatum* entstanden ist. Offensichtlich kommen innerhalb von *Trisetum* zwei unterschiedliche Basischromosomenzahlen vor, neben $x = 7$ auch $x = 6$. Eine Tendenz zur Reduktion der Basischromosomenzahl war ebenfalls für die nahe verwandte Gattung *Trisetaria* Forsk. und für *Phalaris* L. (PROBATOVA & SOKOLOVSKAYA 1978) festgestellt worden.

Ob die Gattungen *Trisetum* (ca. 85 Arten) und *Koeleria* (ca. 60 Arten) trotz der hier gefundenen chromosomalen Unterschiede einen gemeinsamen Ursprung besitzen und wie die chromosomale Differenzierung in beiden Gattungen erfolgte, kann nur durch die Untersuchung einer größeren Zahl von Taxa aus diesen artenreichen Gattungen geklärt werden. Die Gattung *Trisetum* selbst ist bereits morphologisch sehr variabel, weshalb zahlreiche infragenerische Taxa unterschieden wurden (u.a. ZIMMERMANN 1965, TZVELEV 1976).

Auch *Deschampsia cespitosa* besitzt mit $2n = 26$ Chromosomen nicht die typische Basischromosomenzahl der Aveneae. Für die Chromosomenzahl von *D. cespitosa* wurden unterschiedliche Entstehungsmöglichkeiten diskutiert. Einzelne Autoren sehen darin wiederum den Verlust eines Chromosomenpaares auf der Basis von $2n = 28$ Chromosomen, wobei die Art als hypotetraploid betrachtet wird (u.a. ALBERS 1980). Aufgrund des Nachweises eines – gegenüber den anderen – fast doppelt so großen Chromosomenpaares in *Deschampsia* in den Untersuchungen von GARCÍA-SUAREZ et al. (1997) vermuten die Autoren eine Fusion zweier normalgroßer akrozentrischer Chromosomen. Da bei der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Herkunft zwar ebenfalls $2n = 26$, jedoch kein auffällig großes Chromosomenpaar gefunden wurde, ist es wahrscheinlicher, dass der Karyotyp von

D. cespitosa durch Allopolyploidie aus Chromosomensätzen mit $x = 7$ und $x = 6$ entstanden ist (vgl. GARCÍA-SUAREZ et al. 1997). Nach GARCÍA-SUAREZ et al. (1997) könnte eine der hierbei beteiligten Sippen die mit $2n = 14$ diploide Art *Aristavena setacea* (HUDSON) ALBERS & BUTZIN [syn. *Deschampsia setacea* (HUDS.) HACK.] gewesen sein, deren Karyotyp ausschließlich akrozentrische Chromosomen enthält. Über die Herkunft des anderen Chromosomensatzes mit $2n = 12$ metazentrischen Chromosomen lässt sich aufgrund fehlender Daten für weitere Arten der Gattung *Deschampsia* s.l. derzeit nur spekulieren. Entsprechendes gilt für den möglichen Zusammenhang zwischen *Deschampsia* und *Trisetum*.

Weitere abweichende und strukturell jeweils auffallende Karyotypen zeichnen die mit $2n = 28$ tetraploiden *Agrostis capillaris*, *Ammophila arenaria* subsp. *arundinacea* und *Holcus mollis* aus (große Satelliten, z.T. breite DAPI-Bänder, Vorkommen der Satelliten-DNA CON2 in *A. capillaris* und *H. mollis*; in *Ammophila* nicht untersucht). Aus diesen stichprobenhaften Vergleichsuntersuchungen an anderen Gattungen der Aveneae gegenüber *Helictotrichon* lassen sich zwar keine Rückschlüsse über mögliche phylogenetische Zusammenhänge ableiten, sie belegen jedoch, welche Mannigfaltigkeit an Karyotypstrukturen bei einer weitgehend einheitlichen Basiszahl von $x = 7$ insgesamt hervorgebracht wurde. Demgegenüber nimmt sich die repräsentativ untersuchte Variation dieser Merkmale zwischen den Untergattungen von *Helictotrichon* und innerhalb seiner artenreichen Untergattungen *Helictotrichon* und *Pratavenastrum* recht bescheiden aus.

Poeae: Bereits TZVELEV (1989) stellte die Unterscheidung zwischen Poeae und Aveneae in Frage. Er transferierte zahlreiche Gattungen der „traditionellen“ Aveneae zu einer großen Tribus *Poeae*, die er in zahlreiche Subtriben untergliederte. Die kombinierte Analyse von morphologischen Merkmalen und Restriktionsstellen der Chloroplasten-DNA durch SORENG & DAVIS (2000) bestätigte weder die übliche Umgrenzung von Aveneae und Poeae (vgl. CLAYTON & RENVOIZE 1986) noch die Gliederung durch TZVELEV (1989), so dass es gegenwärtig kein schlüssiges und anhand morphologischer Merkmale nachvollziehbares Konzept zur Aufrechterhaltung zweier unterschiedlicher Triben gibt. Das Ausmaß von Homoplasie morphologischer Merkmale ist bei den Gattungen der Aveneae und Poeae offenbar unterschätzt worden. Die beiden hier untersuchten Vertreter der Poeae *sensu* WATSON & DALLWITZ (1999), *Festuca rubra* subsp. *rubra* und *Cynosurus echinatus*, besitzen Karyotyp-Merkmale, die sich nicht nennenswert von jenen beispielsweise der Taxa von *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon* (Aveneae) unterscheiden, denn auch hier treten zwei Satellitenchromosomen pro haploiden Satz mit $x = 7$ auf, die 5S rDNA liegt in Nicht-Satellitenchromosomen, und es kommt die Satelliten-DNA CON2 vor. Der Karyotyp von *F. rubra* stimmt hinsichtlich der hier untersuchten Merkmale mit dem von *He-*

lictotrichon sempervirens (Abb. 9 und 66) weitaus besser überein als die Karyotypen von z.B. *Trisetum flavescens*, *Koeleria cristata*, *Holcus mollis* und *Agrostis capillaris*, welche zur selben Tribus gehören wie *H. sempervirens*. Interessanterweise wurde durch TZVELEV (1989) aufgrund von Merkmalen der Karyopsen diskutiert, dass die Gattung *Festuca* den Gattungen *Helictotrichon* und *Avena* näher stehen könnte als der Gattung *Poa*, mit der sie üblicherweise in Zusammenhang gebracht wird.

Triticeae und Seslerieae: Durch festucoide Merkmale sind die Vertreter der Triben Triticeae und Seslerieae gekennzeichnet. Beide Triben besitzen ebenso wie Poeae und Aveneae große Chromosomen sowie die Basischromosomenzahl von $x = 7$ (selten 9 bei *Echinaria* aus den Seslerieae; vgl. WATSON & DALLWITZ 1999). Die Chromosomensätze der beiden untersuchten Vertreter dieser Triben unterscheiden sich deutlich untereinander sowie von denen der Poeae bzw. Aveneae. Die bei *Elymus farctus* subsp. *farctus* (Triticeae) vorkommenden zahlreichen schmalen interkalaren DAPI-Bänder sind charakteristisch für die Gattung *Elymus* (einschließlich *Agropyron*) sowie andere Triticeae (vgl. ENDO & GILL 1984, MORRIS & GILL 1986). Ob es sich bei den sehr auffälligen Karyotypstrukturen von *Sesleria albicans* subsp. *albicans*, wie z.B. die Kolokalisation von 5S rDNA und NORs oder die Anordnung von 5S rDNA als Doppelbänder in den Nicht-Satellitechromosomen, um Merkmale handelt, die für *Sesleria* insgesamt oder weitere Gattungen der Seslerieae typisch sind, lässt sich erst in weiteren Untersuchungen klären.

4.6.5 Karyotypvergleiche zwischen Pooideae, Arundinoideae, Stipoideae und Position der Gattung *Danthoniastrum*

Arundinoideae: Arundineae und Danthoneae: Gegenüber den zuvor besprochenen Vertretern der Unterfamilie Pooideae zeichnen sich die Karyotypen der untersuchten Taxa der Triben Arundineae und Danthoneae aus der subf. Arundinoideae durch kleine Chromosomen und – nach gängiger Ansicht (vgl. Kap. 4.1) – Basischromosomenzahlen von u.a. $x = 12$ bzw. 9 aus. *Arundo plinii* mit $2n = 48$ und *Danthonia alpina* bzw. *D. decumbens* mit jeweils $2n = 36$ wären danach Tetraploide. Bei einer Basischromosomenzahl von $x = 6$, die von einigen Autoren für die Arundinoideae diskutiert wird (vgl. ROODT & SPIES 2003), würden die untersuchten Vertreter von *Arundo* und *Danthonia* als oktoploid bzw. hexaploid anzusehen sein. Da in den Karyotypuntersuchungen für alle drei Taxa vollständig diploidisierte Chromosomensätze nachweisbar waren (Kap. 4.5.2), lässt sich nicht entscheiden, welche der drei möglichen „Basischromosomenzahlen“ die wahrscheinlichste ist. Auffällig ist die weitgehende chromosomenmorphologische Übereinstimmung zwischen *Arundo* und *Danthonia*, deren verwandtschaftliche

Stellung zueinander nach wie vor kontrovers diskutiert wird. Dieselbe Tribus: TZVELEV (1989), zwei Triben (CONERT 1986, HSIAO et al. 1998, WATSON & DALLWITZ 1999) oder zwei Unterfamilien (GPWG 2001).

Stipoideae: Stipeae: Wie bei den Arundineae und Danthoneae sind auch die Vertreter der Stipeae durch außerordentlich kleine Chromosomen gekennzeichnet. Außerdem zeigen die Stipeae mit meist $x = 12$, selten 7, 9, 11, 13, 17 und 22 anscheinend große Variabilität in den Basischromosomenzahlen. Aufgrund morphologisch begründeter Klassifikationen wurden die Stipeae entweder als Tribus in die Unterfamilie Arundinoideae (BARKWORTH & EVERETT 1987) oder in eine eigene Unterfamilie Stipoideae gestellt (WATSON & DALLWITZ 1999). Seltener wurde eine enge Beziehung zur Unterfamilie Pooideae diskutiert (vgl. Tzvelev 1989), da sie sich von ihnen durch Merkmale der Blattepidermis (Vorkommen von hantelförmigen Silikatzellen) und drei statt – der in Pooideae üblichen – zwei Lodiculae in den Ährchen unterscheiden. Die Stipeae gehören ebenso wie die im folgenden zu besprechende Gattung *Danthoniastrum* und acht weitere Gattungen der Gräser zu den „orphan genera and tribes“ (SORENG & DAVIS 1998: 4), deren Einordnung im System der Gräser unklar ist. Jüngere molekular-systematische Arbeiten machen für die Stipeae eine basale Position innerhalb einer breiter aufzufassenden Unterfamilie Pooideae zunehmend wahrscheinlich (SORENG & DAVIS 1998, GPWG 2001). *Danthoniastrum* wurde hierbei allerdings nicht untersucht.

Die Gattung *Danthoniastrum* umfasst mit *D. compactum* eine im Gebirge vorkommende, disjunkt balkanisch-kaukasisch verbreitete Art. Eine weitere Art (*D. brevidentatum* H. SCHOLZ) wurde aus Albanien beschrieben (SCHOLZ 1982). *Danthoniastrum compactum* wurde seit seiner Beschreibung als *Avena compacta* BOISS. & HELDR. immer zur Tribus Aveneae gestellt (HOLUB 1958, 1980b; TZVELEV 1976, CLAYTON & RENVOIZE 1986). Aufgrund des Vorkommens von drei Lodiculae im Ährchen wurde sie als augenscheinlich „primitive“ Gattung der Aveneae aufgefasst (BAUM 1973) und mit anderen Gattungen in ein eigenes Subtribus der Aveneae zusammengestellt (Aveneae subtr. Duthieinae; CLAYTON & RENVOIZE 1986). Lediglich WATSON & DALLWITZ (1999) vermuteten in *Danthoniastrum* eine Gattung der Stipoideae. Für die Zugehörigkeit von *D. compactum* zu den Aveneae schienen auch die Chromosomenzahlen von $2n = 14$ (KOZUHAROV & PETROVA 1991) bei gleichzeitig großen Chromosomen zu sprechen (vgl. WATSON & DALLWITZ 1999). Letztere Angaben treffen nach den hier vorliegenden Ergebnissen jedoch nicht zu, denn die untersuchte Herkunft von *D. compactum* besitzt eine Chromosomenzahl von $2n = 24$, und die Chromosomen sind sehr klein ($2,0 \mu\text{m}$). Hierbei stimmen der Karyotyp von *D. compactum* ($2n = 2x = 24$) und dem westmediterranen *Stipa gigantea* ($2n = 7x = 84$) untereinander weitaus besser überein als mit den übrigen hier untersuchten Gräsern. Dies betrifft sogar Details der

KARYOSYSTEMATISCHE SCHLUSSFOLGERUNGEN / ZUSAMMENFASSUNG

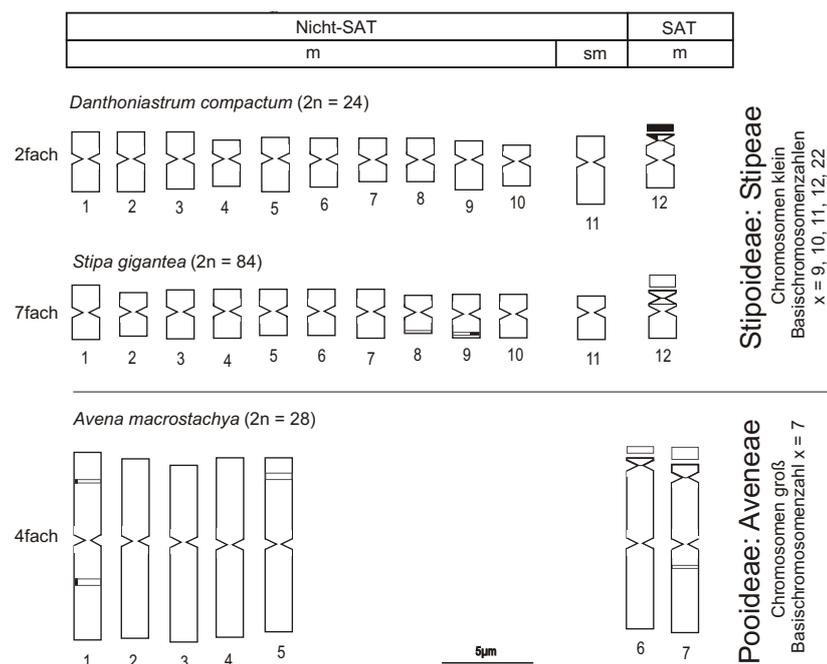


Abb. 98. Haploide Chromosomensätze von *Danthoniastrum compactum*, *Stipa gigantea* und *Avena macrostachya* im Vergleich.

Chromosomenmorphologie, denn pro haploiden Chromosomensatz mit $x = 12$ ist beiden Taxa das Vorkommen von jeweils einem submetazentrischen Chromosom und jeweils einem Satellitenchromosom gemeinsam (siehe Abb. 98). Die Gattung *Danthoniastrum* ist als Mitglied der Aveneae fehlklassifiziert worden; sie gehört zur Tribus Stipeae.

5 Zusammenfassung

Die Ergebnisse chromosomaler und molekular-cytogenetischer Untersuchungen werden für insgesamt 53 Taxa aus der Gattung *Helictotrichon* (32 Arten, 7 Unterarten, 2 Hybriden sowie unterschiedliche chromosomale Rassen) vorgestellt. Um die Variabilität chromosomaler Merkmale innerhalb von *Helictotrichon* einordnen zu können, wurden zum Vergleich weitere Gattungen der Tribus Aveneae (*Agrostis*, *Ammophila*, *Amphibromus*, *Arrhenatherum*, *Avena*, *Deschampsia*, *Holcus*, *Koeleria*, *Lagurus*, *Pseudarrhenatherum* und *Trisetum*), aber auch der Poeae (*Cynosurus* und *Festuca*), Triticeae (*Elymus*) und Seslerieae (*Sesleria*) aus derselben Unterfamilie Pooideae analysiert. Zur Klärung der systematischen Stellung von *Danthoniastrum* wurden Vertreter der Unterfamilien Arundinoideae (*Arundo*, *Danthonia*) und Stipoideae (*Stipa*) einbezogen.

Für alle Taxa und Herkünfte wurden die Chromosomenzahlen ermittelt. Innerhalb der Gattung *Helictotrichon* konnten zuvor nicht bekannte Chromosomenzahlen bei *H. pratense* subsp. aff. *pratense* ($2n = 98$), *H. praeustum* subsp. *praeustum* ($2n = 112$) und *H. lusitanicum* ($2n = 133$ und 138) gefunden werden. Korrekturen früherer Angaben erfolgten für *H. armeniacum* ($2n = 84$) und *H. blaii* subsp. *blaii* ($2n$

$= 98$). In den weiteren untersuchten Gattungen wurden bekannte Chromosomenzahlen bestätigt, bei *Sesleria albicans* ($2n = 56$) und *Stipa gigantea* ($2n = 84$) bislang unbekannte Chromosomenzahlen ermittelt. Bei *Amphibromus nervosus* ($2n = 42$), *Arundo plinii* ($2n = 48$) und *Danthonia alpina* ($2n = 36$) erfolgten erstmalige Zählungen. Für die gesamte südamerikanisch-australische Gattung *Amphibromus* ist dies gleichzeitig die erste Chromosomenzählung. Bei *Danthoniastrum compactum* ($2n = 24$) wird eine offensichtlich falsche bisherige Angabe korrigiert.

Die Karyotypanalysen umfassten neben dem traditionellen „karyotyping“ (Chromosomengrößen, Armlängenverhältnisse, quantitative Auswertungen) auch Bänderungen mit den basenpaar-spezifischen Fluoreszenzfarbstoffen Chromomycin und DAPI sowie Silberimprägnierung zur Darstellung aktiver nukleolusorganisierender Regionen. Über *in situ*-Hybridisierung mit fluorochrommarkierten Proben wurden die chromosomalen Loci der 5S rDNA, der 45S rDNA (= 18S–26S rDNA) sowie dreier, aus *Helictotrichon*-Arten isolierter, Satelliten-DNAs (CON1, CON2, COM2) nachgewiesen und ebenfalls quantitativ analysiert. Aus diesen Karyotyp-Parametern wurden Idiogramme konstruiert.

Die 45S rDNA kommt in Form meist breiter Bänder in den, auch durch Silberimprägnierung nachweisbar aktiven nukleolusorganisierenden Regionen (NORs) von Satellitenchromosomen vor. Daneben nimmt sie häufig kleinere Loci außerhalb der NORs ein, für die jedoch keine Nukleolaraktivität nachweisbar ist. Eine generelle Dominanz der 45S rDNA von NORs bestimmter Genome gegenüber anderen („nucleolar dominance“) lässt sich weder in interspezifischen homoploiden Hybriden noch bei den zahlreichen nachgewiesenen Allopolyploiden der Gattung *Helictotri-*

chon feststellen. Die bei einigen Taxa vorkommenden B-Chromosomen besitzen 45S rDNA mit nachweisbarer Nukleolaraktivität, während B-Chromosomen ohne nachweisbare ribosomale DNA selten sind. Die Beteiligung von B-Chromosomen an der Ribosomen-Biogenese zeigt, dass B's offenbar nicht immer als „selfish“ bzw. als „Parasiten“ im Genom anzusehen sind.

Die 5S rDNA liegt mit wenigen Ausnahmen in chromosomal separaten Loci zur 45S rDNA. Sofern die 5S rDNA zusätzlich zur 45S rDNA in den Satellitenchromosomen vorkommt, zeigen die Bänder beider ribosomalen DNAs Regelmäßigkeiten in der Anordnung bzw. Verteilung in den Chromosomenarmen. Als Ursache dieser bislang nicht beschriebenen Regelmäßigkeit kommt eine durch die Anaphasebewegung der Chromosomen bedingte räumliche Anordnung im Interphasekern in Frage („Rab1-Orientierung“). Wenn es in Allopolyploiden zum Verlust von 45S rDNA in den NORs kommt, erfolgt die Verminderung oder der Verlust von Genen der 5S rDNA im betreffenden Genom erst sekundär. Reduktion bzw. Suppression der ribosomalen Gene stehen im Zusammenhang mit der „Diploidisierung“ von Polyploiden. Die Lage der 5S- und der 45S rDNA in den Chromosomen zeigt eine deutliche Differenzierung der Untergattungen von *Helictotrichon*. Charakteristische und z.T. auffällige Anordnungen beider DNAs in den Chromosomen treten auch bei den weiteren untersuchten Vertretern der Poaceae auf.

Die Satelliten-DNAs CON1, CON2 und COM2 liegen in der Regel subtelomerisch in den Chromosomen. Die Satelliten-DNA CON2 befindet sich darüberhinaus zumeist in den Loci der 5S rDNA, was im Zusammenhang mit der „bodyguard-Hypothese“ für das Heterochromatin interpretiert wird. Die Anteile der Satelliten-DNAs an der Gesamtmenge des Heterochromatins unterliegen gegenüber denen der kodierenden ribosomalen DNAs einer viel stärkeren Schwankung, d.h. diese nicht-kodierenden Sequenzen können in der Evolution vergleichsweise rasch amplifiziert bzw. eliminiert werden. Das Vorkommen der Satelliten-DNAs differenziert innerhalb von *Helictotrichon* die einzelnen Untergattungen. Jedoch wurden sie auch in anderen Verwandtschaftsgruppen der Aveneae und Poeae, sogar in anderen Unterfamilien nachgewiesen. Offenbar sind die betreffenden Sequenzen schon früh in der Evolution der Gräser entstanden, wurden aber nur in einzelnen Verwandtschaftsgruppen stark amplifiziert. Das differentielle Vorkommen solcher Satelliten-DNAs bietet im Bereich der Gräserfamilie daher systematisch relevante Merkmale für eher niedrige taxonomische Kategorien, während sein Aussagewert für höhere Rangstufen aufgrund von Homoplasie eingeschränkt ist.

DAPI-positives Heterochromatin kommt bei den meisten Taxa ausschließlich im subtelomerischen Bereich der Chromosomen vor und liegt häufig deckungsgleich mit den Bändern der Satelliten-DNAs. Es ist jedoch nicht mit ihnen korreliert, denn ein Teil der Taxa besitzt Bänder der Satel-

liten-DNAs, jedoch im gesamten Satz kein DAPI-positives Heterochromatin. DAPI-Bindungsstellen, in denen mindestens drei AT-Basenpaare in Folge liegen kommen zwar in den Satelliten-DNAs vor, ihr Anteil von max. 20% der Gesamtlänge reicht jedoch für eine DAPI-positive Färbung nicht aus. Während der Gehalt an DAPI-positivem Heterochromatin zwischen den Taxa stark variiert, zeigt das Chromomycin-positiv Heterochromatin geringe Unterschiede. NOR-assoziierte 45S rDNA ist durchwegs Chromomycin-positiv. Nur bei wenigen Arten kommt Chromomycin-positives Chromatin außerhalb der NORs vor. Eine Chromomycin-Bindung setzt das Vorkommen von mindestens drei aufeinanderfolgenden GC-Basenpaaren voraus, wobei diese einen bestimmten Anteil der Sequenz einnehmen müssen (ca. 30%), wie es für die ITS1-5,8S-ITS2-Bereiche gegeben ist. Geringere Anteile, in denen drei GC-Basenpaare hintereinander liegen, wie beispielsweise in den Satelliten-DNAs (max. 18%) reichen nicht für eine Chromomycin-positiv Färbung aus. Demzufolge besteht das subtelomerische Heterochromatin bei den untersuchten Gräsern aus unterschiedlichen hochrepetitiven DNAs. Das nicht korrelierte Auftreten der getesteten Satelliten-DNA- mit DAPI- bzw. Chromomycin-Bändern zeigt zudem, dass die betreffenden Sequenzen in der Stammesgeschichte dieser Gräser unabhängig voneinander evolvierten bzw. unabhängig voneinander amplifiziert worden sind.

In der Gattung *Helictotrichon* lassen sich insgesamt 17 Chromosomensätze unterscheiden, die durch Chromosomen mit einer typischen Morphologie bzw. einem charakteristischen Bänderungsmuster (Markerchromosomen) und besondere Karyotyp-Merkmale gekennzeichnet sind. Diese Chromosomensätze werden als „Basiskaryotypen“ bezeichnet. Insgesamt 13 dieser Basiskaryotypen sind sowohl in rezenten diploiden wie polyploiden Taxa enthalten, weitere vier Basiskaryotypen kommen nur in Polyploiden, aber in keiner der untersuchten diploiden Arten vor. Mit Ausnahme von drei Basiskaryotypen Diploider (in *H. desertorum*, *H. pubescens*, *H. compressum*) sind alle anderen am Aufbau der umfangreichen Polyploidkomplexe der Gattung *Helictotrichon* beteiligt. Für die Polyploiden (bis 20x) kann die Genomzusammensetzung anhand der identifizierten Basiskaryotypen rekonstruiert werden. Sie sind mehrheitlich durch Allopolyploidie aus zwei, teilweise sogar aus drei Basiskaryotypen entstanden, in einigen Fällen aber auch durch Autopolyploidie.

Innerhalb von *Helictotrichon* besitzen die subgg. *Helictotrichon*, *Tricholemma*, *Pubavenastrum* und *Pratavenastrum* jeweils eigene charakteristische Merkmale (Anzahl von Satellitenchromosomen, Lage von 5S rDNA, Vorkommen bzw. Fehlen der Satelliten-DNAs, Symmetrie der Chromosomen sowie Vorkommen und Lage der DAPI-Bänder). Keines der chromosomalen Merkmale ist den vier Untergattungen von *Helictotrichon*, d.h. der Gattung *Helictotrichon* im traditionellen Sinne, gemeinsam, welches als eine Synapomorphie gegenüber anderen Taxa der Aveneae betrachtet werden

ZUSAMMENFASSUNG

könnte. Die chromosomalen Daten bestätigen, dass es sich bei der Gattung *Helictotrichon* um ein para- vermutlich sogar polyphyletisches Taxon handelt, während seine vier Untergattungen hingegen voneinander getrennte, jeweils monophyletische Gruppen bilden.

Innerhalb der größeren Untergattungen von *Helictotrichon* (subgg. *Pratavenastrum* und *Helictotrichon*) korreliert die Verteilung der unterschiedlichen Basiskaryotypen nicht immer mit der aufgrund morphologisch-anatomischer Merkmale vorgenommenen Umgrenzung von Gruppen mutmaßlich nahverwandter Arten. Lediglich die balkanisch-anatolisch-kaukasische *H. aetolicum*-Gruppe (2x *H. aetolicum*, autopolyploides 12x *H. armeniacum*) zeichnet sich durch einen einheitlichen und nur hier vorkommenden Basiskaryotyp aus. Auch bestätigt sich die zuvor vermutete, isolierte Position einzelner Arten durch das Vorkommen jeweils eigener Basiskaryotypen, so für die westeuropäisch-mauretische Hochgebirgsart *H. sedenense* (2x-4x), für die kontinental-eurasische Art der Steppen *H. desertorum* (2x) und für die west-asiatische Hochgebirgsart *H. versicolor* (2x).

In den allermeisten Fällen koinzidiert das Vorkommen der unterschiedlichen Basiskaryotypen allerdings nicht mit der bisherigen Umgrenzung von Artengruppen. Bei der *H. marginatum*-Gruppe zeigt die geographisch isolierte, pontisch-pannonische Art *H. compressum* (2x) Karyotypstrukturen, die von denen der – im westmediterran-atlantischen Gebiet – zahlreicher vertretenen Taxa derselben Artengruppe deutlich abweichen (u.a. 2x-4x *H. albinerve*, 2x *H. leve*, 2x *H. marginatum*). Die ebenfalls westmediterran verbreiteten Polyploiden der *H. marginatum*-Gruppe entstanden durch Autopolyploidie (6x *H. cintranum*) bzw. durch Allopolyploidie (6x *H. hackelii*), wobei hier ein Basiskaryotyp beteiligt ist (Basiskaryotyp II), der u.a. auch in einigen der westmediterranen Polyploiden aus der *H. bromoides*-Gruppe nachweisbar, wenn auch anteilmäßig anders repräsentiert ist (Unterarten von *H. gervaisii* mit 4x, 6x, 8x, *H. pruinatum* mit 15x). *Helictotrichon pruinatum* zeigt insgesamt weitergehende chromosomale Übereinstimmungen mit der *H. marginatum*- als mit der *H. bromoides*-Gruppe, zu der es gestellt wird. Die zentralmediterranen (allopolyploides 4x *H. cincinatum*) bzw. ostmediterranen (autopolyploides 10x *H. agropyroides*) Polyploiden der *H. bromoides*-Gruppe gehen auf noch weitere Basiskaryotypen zurück, die bei den westmediterranen Taxa – d.h. im aktuellen Diversitätszentrum der *H. bromoides*-Gruppe – nicht nachgewiesen wurden. Eine hybridogene Entstehung des westmediterranen *H. hackelii* aus Taxa der Untergattungen *Helictotrichon* und *Pratavenastrum* lässt sich aufgrund der chromosomalen Daten ausschließen. Die v.a. nördlich des Mediterrangebietes und in größeren Hochgebirgen (Alpen, Pyrenäen) reich entfaltete *H. blaii*- und *H. adsurgens*-Gruppe umfassen durchgängig Hochpolyploide (14x-18x), die stets Basiskaryotypen enthalten, welche auch in den Diploiden der *H. marginatum*-Gruppe auftreten. Autopolyploidie ist wiederum selten und liegt nur in dem pyrenäischen *H. pratense* subsp. *amethys-*

teum und dem geographisch isolierten, nordbalkanischen *H. blaii* subsp. *blaii* vor. Allopolyploidie überwiegt bei weitem, wobei in sämtlichen Fällen ein Basiskaryotyp beteiligt ist, der auch in einigen Polyploiden der *H. bromoides*- und *H. marginatum*-Gruppe anzutreffen ist (Basiskaryotyp II). Dieser Basiskaryotyp liegt entweder kombiniert mit je einem von zwei anderen Basiskaryotypen (Albinerve- bzw. Marginatum-Basiskaryotyp) vor oder es treten sogar alle drei gemeinsam auf. Außerdem sind diese Basiskaryotypen anteilmäßig unterschiedlich in den Chromosomensätzen der jeweilige Allopolyploiden repräsentiert. Die Vielzahl der Kombinationen steht offensichtlich in einem Zusammenhang mit der bekannten morphologisch-anatomischen „Plastizität“ dieser Taxa und bietet ein beeindruckendes Beispiel für „retikuläre Evolution“ von Polyploidkomplexen. In 20x *H. lusitanicum*, einem Lokalendemiten Nordportugals mit unklarer systematischer Stellung, kommt als einzigem der Hochpolyploiden auch der Versicolor-Basiskaryotyp vor, welcher ansonsten nur in 2x *H. versicolor* nachgewiesen ist.

Innerhalb von *H.* subg. *Helictotrichon* ergeben sich bei der morphologisch gut charakterisierten und nur in den Alpen vorkommenden *H. parlatorei*-Gruppe deutliche Unterschiede zwischen den Chromosomensätzen der untersuchten Diploiden, d.h. dem weitverbreiteten *H. parlatorei*, dem westalpinen *H. setaceum* subsp. *setaceum* und dem südostalpinen Lokalendemiten *H. setaceum* subsp. *petzense*. Untersuchte Hybridpflanzen zwischen *H. setaceum* subsp. *petzense* und *H. parlatorei* zeigen in chromosomaler Hinsicht zwar Merkmale beider Parentaltaxa, jedoch sind sie nicht vollständig intermediär, so dass es sich bei diesen Hybridpflanzen (*H. xkrischae*, *H. cf. xkrischae*) nicht um unmittelbare F₁-Kreuzungsprodukte handelt. Die einzige untersuchte Polyploide aus der *H. parlatorei*-Gruppe, die westalpine 6x Art *H. sempervirens*, ist durch Autopolyploidie aus dem Parlatorei-Basiskaryotyp entstanden.

Bei der *H. convolutum*-Gruppe mit schwerpunktmäßig mediterraner Verbreitung stimmt die untersuchte 2x-Herkunft des endemisch-südiberischen *H. sarracenorum* chromosomal mit dem zentral- bis ostmediterranen *H. convolutum* (2x) überein, aber auch mit dem Setaceum-Basiskaryotyp aus der alpinen *H. parlatorei*-Gruppe. Polyploide der *H. convolutum*-Gruppe, welche nach bisherigem Kenntnisstand nur im Westen des Mediterrangebietes entstanden sind (10x-14x *H. filifolium* mit zwei Unterarten, *H. cantabricum*, etc.), erweisen sich als durchwegs allopolyploid. Die untersuchten Herkünfte der Polyploiden enthalten zusätzlich immer den Parlatorei-Basiskaryotyp, wenn auch in wechselnden Anteilen. Innerhalb der Chromosomensätze der südiberischen Taxa *H. filifolium* subsp. *filifolium* und subsp. *arundanum* ist er anteilmäßig weniger stark vertreten als in dem kantabrisch-pyrenäischen *H. cantabricum*.

Um Informationen über die Entwicklungsrichtungen chromosomaler Merkmale in den unterschiedlichen Basiskaryotypen zu erhalten, wurden sie mit einem aus den 5S rDNA-Spacer-Sequenzen aufgestellten Stammbaum vergli-

chen. Danach sind innerhalb von *Helictotrichon* Chromosomensätze mit zwei Satellitenchromosomen pro haploiden Satz von $x = 7$, einer Lokalisation der 5S rDNA in Nicht-Satellitenchromosomen sowie sehr symmetrischen Chromosomen als ursprüngliche Merkmale anzusprechen, was früheren Hypothesen z.T. widerspricht.

Die Ergebnisse über die Karyotypdifferenzierungen zeigen häufig einen Zusammenhang mit morphologischen und ökologisch-chorologischen Daten. Das mesomorphe, nur im Mittleren Atlas vorkommende, möglicherweise reliktdäre *H. jahandiezii* (subg. *Tricholemma*) besitzt einen merkmalsphylogenetisch ursprünglichen Karyotyp und bildet die Schwestergruppe des reich entfalteten und weitverbreiteten subg. *Helictotrichon*, in dem Xeromorphie bereits bei diploiden Taxa auftritt. Innerhalb dieser Untergattung steht deren weitestverbreitete Art, das kontinentale *H. desertorum*, allen übrigen Taxa gegenüber und zeigt im Karyotyp zwar ein Vorkommen der Satelliten-DNA CON2, aber weder die Satelliten-DNA CON1 noch DAPI-positives Heterochromatin, welche in allen anderen untersuchten Taxa dieser Untergattung zusätzlich auftreten, d.h. der *H. sedenense*-, *H. parlatorei*- und der *H. convolutum*-Gruppe. Das weitverbreitete, mesomorphe *H. pubescens* (monotypisches subg. *Pubavenastrum*) weist mit dem Vorkommen der 5S rDNA in den chromosomalen Satelliten ein Merkmal auf, was sonst in keinem weiteren Taxon gefunden wurde. Auch die übrigen chromosomalen Merkmale sprechen gegen die Annahme, dass *H. pubescens* einen inter-subgenerischen Hybriden zwischen den Untergattungen *Helictotrichon* und *Pratavenastrum* darstellt. Diese Art bildet die Schwestergruppe zu subg. *Pratavenastrum*, in dem sämtliche diploide Vertreter mesomorph, einige polyploide jedoch xeromorph gebaut sind. Innerhalb dieser Untergattung lassen sich hinsichtlich der Anzahl von Satellitenchromosomen pro haploiden Chromosomensatz mit $x = 7$ zwei Gruppen identifizieren, die unterschiedliche Verbreitungsgebiete besitzen: Eine östliche Gruppe mit balkanisch-pontisch sowie kaukasischer Verbreitung (als diploide z.B. *H. compressum*, *H. aetolicum*), die noch zwei Satellitenchromosomen pro haploiden Satz aufweist und nur im Falle von *H. versicolor* westwärts bis in die Pyrenäen reicht und eine westeuropäische bzw. mediterrane Gruppe mit nur noch einem Satellitenchromosom pro

haploiden Satz (als Diploide z.B. *H. bromoides*, *H. albinerve*, *H. leve*, *H. marginatum*). Entsprechende Karyotypstrukturen kennzeichnen auch das ostmediterrane 10x *H. agropyroides*. Das zentralmediterrane tetraploide *H. cincinnatum* enthält beiderlei Chromosomensätze. Obwohl Chromosomensätze mit nur mehr einem Satellitenchromosomen pro haploiden Chromosomensatz von $x = 7$ heute im westlichen Mittelmeergebiet weitverbreitet sind, lässt sich daher nicht ausschließen, dass sie erstmalig u.U. in der östlichen Mittelmeerraneis entstanden sind.

Der Karyotyp von *H. jahandiezii* zeigt starke Übereinstimmungen zu dem von *Avena macrostachya*, einer ebenfalls mesomorph gebauten und endemisch in Nordafrika vorkommenden Gebirgsart, welche innerhalb der Gattung *Avena* die einzige ausdauernde Art darstellt. Bei diesen Arten handelt es sich möglicherweise um Relikte einer früher in Nordafrika weiterverbreiteten und an größere Feuchtigkeit adaptierten Flora. Für die Chromosomensätze der anderen untersuchten Gattungen der Aveneae ergeben sich keine derartigen Karyotypähnlichkeiten zu *Helictotrichon*. Chromosomale Merkmale von *Pseudarrhenatherum longifolium*, das morphologisch kaum von *H.* subg. *Helictotrichon* und *Arrhenatherum* zu trennen ist, entsprechen denen von *Arrhenatherum elatius*. Der Karyotyp von *Amphibromus nervosus* spricht für eine Eigenständigkeit des Taxons und nicht für eine Eingliederung der Gattung in *Helictotrichon*. Entgegen aller Erwartungen unterscheiden sich die Karyotypen der untersuchten Vertreter von *Trisetum* und *Koeleria* deutlich voneinander. Innerhalb von *Trisetum* existieren zwei Basischromosomenzahlen: $x = 6$ und $x = 7$. Auch bei der Gattung *Deschampsia* kommt die Basischromosomenzahl von $x = 6$ vor. Diese liegen in der allopolyploiden *D. cespitosa* in Kombination mit Sätzen vor, die die Basischromosomenzahl von $x = 7$ aufweisen („dibasische“ Polyploidie). Der Karyotyp von *Festuca rubra* subsp. *rubra* (Poeae) stimmt hinsichtlich der hier untersuchten Merkmale mit dem von *H. sempervirens* stärker überein als ein Teil der Taxa innerhalb der Aveneae untereinander, was einen weiteren Diskussionspunkt des Tribuskonzeptes der Aveneae/Poeae bietet. Die Vertreter der Triticeae und Seslerieae weisen deutliche Unterschiede zu denen der Aveneae und Poeae auf.

FARBTAFELN

Tafel 1. Diploide Chromosomensätze bei *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon*: *H. sedenense* subsp. *sedenense* (Rö 10545: A), *H. setaceum* subsp. *setaceum* (Rö 10631: B), *H. convolutum* (Rö 7316: C1-2, Rö 10697: C3-C6), *H. sarracenorum* (Rö 3266: D), *H. desertorum* (Rö 10641: E) und *H. parlatorei* (Rö 10647: F) nach *in situ*-Hybridisierung mit 5S rDNA (A1, B2, C3, F1), 45S rDNA (A2, B3, C4, F2), Satelliten-DNA CON1 (A3, B4, C5, F3), Satelliten-DNA CON2 (A4, B5, C6, F4), differentieller Färbung mit Chromomycin (A5, B6, C7, F5) und DAPI (A6, B7, C8, F6) sowie Silberimprägung (A7, B1, C1, D1, E) und Giemsa-C-Bänderung (C2, D2). Die Pfeilköpfe verweisen auf die Satelliten mit 45S rDNA bzw. Chromomycin-positivem Heterochromatin, die bei *H. sedenense*, *H. setaceum* und *H. convolutum* (A7, B1, C1) allesamt Ag-NOR-positiv sind. Das B-Chromosom von *H. sedenense* besitzt einen Satelliten (hohle Pfeilköpfe in A2 und A5), der ebenfalls Ag-NOR-positiv ist (hohler Pfeilkopf in A7). Zentromerische Giemsa-C-Bänder (Pfeile in C2 und D2) besitzen keine präferentielle Basenzusammensetzung. Messstrich = 10 µm (A-F).

Tafel 2. Polyploide Chromosomensätze bei *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon*: 6x *H. sempervirens* (BGL: A), 13x *H. filifolium* subsp. *filifolium* (Rö 3026: B) und 12x *H. cantabricum* (Rö 10570: C) nach *in situ*-Hybridisierung mit 5S rDNA (A1, C2), 45S rDNA (A2, C3), Satelliten-DNA CON2 (A3, C4), Färbung mit DAPI (A4, C5), Giemsa-C-Bänderung (B) und Silberimprägung (C1). Pfeilköpfe in A2 und C3 verweisen auf ausgedehnte 45S rDNA-Bänder (NORs), die bei *H. cantabricum* Ag-NOR-positiv sind (C1). Die 5S rDNA (Pfeile in A1 und C2) befindet sich stets in Nicht-Satellitenchromosomen. Die Satelliten-DNA CON2 liegt an den Loci der 5S rDNA (hohle Pfeile in A3 und C4). Messstrich = 10 µm (A-C).

Tafel 3. Chromosomensätze von *Helictotrichon jahandiezii* (Rö 10297: A1-A4 und 10304: A5) und *Avena macrostachya* (CC 7068: B) nach *in situ*-Hybridisierung mit 5S rDNA (A1, B1), 45S rDNA (A2, B2), differentieller Fluoreszenzfärbung mit Chromomycin (A3, B3) und DAPI (A4, B4) sowie Silberimprägung (A5, B5). Pfeilköpfe in A2 und B2 verweisen auf jeweils acht 45S rDNA-Bänder (NORs), die allesamt Ag-NOR-positiv sind (A5, B5). Interkalare Bänder der 45S rDNA (hohle Pfeile in A2 und B2) sowie von Chromomycin-positivem Heterochromatin (hohle Pfeile in A3) sind nicht Ag-NOR-positiv. Die 5S rDNA (Pfeile in A1 und B1) befindet sich stets in Nicht-Satellitenchromosomen. Messstrich = 10 µm (A, B).

Tafel 4. Diploide Chromosomensätze bei *Helictotrichon* subg. *Pubavenastrum*: *H. pubescens* (Rö 10206: A) und subg. *Pratavenastrum*: *H. compressum* (Rö 10707: B), *H. aetolicum* (Rö 7266: C), *H. versicolor* (Rö 10965: D), *H. bromoides* (Rö 11039: E), *H. albinerve* (Rö 3459: F) und *H. marginatum* (Rö 9421: G) nach *in situ*-Hybridisierung mit 5S rDNA (A1, B1, C1, E1, F1, G1), 45S rDNA (A2, F2), Satelliten-DNA COM2 (B4, E4, F4), differentieller Färbung mit Chromomycin (B2, C2, E2, G2) und DAPI (A3, B3, C3, E3, F3, G3) sowie Silberimprägung (D, F5). Die Pfeilköpfe verweisen auf die Satelliten mit 45S rDNA, Chromomycin-positivem Heterochromatin oder Silberimprägung der jeweils vier (A-D) bzw. zwei (E-F) Satellitenchromosomen pro diploiden Satz. Das B-Chromosom von *H. albinerve* besitzt ebenfalls einen Satelliten mit 45S rDNA (hohler Pfeilkopf in F2). Loci der 5S rDNA in Satellitenchromosomen werden durch Pfeile, in Nicht-Satellitenchromosomen durch hohle Pfeile markiert (A1, B1, C1, E1, F1, G1). Die Satelliten-DNA COM2 liegt subtelerisch (B4, E4, F4) wobei dort bei *H. compressum* DAPI-positives Heterochromatin auftritt (B3), dass bei *H. bromoides* und *H. albinerve* jedoch fehlt (E3, F3). Messstrich = 10 µm (A-G).

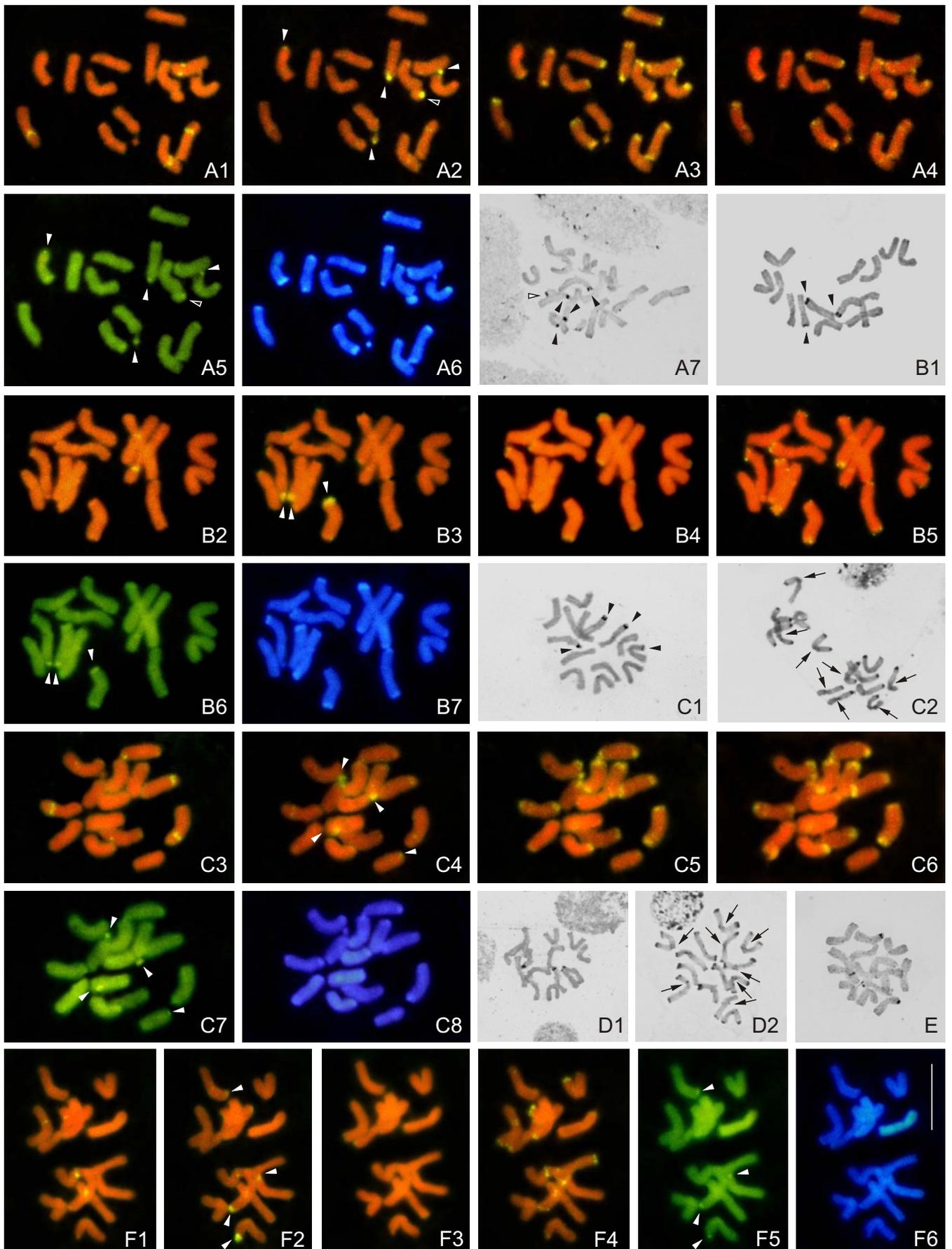
Tafel 5. Polyploide Chromosomensätze bei *Helictotrichon* subg. *Pratavenastrum*: 4x *H. cincinnatum* (Rö 6024: A), 8x *H. gervaisii* subsp. *gervaisii* (Rö 33418: B) und 6x *H. gervaisii* subsp. *arundanum* (Rö 10270: C) nach *in situ*-Hybridisierung mit 5S rDNA (A1, B1, C2), Färbung mit Chromomycin (A2, B2) und DAPI (A3, B3, C3) sowie Giemsa-C-Bänderung (B4) und Silberimprägung (A4, C1). Pfeilköpfe in A2 und B2 verweisen auf Chromomycin-Bänder, in A4 und C1 auf Silberimprägung von jeweils sechs Satelliten (NORs) in allen drei Taxa. Die B-Chromosomen von *H. cincinnatum* besitzen ebenfalls Chromomycin-Bänder (hohle Pfeilköpfe in A2). 5S rDNA-Loci in Satellitenchromosomen liegen entweder proximal zur NOR (hohle Pfeile in A1 und B1) oder im Arm ohne NOR (Pfeile in A1 und B1). Breite subtelerische DAPI-Bänder (B3) entsprechen den Giemsa-C-Bändern (B4). Messstrich = 10 µm (A-C).

FARBTAFFELN

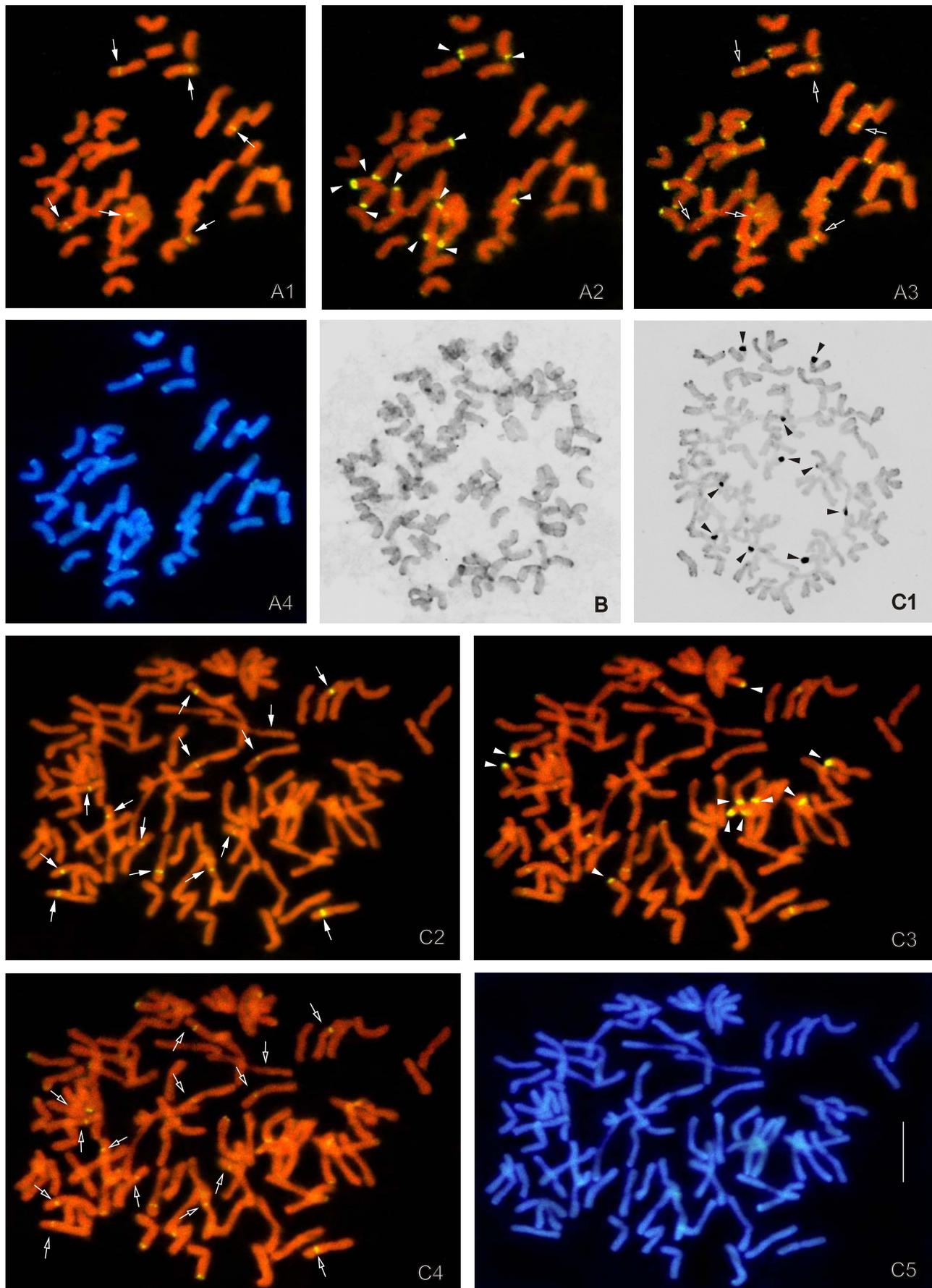
Tafel 6. Polyploide Chromosomensätze bei *Helictotrichon* subg. *Pratavenastrum*: 6x *H. hackelii* (Rö 3521: A), 15x *H. pruinosum* (Rö 10318: B), 10x *H. agropyroides* (Rö 10698: C) und 20x *H. lusitanicum* (Rö 3710: D) nach *in situ*-Hybridisierung mit 5S rDNA (A1, B1, C1, D1), 45S rDNA (A2, C2), Satelliten-DNA COM2 (A3, C3), Färbung mit Chromomycin (B2, D2) und DAPI (A4, B3, C4, D3) sowie Giemsa-C-Bänderung (A5). Pfeilköpfe in A2 und C2 (45S rDNA-Loci) sowie in B2 und D2 (Chromomycin-positives Heterochromatin) verweisen auf chromosomale Satelliten. Bei *H. agropyroides* (C1) liegen 5S rDNA-Loci in Satellitenchromosomen proximal zur NOR (hohle Pfeile) und im Arm ohne Satellit (Pfeile). Breite subtelerische DAPI-Bänder in den Chromosomen von *H. hackelii* (A4) entsprechen den Giemsa-C-Bändern (A5). Chromomycin-Bänder außerhalb der NORs in *H. lusitanicum* sind durch hohle Pfeilköpfe in D2 markiert. Messstrich = 10 µm (A-D).

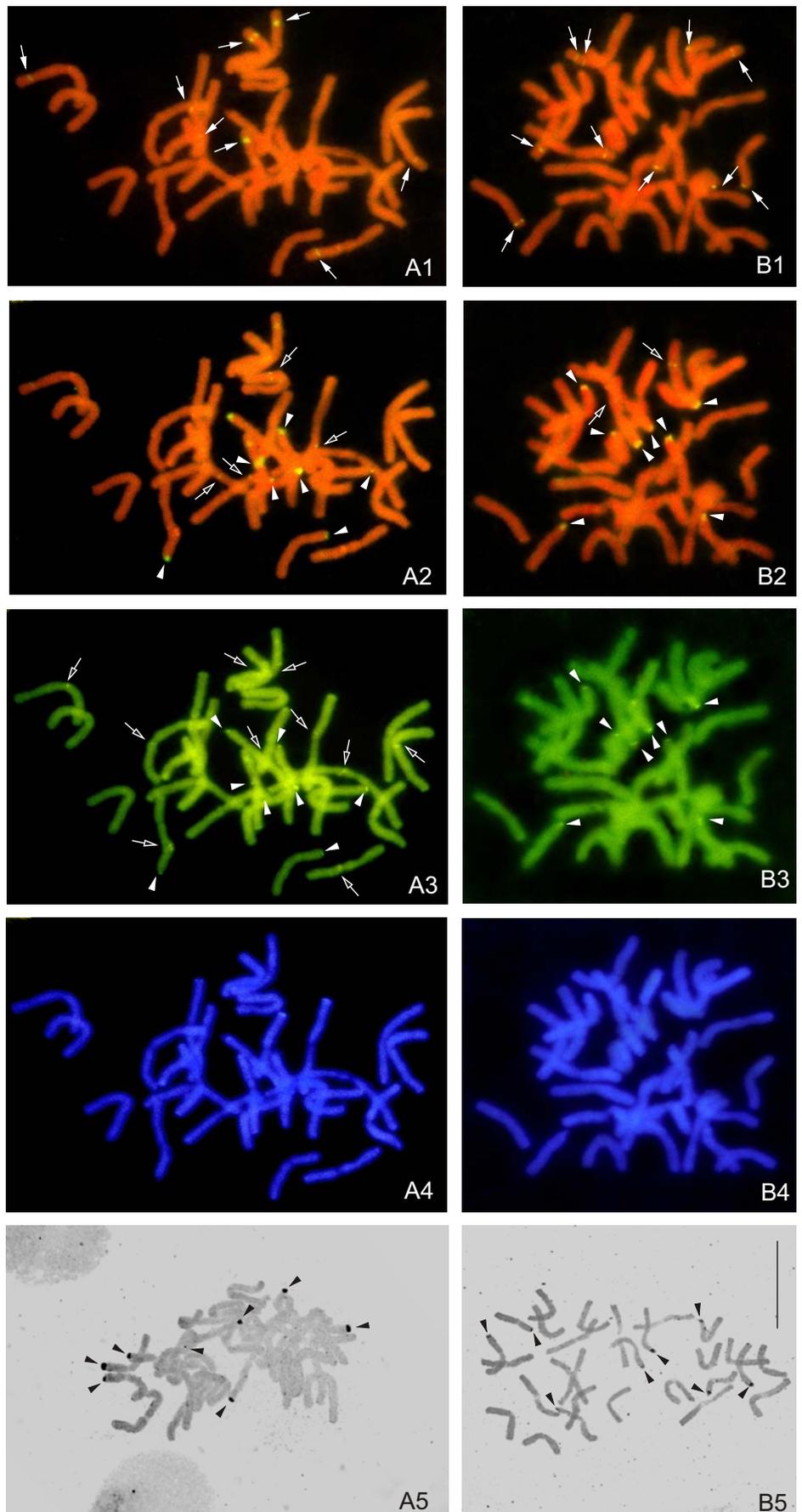
Tafel 7. Chromosomensätze dreier Unterarten von *Helictotrichon pratense* (*H.* subg. *Pratavenastrum*): 18x subsp. *pratense* (Rö 10207: A), 15x subsp. *ibericum* (Rö 3814: B) und 18x subsp. *amethysteum* (Rö 3990: C) nach *in situ*-Hybridisierung mit 5S rDNA (A1, B1, C1), 45S rDNA (A2, B2, C2) und Färbung mit DAPI (A3, B3, C3). Pfeilköpfe verweisen auf die 45S rDNA-Loci der jeweils 14 Satellitenchromosomen (A2, B2, C2) in denen zumeist 5S rDNA-Loci im Arm ohne Satelliten vorkommen (Pfeile in A1, B1, C1). Die zwei B-Chromosomen der subsp. *ibericum* besitzen keine 45S rDNA-Loci (hohle Pfeilköpfe in B2). Breite ausgedehnte DAPI-Bänder der subsp. *pratense* und *ibericum* (A3, B3) kommen in der subsp. *amethysteum* (C3) nicht vor. Messstrich = 10 µm (A-C).

Tafel 8. Chromosomensätze von *Arrhenatherum elatius* (W 77: A), *Pseudarrhenatherum longifolium* (Rö 9322: B), *Deschampsia cespitosa* (Rö 10734: C), *Festuca rubra* (W 78: D), *Elymus farctus* (Rö 9387: E), *Danthonia decumbens* (Rö 10711: F) und *Danthoniastrum compactum* (Rö 10724: G) nach *in situ*-Hybridisierung mit 5S rDNA (A1, B1, C1, D1, E1, F1), 45S rDNA (A2, B2, C2, D2, E2, F2, G1), Satelliten-DNA CON2 (D3), Färbung mit Chromomycin (A3, B3, D4, E3, G2) und DAPI (A4, B4, C3, D5, E4, F3, G3). Pfeilköpfe verweisen auf Satelliten (NORs) mit 45S rDNA (A2, B2, C2, D2, E2, F2, G1) bzw. Chromomycin-positivem Heterochromatin (A3, B3, D4, E3, G2). Die B-Chromosomen von *P. longifolium* besitzen ebenfalls einen Satelliten (hohle Pfeilköpfe in B2, B3). 5S rDNA-Loci liegen entweder in Satellitenchromosomen (Pfeile in A1, B1, E1) oder in Nicht-Satellitenchromosomen (hohle Pfeile in A1, B1, C1, D1, E1, F1). Bei *F. rubra* kommt die Satelliten-DNA CON2 subtelerisch oder im Bereich der 5S rDNA-Loci (Pfeile in D3) vor. Im Satz von *D. cespitosa* (C3) und *E. farctus* (E4) liegen DAPI-Bänder subtelerisch und interkalar. Subtelerische DAPI-Bänder von *E. farctus* sind zugleich Chromomycin-positiv (E3, E4). Messstrich = 10 µm (A-G).

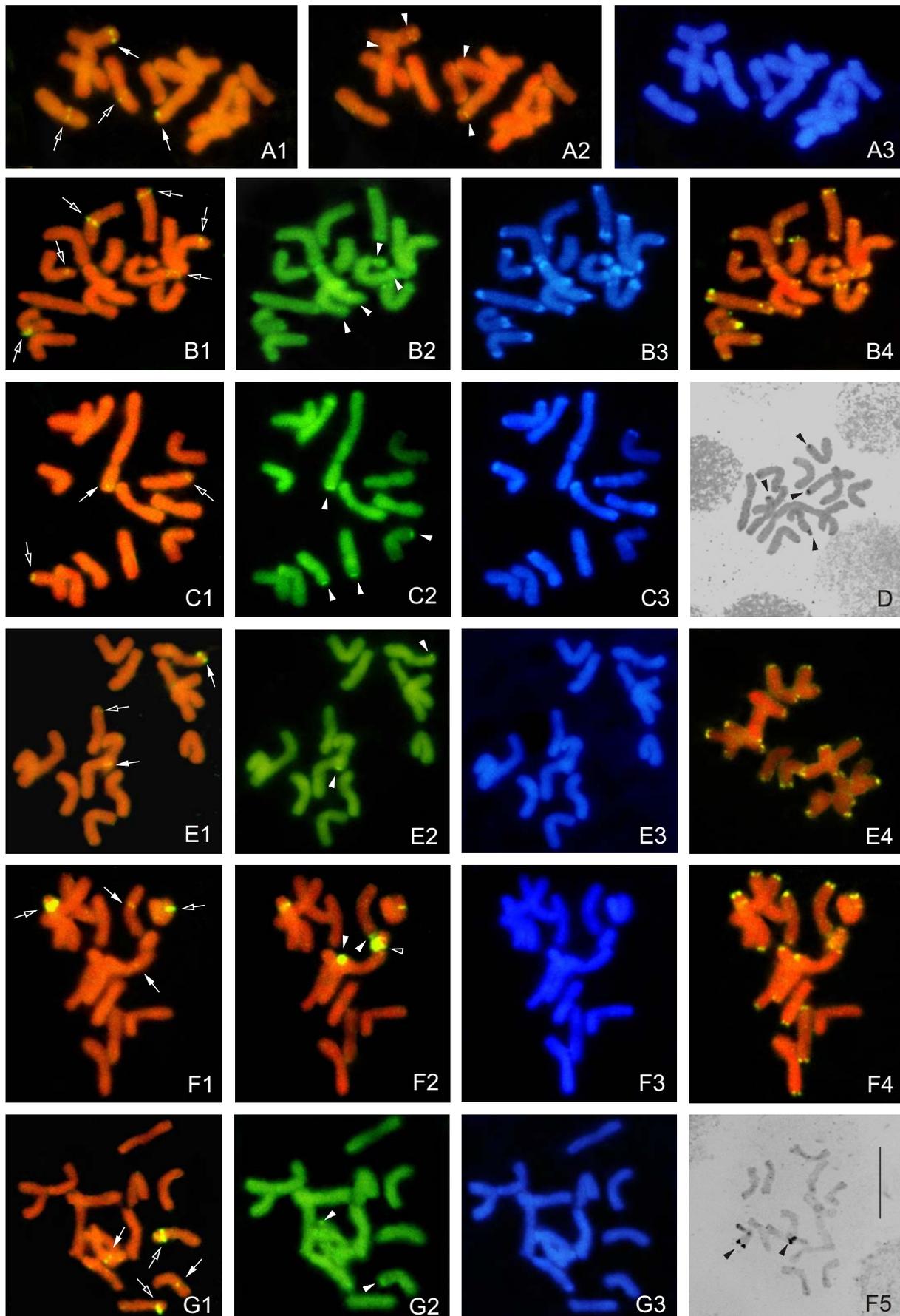


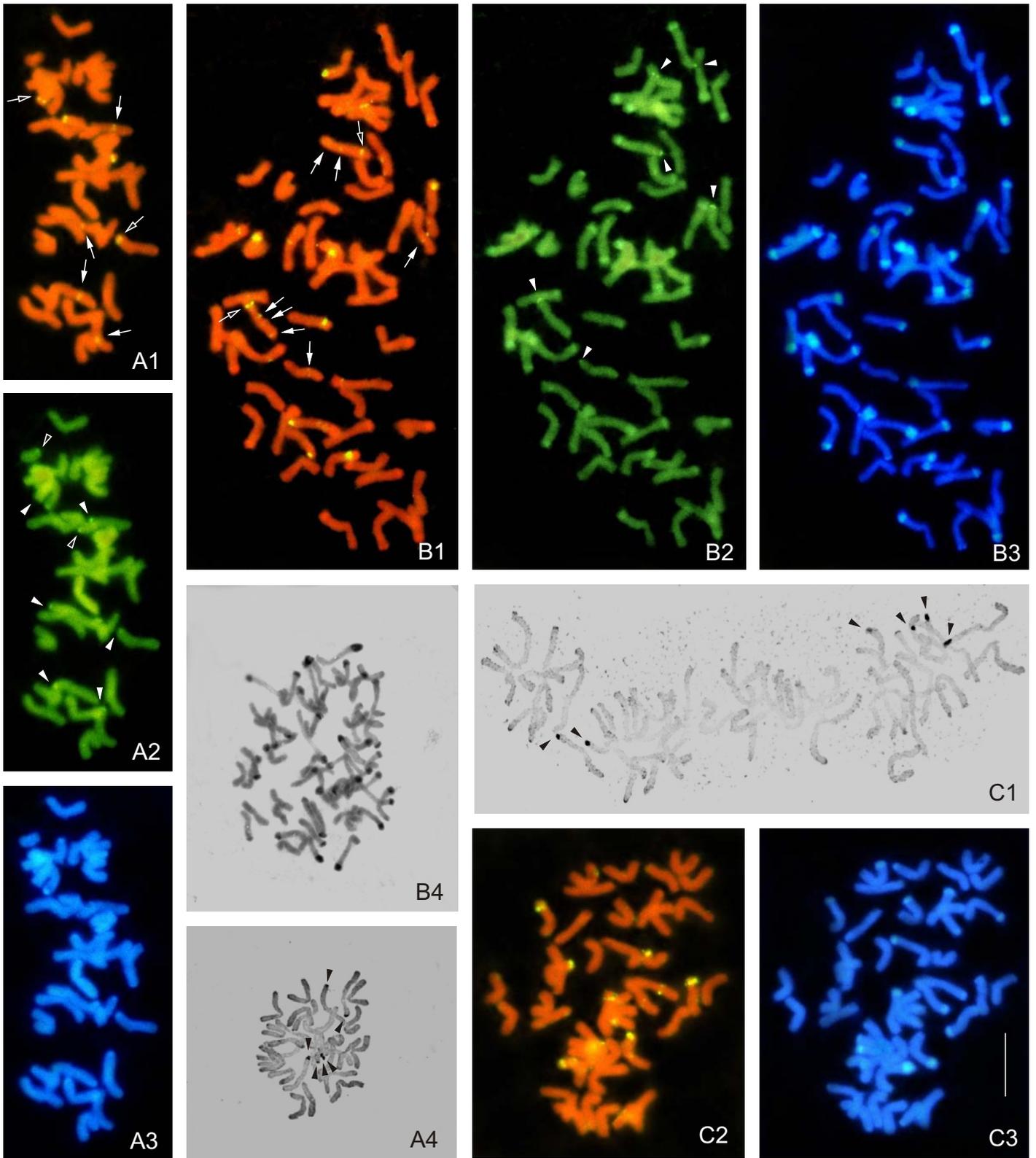
FARBTADEL 2



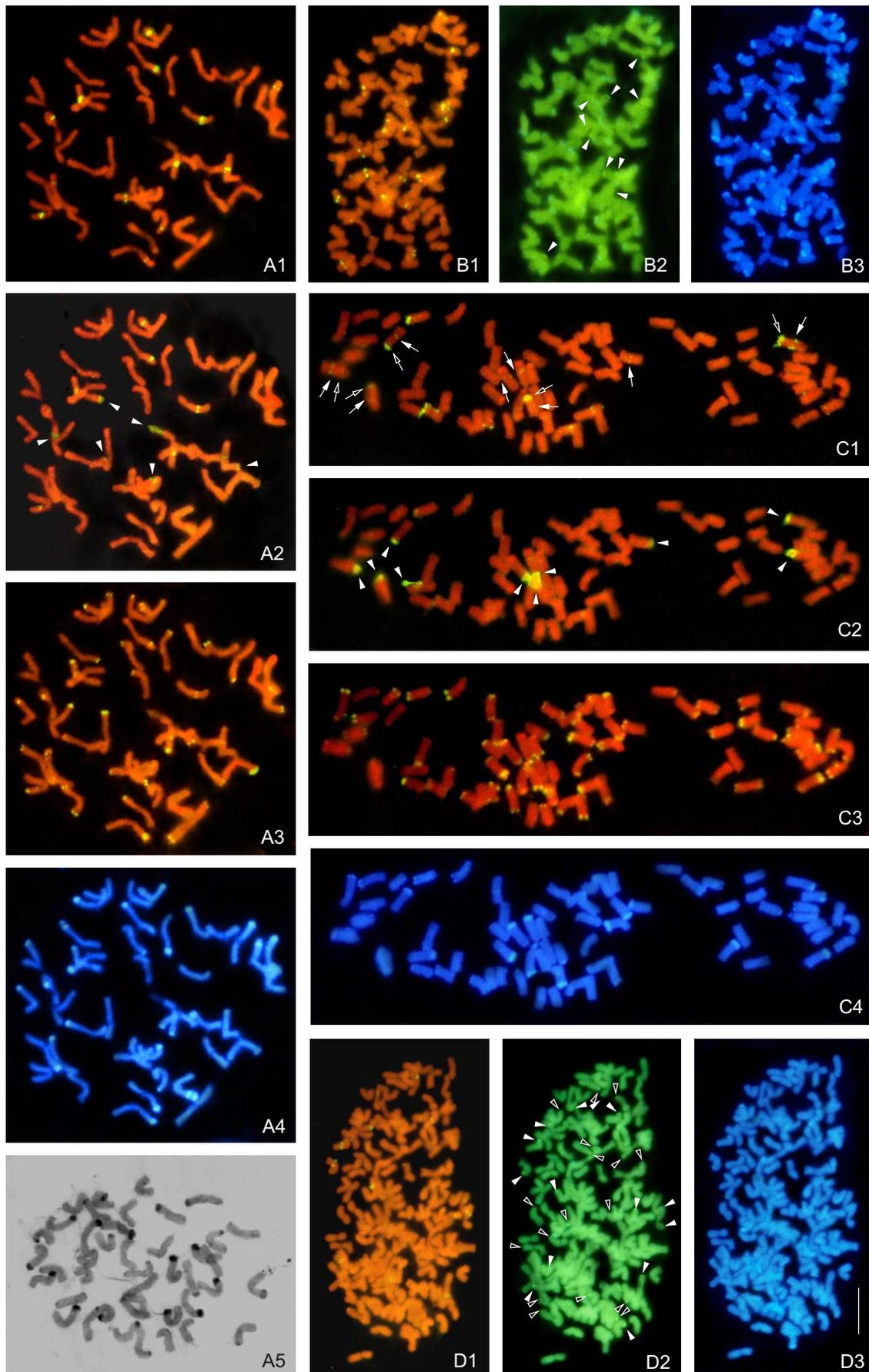


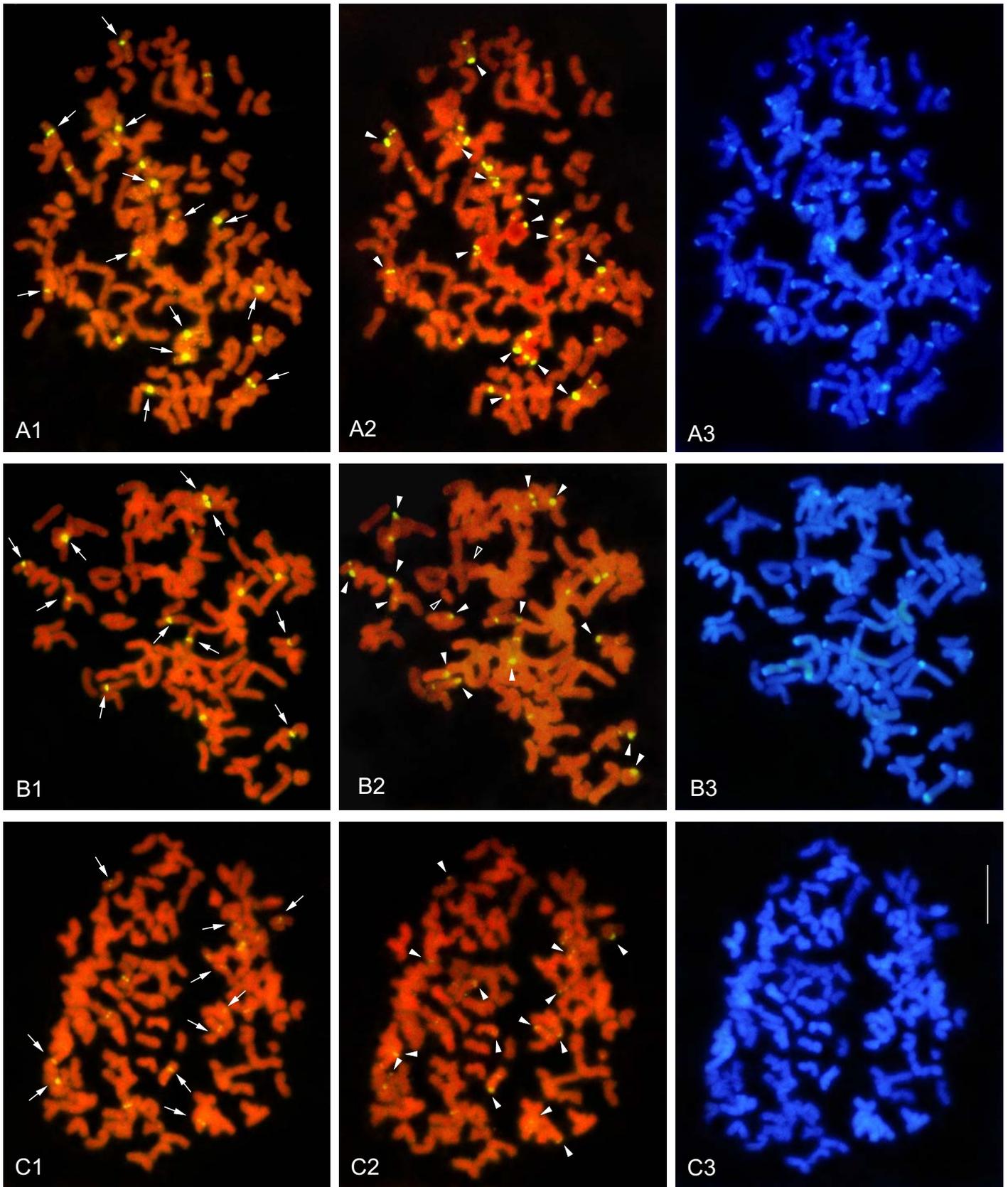
FARBTADEL 4



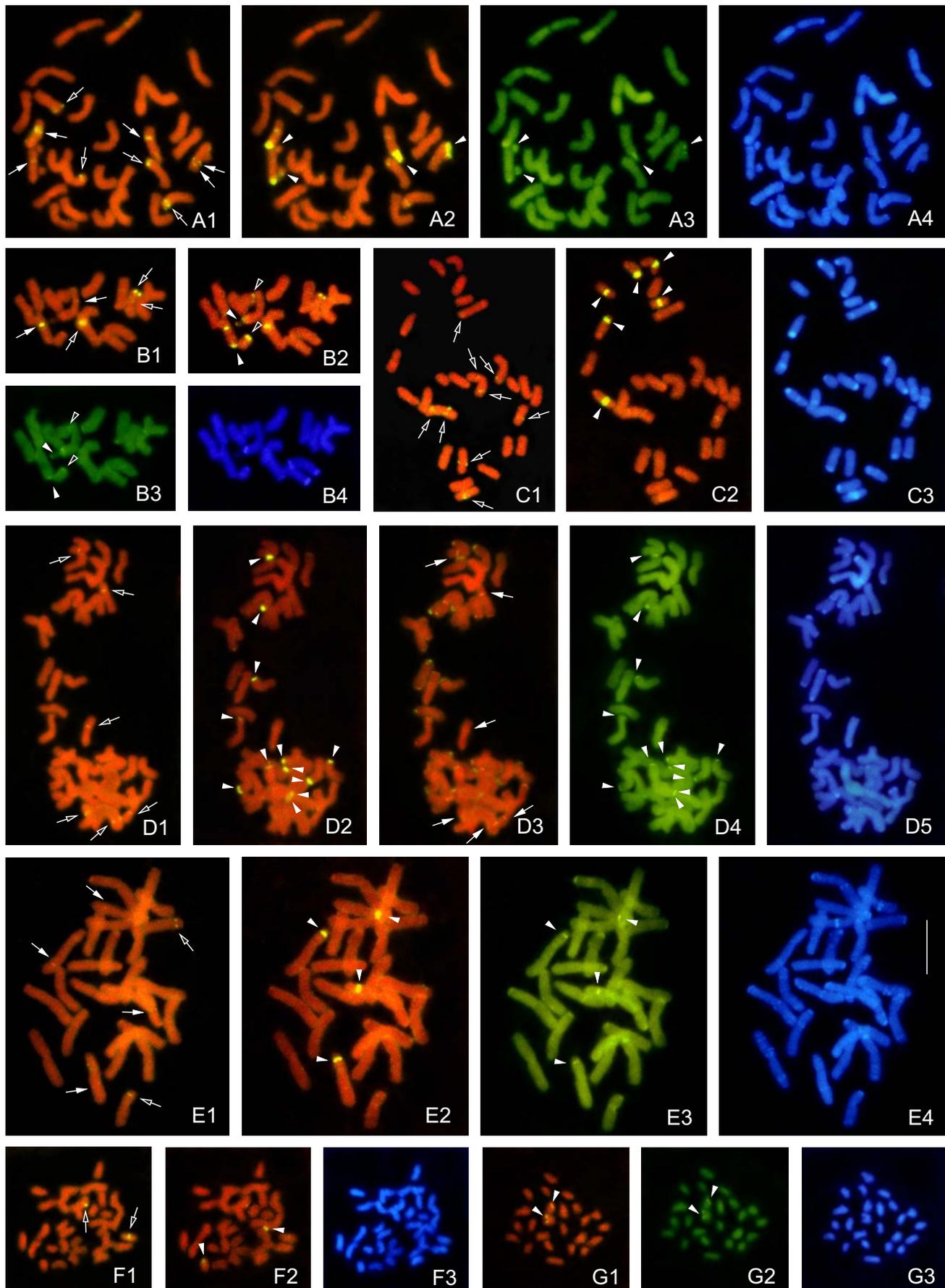


FARBTADEL 6





FARBTADEL 8



LITERATURVERZEICHNIS

- AICHINGER E. (1933): Vegetationskunde der Karawanken. — Jena: G. Fischer.
- ALBERS F. (1980): Vergleichende Karyologie der Gräser-Subtriben Aristaveninae und Airinae (Poaceae-Aveneae). — *Plant Syst. Evol.* **136**: 137-167.
- ALIX, K., BAURENS, F.-C., PAULET, F., GLASZMANN, J.-C., D'HONT, A. (1998): Isolation and characterization of a satellite DNA family in the *Saccharum* complex. — *Genome* **41**: 854-864.
- ANAMTHAWAT-JÖNSSON, K., HESLOP-HARRISON, J.S. (1993): Isolation and characterization of genome-specific DNA sequences in Triticeae species. — *Mol. Gen. Genet.* **240**: 151-158.
- APPELS, R., GERLACH, W.L., DENNIS, E.S., SWIFT, H., PEACOCK, W.J. (1980): Molecular and chromosomal organization of DNA sequences coding for ribosomal RNAs in cereals. — *Chromosoma* **78**: 293-311.
- APPELS, R., HONEYCUTT, R.L. (1986): rDNA: evolution over a billion years. — In: DUTTA, S.K. (Hrsg.): DNA systematics, II Plant DNA, pp. 81-125. — Florida, USA: CRC Press.
- AVDULOV, N.P. (1931): Karyo-systematische Untersuchungen der Familie Gramineen. — *Bull. Appl. Genet. Plant-Breed.* **43**: 1-428.
- BADAIEVA, E.D., AMOSOVA, A.V., MURAVENKO, O.V., SAMATADZE, T.E., CHIKIDA, N.N., ZELENIN, A.V., FRIEBE, B., GILL, B.S. (2002): Genome differentiation in *Aegilops*. 3. Evolution of the D-genome cluster. — *Plant Syst. Evol.* **231**: 163-190.
- , FRIEBE, B., GILL, B.S. (1996a): Genome differentiation in *Aegilops*. 1. Distribution of highly repetitive DNA sequences on chromosomes of diploid species. — *Genome* **39**: 293-306.
- , —, — (1996b): Genome differentiation in *Aegilops*. 2. Physical mapping of 5S and 18S-26S ribosomal RNA gene families in diploid species. — *Genome* **39**: 1150-1158.
- BALTISBERGER, M., LEUCHTMANN, A. (1991): Investigations on some Gramineae from Albania and Greece (chromosome numbers and endophyte infection). — *Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidgenössischen Technischen Hochschule, Stiftung Rübel* **57**: 182-192.
- BARCISZEWSKA, M.Z., SZYMANSKI, M., ERDMANN, V.A., BARCISZEWSKI, J. (2001): Structure and functions of 5S rRNA. — *Acta Biochimica Polonica* **48**: 191-198.
- BARKWORTH, M.E., EVERETT, J. (1987): Evolution in the Stipeae: identification and relationships of its monophyletic taxa. — In: SODERSTROM, T.R., HILU, K.W., CAMPBELL, C.S., BARKWORTH, M.E. (Hrsg.): Grass systematics and evolution, pp. 251-264. — Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- BAROW, M., MEISTER, A. (2002): Lack of correlation between AT frequency and genome size in higher plants and the effect of nonrandomness of base sequences on dye binding. — *Cytometry* **47**: 1-7.
- BATTANDIER, J.A., TRABUT, L. C. (1895): Flore de l'Algérie, **2** (Monocotylédones). — Alger: A. Jourdan.
- BATTS-YOUNG, B., LODISH, H.F. (1978): Triphosphate residues at the 5' ends of rRNA precursor and 5S RNA from *Dictyostelium discoideum*. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **75**: 740-744.
- BAUM, B.R. (1968): Delimitation of the genus *Avena* (Gramineae). — *Can. J. Bot.* **46**: 121-132.
- (1973): The genus *Danthoniastrum*, about its circumscription, past and present status, and some taxonomic principles. — *Österr. Bot. Z.* **122**: 51-77.
- (1974): Classification of the oat species (*Avena*, Poaceae) using various taximetric methods and an information-theoretic model. — *Can. J. Bot.* **52**: 2241-2262.
- (1977): Oats: wild and cultivated. A monograph of the genus *Avena* L. (Poaceae). — Ottawa: Canada Department of Agriculture.
- RAJHATHY, T. (1976): A study of *Avena macrostachya*. — *Can. J. Bot.* **54**: 2434-2439.
- BEDBROOK, J.R., JONES, J., O'DELL, M., THOMPSON, R.D., FLAVELL, R.B. (1980): Molecular description of telomeric heterochromatin in *Secale* species. — *Cell* **19**: 545-560.
- BELKHIRI, A., BUCHKO, J., KLASSEN, G.R. (1992): The 5S ribosomal RNA gene in *Phytium* species: two different genomic locations. — *Mol. Biol. Evol.* **9**: 1089-1102.
- BELYAYEV, B., RASKINA, O. (1998): Heterochromatin discrimination in *Aegilops speltoides* by simultaneous genomic *in situ* hybridization. — *Chrom. Res.* **6**: 559-565.
- BENABDELMOUNA, A., ABIRACHED-DARMECY, M. (1997): Distribution and chromosomal organization of 18S-5.8S-25S rDNA in *Petunia* species. — *Agronomie* **17**: 349-360.
- , —, DARMECY, H. (2001): Phylogenetic and genomic relationships in *Setaria italica* and its close relatives based on the molecular diversity and chromosomal organization of 5S and 18S-5.8S-25S rDNA genes. — *Theor. Appl. Genet.* **103**: 668-677.
- BENNETT, M.D., SMITH, J.B., HESLOP-HARRISON, J.S. (1982): Nuclear DNA amounts in angiosperms. — *Proc. R. Soc. Lond.* **216**: 179-199.
- BENNETT, S.T., KENTON, A.Y., BENNETT, M.D. (1992): Genomic *in situ* hybridization reveals the allopolyploid nature of *Milium montianum* (Gramineae). — *Chromosoma* **101**: 420-424.
- THOMAS, S.M. (1991): Karyological analysis and genome size in *Milium* (Gramineae) with special reference to polyploidy and chromosomal evolution. — *Genome* **34**: 868-878.
- BESSER, W.S. (1827): — In SCHULTES, J. A., SCHULTES, J. H.: MANTISSA, **3**, add. **1**, p. 526 ('326'). — Stuttgart: J. Cotta.
- BEUKEBOOM, L.W. (1994): Bewildering Bs: an impression of the 1st B-chromosome conference. — *Heredity* **73**: 328-336.
- BLAISE, S., CARTIER, D. (1982): Notes caryologiques à propos de quelques espèces récoltées dans l'Apennin central. — *Inform. Bot. Italia* **14**: 221-225.
- BOLKHOVSKIKH, L., GRIF, V., MATVEJEVA, T., ZAKHAREYEVA, O. (1969): Chromosome numbers of flowering plants. — Leningrad: Akademia Nauk CCCR.
- BOWDEN, W.H. (1960): Chromosome numbers and taxonomic notes on northern grasses III. — *Can. J. Bot.* **39**: 541-557.
- SENN, H.A., (1962): Chromosome numbers in 28 grass genera from South America. — *Can. J. Bot.* **40**: 1115-1124.
- BOR, N.L. (1970): Gramineae. — In: RECHINGER, K.H. (Hrsg.): Flora iranica **70**, pp. 1-573. — Graz: Akademische Druck- und Verlagsanstalt.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1923): L'origine et le développement des flores dans la Massif central de France. — Paris, Zürich.
- BROUN, P., TANKSLEY, S.D. (1993): Characterization of tomato DNA clones with sequence similarity to human minisatellites 33.6 and 33.15. — *Plant Mol. Biol.* **23**: 231-242.
- BROWN, G.R., AMARASINGHE, V., KISS, G., CARLSON, J.E. (1993): Preliminary karyotype and chromosomal localization of ribosomal DNA sites in white spruce using fluorescence *in situ* hybridization. — *Genome* **36**: 310-316.

LITERATUR

- BROWN, G.R., CARLSON, J.E. (1997): Molecular cytogenetics of the genus encoding 18S-5.8S-26S rRNA and 5S rRNA in two species of spruce (*Picea*). — *Theor. Appl. Genet.* **95**: 1-9.
- BRULLO, S. (1983): Contributo alla conoscenza della vegetazione delle Madonie (*Sicilia settentrionale*). — *Boll. Accad. Gioenia Sci. Nat.* **16**: 351-420.
- BRUMMITT, P. K., POWELL, C. E. (1992): Authors of plant names. — Kew: Royal Botanic Gardens.
- BUSH, E.J., BARRETT, S.C.H (1993): Genetics of mine invasions by *Deschampsia cespitosa* (Poaceae). — *Can. J. Bot.* **71**: 1336-1348.
- CABRERO, J., LÓPEZ-LEÓN, M.D., BAKKALI, M., CAMACHO, J.P.M. (1999): Common origin of B chromosome variants in the grasshopper *Eyprepocnemis plorans*. — *Heredity* **83**: 435-439.
- CAMACHO, J.P.M., SHARBEL, T.F., BEUKEBOOM, L.W. (2000): B-chromosome evolution. — *Philos. Trans. R. Soc. Lond., Ser. B*, **355**:163-178.
- CASTILHO, A., HESLOP-HARRISON, J.S. (1995): Physical mapping of 5S and 18S-25S rDNA and repetitive DNA sequences in *Aegilops umbellulata*. — *Genome* **38**: 91-96.
- CATALÁN, P., KELLOGG, E.A., OLMSTEAD, R.G. (1997): Phylogeny of Poaceae Subfamily Pooideae based on Chloroplast *ndhF* gene sequences. — *Mol. Phylogenet. Evol.* **8**: 150-166.
- CHEN, Z.J., PIKAARD, C.S. (1997): Epigenetic silencing of RNA polymerase I transcription. A role for DNA methylation and histone modification in nucleolar dominance. — *Genes Dev.* **11**: 2124-2136.
- CHEUNG, W.Y., MONEY, T.A., ABBO, S., DEVOS, K.M., GALE, M.D., MOORE, G. (1994): A family of related sequences associated with (TTTAGGG)_n repeats are located in the interstitial regions of wheat chromosomes. — *Mol. Gen. Genet.* **245**: 349-354.
- CHINNAPPA, C. C., CHMIELEWSKI, J. G., (1987): Documented plant chromosome numbers 1987: 1. Miscellaneous counts from western North America. — *Sida* **12**: 409-417.
- CHOPANOV, P., YURTSEV, B. (1976): Chromosome numbers of some grasses of Turkmenia. II. — *Bot. Zhurn. (USSR)* **61**: 1240-1244.
- "Chromomycin Facts Sheet": <http://chromomycin.4mg.com/>
- "Classification of New World Grasses": <http://mobot.mobot.org/W3T/Search/nwgc.html>
- CLAYTON, W.D. (1985): Miscellaneous notes on pooid grasses. — *Kew Bull.* **40**: 727-729.
- , RENVOIZE, S.A. (1986): Genera graminum. Grasses of the world. — *Kew Bull., Add. Ser.* **13**. — London: HMSO.
- CLOIX, C., TUTOIS, S., YUKAWA, Y., MATHIEU, O., CUVILLIER, C., ESPAGNOL, M-C., PICARD, G., TOURMENTE, S. (2002): Analysis of the 5S RNA Pool in *Arabidopsis thaliana*: RNAs are heterogeneous and only two of the genomic 5S loci produce mature 5S RNA. — *Genome Res.* **12**: 132-144.
- COMAI, L., TYAGI, A.P., WINTER, K., HOLMES-DAVIS, R., REYNOLDS, S.H., STEVENS, Y., BYERS, B. (2000): Phenotypic instability and rapid gene silencing in newly formed *Arabidopsis* allotetraploids. — *Plant Cell* **12**: 1551-1568.
- CONERT, H.J. (1979-1998): Poaceae (Echte Gräser oder Süßgräser). — In: CONERT, H.J., JÄGER, E.J., SCHULTZE-MOTEL, W., WAGENITZ, G., WEBER, H.E. (Hrsg.): G. HEGI, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. 1 Teil 3., 3. Aufl. — Berlin: Parey Buchverlag.
- (1986): Current concepts in the systematics of the Arundinoideae. — In: SODERSTROM, T.R., HILU, K.W., CAMPBELL, C.S., BARKWORTH, M.E. (Hrsg.): Grass systematics and evolution, pp. 239-250. — Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- (2000): Pareys Gräserbuch. Die Gräser Deutschlands erkennen und bestimmen. — Berlin: Parey Buchverlag.
- COSSON, E., DURIEU DE MAISONNEUVE, M.C. (1854): Notes sur quelques Graminées d'Algérie. — *Bull. Soc. Bot. Fr.* **1**: 313-319.
- COUDERC, J.-M., GUÉDÈS, M. (1976): *Helictotrichon pallens* and *H. setifolia*. — *Taxon* **25**: 188.
- COUTINHO, A.X.P. (1939): Flora de Portugal, 2. Aufl. — Lisboa: Bertrand.
- CREMISI, F., VIGNALI, R., BATIONI, R., BARSACCHI, G. (1988): Heterochromatic DNA in *Triturus* (Amphibia, Urodela). II. A centromeric satellite DNA. — *Chromosoma* **97**: 204-211.
- CRONN, R.C., ZHAO, X., PATERSON, A.H., WENDEL, J.F. (1996): Polymorphism and concerted evolution in a tandemly repeated gene family: 5S ribosomal DNA in diploid and allopolyploid cottons. — *J. Mol. Evol.* **42**: 685-705.
- CUADRADO, A., JOUVE, N. (1994): Highly repetitive sequences in B chromosomes of *Secale cereale* revealed by *in situ* hybridization. — *Genome* **37**: 709-712.
- , — (1995): Fluorescent *in situ* hybridization and C-banding analyses of highly repetitive DNA sequence in the heterochromatin of rye (*Secale montanum* Guss.) and wheat incorporating *S. montanum* chromosome segments. — *Genome* **38**: 795-802.
- DAMANAKIS, M., SCHOLZ, H. (1990): Phytogeographical notes on the Poaceae of Greece. — *Willdenowia* **19**: 413-423.
- DANIELA, I. (1997): IOPB chromosome data 11. — *Newslett. Int. Organ. Plant Biosyst. (Oslo)* **26/27**: 13-14.
- AVLIANIDZE, M.T. (1985): Chromosome numbers in the representatives of the flora from Georgia. — *Bot. Zhurn. (SSSR)* **70**: 698-700 (in Russisch).
- , MOSULISCHVILI, M. (1984): Numerus chromosomatum de plantis nonnullis Gramineae florum Georgiae. — *Not. Syst. Georg. Inst. Bot. Tbilissi* **40**: 68-72.
- DEAN, C. SCHMIDT, R. (1995): Plant genomes: a current molecular description. — *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **46**: 395-418.
- DE JEU, M. J., LASSCHUIT, J., KUIPERS, A.G.J., KAMSTRA, S.A., VISSER, R.G.F. (1997): Characterization and localization of repetitive DNA sequences in the ornamental *Alstromeria aurea* Graham. — *Theor. Appl. Genet.* **94**: 982-990.
- DELGADO, M., MORAIS-CECÍLIO, L., NEVES, N., JONES, R.N., VIEGAS, W. (1995): The influence of B chromosomes on rDNA organisation in rye interphase nuclei. — *Chrom. Res.* **3**: 487-491.
- DELSENY, M., McGRATH, J.M., THIS, P., CHEVRE, A.M., QUIROS, C.F. (1990): Ribosomal RNA genes in diploid and amphiploid *Brassica* and related species: organization, polymorphism and evolution. — *Genome* **33**: 733-744.
- DENTON, T.E. (1989): A rapid method for removing silver from stained chromosomes. — *Stain Technol.* **64**: 45-52.
- DEUMLING, B., GREILHUBER, J. (1982): Characterization of heterochromatin in different species of the *Scilla siberica* group (Liliaceae) by *in situ* hybridization of satellite DNAs and fluorochrome banding. — *Chromosoma* **84**: 535-555.
- DEVESA, J.A., RUIZ, T., ORTEGA, A., CARRASCO, J.P., VIERA, M.C., TORMO, R., PASTOR, J. (1990): Contribución al conocimiento cariológico de las Poaceae en Extremadura (España) I. — *Bol. Soc. Brot., Ser. 2*, **63**: 29-66.
- , —, VIERA, M.C., TORMO, R., VÁZQUEZ, F., CARRASCO, J.P., ORTEGA, A., PASTOR, J. (1991): Contribución al conocimiento cariológico de las Poaceae en Extremadura (España) III. — *Bol. Soc. Brot., Ser. 2*, **64**: 35-74.
- D'HONT, A., ISON, D., ALIX, K., ROUX, C., GLASZMANN, J.G. (1998): Determination of basic chromosome numbers in the genus *Saccharum* by physical mapping of ribosomal RNA genes. — *Genome* **41**: 221-225.
- DIXON, J. M. (1988): Notes on *Avenula pratensis* (L.) Dumort. in Britain. — *Watsonia* **17**: 159-162.
- DOGAN, M. (1983): Chromosome counts of Turkish grasses. — *Willdenowia* **13**: 345-347.
- (1985): *Helictotrichon* BESSER ex SCHULTES & SCHULTES fil. — In: DAVIS, P.H. (Hrsg.): Flora of Turkey and the east Aegean Islands, **9**, pp. 308-313. — Edinburgh: Edinburgh University Press.
- DONG, F., MILLER, J.T., JACKSON, S.A., WANG, G.L., RONALD, P.C., JIANG, J.M. (1998): Rice (*Oryza sativa*) centromeric regions consist of complex DNA. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **95**: 8135-8140.
- DOVER, G.A., TAUTZ, D. (1986): Conservation and divergence in multigene families: alternatives to selection and drift. — *Philos. Trans. R. Soc. Lond., Ser. B*, **321**: 275-289.

- DRUSKOVIC, B., LOVKA, M. (1995): IOPB chromosome data 9. — International Organization of Plant Biosystematists Newsletter **24**: 15-19.
- DUCKERT-HENRIOD, M.M. (1991): Mediterranean chromosome number reports 1 (7-25). — Flora Mediterranea **1**: 229-236.
- DUMORTIER, B.C.J. (1823): Observations sur les Graminées de la flore belge. — Tournay: J. Casterman.
- EBERT, I., GREILHUBER, J., SPETA, F. (1996): Chromosome banding and genome size differentiation in *Prospero* (Hyacinthaceae): diploids. — Plant Syst. Evol. **203**: 143-177.
- EDGAR, E., FORDE, M.B. (1991): *Agrostis* L. in New Zealand. — N.Z. J. Bot. **29**: 139-161.
- ENDO, T., GILL, B.S. (1984): The heterochromatin distribution and genome evolution in diploid species of *Elymus* and *Agropyron*. — Can. J. Genet. Cytol. **26**: 669-678.
- FARUQI, S.A., QUARAISH, H.B., INAMUDDIN, M. (1987): Studies in Lybian Grasses X. Chromosome number and some interesting features (1). — Ann. Bot. (Roma) **45**: 75-102.
- FAVARGER, C., GALLAND, N., KÜPFER, P. (1979): Recherches cytotoxonomiques sur la Flore orophile du Maroc. — Naturalia Monspel., Ser. Bot., **29**: 1-64.
- FEDOROV, A. (1969): Chromosome numbers of flowering Plants. — Leningrad: Nauka.
- (Hrsg.) (1974): Chromosome number in flowering plants. — Koenigstein: O. Koeltz. Sci. Publ.
- FEINBERG, A.P., VOGELSTEIN, B. (1984): A technique for radiolabelling DNA restriction enzyme fragments to high specific activity. — Anal. Biochem. **137**: 266-267.
- FELDMANN, M., LIU, B., SEGAL, G., ABBO, S., LEVY, A.A., VEGA, J.M. (1997): Rapid elimination of low-copy DNA sequences in polyploid wheat: a possible mechanism for differentiation of homoeologous chromosomes. — Genetics **147**: 1381-1387.
- FERNANDES, A., QUEIRÓS, M. (1969): Contribution a la connaissance cytotoxonomique des spermatophyta du Portugal. I. Gramineae. — Bol. Soc. Brot., Ser. 2a, **43**: 3-140.
- FLAVELL, R.B. (1980): The molecular characterization and organization of plant chromosomal DNA sequences. — Annu. Rev. Plant Physiol. **31**: 569-596.
- , GALE, M., O'DELL, M., MURPHY, G., MOORE, G., LUCAS, H. (1993): Molecular organization of genes and repeats in the large cereal genomes and implications for the isolation of genes by chromosome walking. — Chromosomes Today **11**: 199-214.
- RIMPAU, J. (1975): Ribosomal RNA genes and supernumerary B chromosomes of rye. — Heredity **35**: 127-131.
- FOMINAYA, A., VEGA, C., FERRER, E. (1988): C-banding and nucleolar activity of tetraploid *Avena* species. — Genome **30**: 633-638.
- FREY, E.G. (1986): Genetic resources and their use in oat breeding. — In: LAWES, D. A., THOMAS, H. (Hrsg.): Proceedings of the second oats conference. 1986: 7-15.
- FREY, L. (1982): Cytotaxonomical studies on the genus *Deschampsia* P.B. *sensu lato* in Poland. — Fragm. Florist. Geobot. **28**: 117-144.
- (1991): Taxonomy, karyology and distribution of selected genera of tribe Aveneae (Poaceae) in Poland. I. *Avenula*. — Fragm. Florist. Geobot. **35**: 101-137.
- (1992): Taxonomy, karyology and distribution of the selected genera of tribe Aveneae (Poaceae) in Poland. II. *Trisetum*. — Fragm. Florist. Geobot. **37**: 443-475.
- (1993): Taxonomy, karyology and distribution of selected genera of tribe Aveneae (Poaceae) in Poland. IV. Conclusions. — Fragm. Florist. Geobot., Suppl. **2**: 279-288.
- , MIREK, Z., MIZIANTY, M. (1977): Contribution to the chromosome numbers of Polish vascular plants. — Fragm. Florist. Geobot. **23**: 317-325.
- "Frontiers in Bioscience: journal name abbreviation, ISSN number and coverage": <http://www.bioscience.org/atlas/jourabbr/list.htm>
- FUCHS, J., PICH, U., MEISTER, A., SCHUBERT, I. (1994): Differentiation of field bean heterochromatin by *in situ* hybridization with repeated *FokI* sequence. — Chrom. Res. **2**: 25-28.
- FUKUI, K., OHMIDO, N., KHUSH, G.S. (1994): Variability in rDNA loci in the genus *Oryza* detected through fluorescence *in situ* hybridization. — Theor. Appl. Genet. **87**: 893-899.
- FULNECEK, J., MATYASEK, R., KOVARIK, A., BEZDEK, M. (1998): Mapping of 5-methylcytosine residues in *Nicotiana tabacum* 5S rRNA genes by genomic sequencing. — Mol. Gen. Genet. **259**: 133-141.
- GADELLA, T.W.J., KLIPHUIS, E. (1968a): Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands, IV. — Proc. R. Netherland Acad. Sci., Ser. C, **71**: 168-183.
- , — (1968b): In: LÖVE, A. (Hrsg.): IOPB chromosome number reports, XVI. — Taxon **17**: 200-201.
- GALLAND, N. (1988): Recherche sur l'origine de la flore orophile du Maroc: étude caryologique et cytogéographique. — Travaux de l'Institut Scientifique, Université Mohammed V. Sér. Bot. **35**: 1-168.
- GALLEGO, M.J., TALAVERA, S. (1994): Numeros cromosomáticos de plantas occidentales, 696-707. — Ann. Jard. Bot. Madrid **51**: 280.
- GAMISANS, J., JEANMONOD, D. (1993): Catalogue des plantes vasculaires de la Corse, 2. Aufl. — Genève: Conservatoire & Jardin Botaniques de la Ville de Genève.
- GANAL, M.W., LAPITAN, N.L.V., TANKSLEY, S.D. (1988): A molecular and cytogenetic survey of major repeated DNA sequences in tomato (*Lycopersicon esculentum*). — Mol. Gen. Genet. **213**: 262-268.
- GARCÍA-SUÁREZ, R., ALONSO-BLANCO, C., FERNÁNDEZ-CARVAJAL, M.C., FERNÁNDEZ-PRIETO, J.A., ROCA, A., GIRALDEZ, R. (1997): Diversity and systematics of *Deschampsia sensu lato* (Poaceae) inferred from karyotypes, protein electrophoresis, total genomic DNA hybridization and chloroplast DNA analysis. — Plant Syst. Evol. **205**: 99-110.
- GARDÉ, A., MALHEIROS-GARDÉ, N. (1953): Contribuição para o estudo cariológico de algumas espécies de Angiospérmicas. I. — Génét. Ibér. **5**: 115-124.
- GAUCKLER, K. (1969): Der Steppenhafer – *Helictotrichon desertorum* ssp. *besseri* – eine florenkundliche Besonderheit der Hainburger Berge. — Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem. **14**: 291-298.
- GAYER, G. (1932): Neue Beiträge zur Flora des Komitates Vas (Eisenburg). III. — Ann. Sabar. **1**: 7-11.
- GEORGIOU, A., KARATAGILIS, S., RAUPAKIAS, D. (1992): Inter- and intraplant C-banding polymorphism in one population of *Aegilops comosa* var. *comosa* (Poaceae). — Plant Syst. Evol. **180**: 105-114.
- GERVAIS, C. (1965): Nombres chromosomiques chez quelques graminées des Alpes. — Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. nat. **88**: 61-64.
- (1966): Nombres chromosomiques chez quelques graminées alpines. — Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. nat. **89**: 87-100.
- (1968a): Notes de cytotoxonomie sur quelques *Avena* vivaces. — Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. nat. **91**: 105-117.
- (1968b): Sur un critère anatomique nouveau, utilisable dans la taxonomie des avoines vivaces. — Ber. Schweiz. Bot. Ges. **78**: 369-372.
- (1972): Nouvelles déterminations de nombres chromosomiques chez les avoines vivaces. I. — Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. nat. **95**: 57-61.
- (1973a): Nouvelles déterminations de nombres chromosomiques chez les avoines vivaces. II. — Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. nat. **96**: 81-87.
- (1973b): Contribution à l'étude cytologique et taxonomique des avoines vivaces. — Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. **88**: 1-166.
- (1977): Essais d'hybridation chez les Avoines vivaces espagnoles (genre *Helictotrichon*) du complexe *filifolium-sarracenorum*. — Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. nat. **100**: 137-142.
- (1981): Notes sur la phylogénie des avoines vivaces (genres *Avenula* Dumort. et *Helictotrichon* Bess.) a la lumière d'hybridations récentes. — Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. nat. **104**: 153-166.

LITERATUR

- (1983): Wide hybridization attempts in the tribe Aveneae Nees. — *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **93**: 195-212.
- GHORAI, A., SHARMA A. (1981): Chromosome studies in some Festuceae. — *J. Indian Bot. Soc.* **60**: 148-153.
- GOLDBLATT, P. (1981): Index to plant chromosome numbers 1975-1978. — *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* **5**.
- (1984): Index to plant chromosome numbers 1979-1981. — *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* **8**.
- , JOHNSON, D.E. (1994): Index to plant chromosome numbers 1990-1991. — *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* **51**.
- GOODPASTURE, C., BLOOM, S.E. (1975): Visualization of nucleolar organiser regions in mammalian chromosomes using silver staining. — *Chromosoma* **53**: 37-50.
- GOTTSCHALK, W. (1976): Die Bedeutung der Polyploidie für die Evolution der Pflanzen. *Fortschritte der Evolutionsforschung* **7**. — Stuttgart: G. Fischer.
- Grass Phylogeny Working Group (GPWG) (2000): A phylogeny of the grass family (Poaceae), as inferred from eight character sets. — In: JACOBS, S.W.L., EVERETT, J. (Hrsg.): *Grasses: systematics and evolution*, pp. 3-7. — Melbourne: CSIRO.
- (2001): Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). — *Ann. Missouri Bot. Gard.* **88**: 373-457.
- GRAUR, D., LI, W.-H. (2000): *Fundamentals of molecular evolution*, 2. Aufl. — Sunderland: Sinauer.
- GREBENSTEIN, B. (1992): Anatomische, karyologische und molekularbiologische Untersuchungen an mediterranen, nordanatolischen und kaukasischen Sippen der Gattung *Helictotrichon* Besser ex Schultes & Schultes (Poaceae). — Dissertation, Universität Tübingen.
- , GREBENSTEIN, O., SAUER, W., HEMLEBEN, V. (1995): Characterization of a highly repeated DNA component of perennial oats (*Helictotrichon*, Poaceae) with sequence similarity to a A-genome-specific satellite DNA of rice (*Oryza*). — *Theor. Appl. Genet.* **90**: 1101-1105.
- , —, — (1996): Distribution and complex organization of satellite DNA sequences in Aveneae species. — *Genome* **39**: 1045-1050.
- RÖSER, M., SAUER, W., HEMLEBEN, V. (1998): Molecular phylogenetic relationships in Aveneae (Poaceae) species and other grasses as inferred from ITS1 and ITS2 rDNA sequences. — *Plant Syst. Evol.* **213**: 133-150.
- GREEN, D. M. (1990): Muller's ratchet and the evolution of supernumerary chromosomes. — *Genome* **33**: 818-824.
- GREILHUBER, J. (1995): Chromosomes of the monocotyledons (general aspects). — In: RUDALL, P.J., CRIBB, P.J., CUTLER, D.F., HUMPHRIES, C.J. (Hrsg.): *Monocotyledons: systematics and evolution*, pp. 379-414. — Kew: Royal Botanic Gardens.
- GREUTER, W. (1972): The relict element of the flora of Crete and its evolutionary significance. — In: VALENTINE, D.H. (Hrsg.): *Taxonomy, phytogeography and evolution*, pp. 161-177. — London, New York: Academic Press.
- GROSSHEIM, A. (1939): *Flora kavkaza* 1, 2. Aufl. — *Trudy Bot. Inst. Baku* **8** (in Russisch).
- GUPTA, P.K., GIBAND, M., ALTOSAAR, I. (1992): Two molecular probes characterizing in the A and C genomes in the genus *Avena* (oats). — *Genome* **35**: 916-920.
- GUTTENBERG, H. (1968): Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. — In: ZIMMERMANN, W., OZENDA, P., WULFF, H.D. (Hrsg.): *Handbuch der Pflanzenanatomie*, 2. Aufl., Bd. **8**. — Berlin, Stuttgart.
- HAGEMANN, S., SCHEER, B., SCHWEIZER, D. (1993): Repetitive sequences in the genome of *Anemone blanda*: identification of tandem arrays and of dispersed repeats. — *Chromosoma* **102**: 312-324.
- HANSON, R.E., ISLAM-FARIDI, M.N., PERCIVAL, E.A., CRANE, C.F., JI, Y., MC KNIGHT, T.D., STELLY, D.M., PRICE, H.J. (1996): Distribution of 5S and 18S-28S rDNA loci in a tetraploid cotton (*Gossypium hirsutum* L.) and its putative diploid ancestors. — *Chromosoma* **105**: 55-61.
- HARRISON, G.E., HESLOP-HARRISON, J.S. (1995): Centromeric repetitive DNA sequences in the genus *Brassica*. — *Theor. Appl. Genet.* **90**: 157-165.
- HARTL, H., KNIELY, G., LEUTE, G.H., NIKLFELD, H., PERKO, M. (1992): *Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Kärntens*. — Klagenfurt: Naturwissenschaftlicher Verein.
- HEDBERG, I. (1966): Chromosome numbers of vascular plants from Arctic and sub-Arctic North America. — *Ark. Bot.* **6**: 309-326.
- , HEDBERG, O. (1964): Documented chromosome numbers of Swedish plants. — *Svensk Bot. Tidskr.* **58**: 125-128.
- , — (1977): Chromosome numbers of afroalpine and afroalpine angiosperms. — *Bot. Not.* **130**: 1-24.
- HEDBERG, O. (1958): Cytotaxonomic studies in Scottish mountain plants, notably *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B. s.lat. — *Svensk Bot. Tidskr.* **52**: 37-46.
- (1986): On the manifestation of vivipary in *Deschampsia caespitosa* s. lat. — *Symb. Bot. Uppsala*. **27**: 183-192.
- HEITZ, B. (1967): Graminées. — *Cytogénét.* **1**: 22.
- HEITZ, E. (1933): Die Herkunft der Chromozentren. — *Planta* **18**: 571-636.
- HEMLEBEN, V. (1993): Repetitive and highly repetitive DNA components as molecular markers for evolutionary studies and in plant breeding. — In: *Current Topics in Mol. Genet. (Life Sci. Adv.)* **1**: 173-185.
- HIGHETT, M.I., BEVEN, A.F., SHAW, P.J. (1993): Localization of 5S genes and transcripts in *Pisum sativum* nuclei. — *J. Cell Sci.* **105**: 1151-1158.
- HINDÁKOVÁ, M., CINCURA, F. (1967): Angaben über die Zahl und Morphologie der Chromosomen einiger Pflanzenarten aus dem Territorium der Ostslowakei I. — *Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comenianae Bot.* **14**: 181-227.
- HOLUB, J. (1958): Bemerkungen zur Taxonomie der Gattung *Helictotrichon* BESS. — In: KLAATERSKY, I. (Hrsg.): *Philipp Maximilian Opiz und seine Bedeutung für die Pflanzentaxonomie*, pp. 101-133. — Praha: Tschechoslowakische Akademie der Wissenschaften.
- (1959): Die wichtigsten Ergebnisse des taxonomisch-chorologischen Studiums der tschechoslowakischen *Helictotrichon*-Arten. — *Preslia* **31**: 1-7 (tschech. mit deutscher Zusammenfassung).
- (1961): Taxonomische Studie über die tschechoslowakischen Arten der Gattung *Avenochloa* HOLUB. — *Acta Mus. Natl. Pragae* **17**: 189-244.
- (1962): *Helictotrichon desertorum* (LESS.) NEVSKIJ – Ein bedeutsames Relikt der Tschechoslowakischen Flora III. — *Acta Univ. Carol. Biol.* **2**: 153-188.
- (1977): Notes on some species of *Avenula* and *Helictotrichon*. — *Preslia (Praha)* **49**: 203-221.
- (1980a): *Helictotrichon* Besser; *Avenochloa* (DUMORT.) DUMORT. — In: TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N.A., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M., WEBB, D.A. (Hrsg.): *Flora europaea*, **5**, pp. 208-216. — Cambridge: Cambridge University Press.
- (1980b): *Danthoniastrum* (J. HOLUB) J. HOLUB. — In: TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N.A., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M., WEBB, D.A. (Hrsg.): *Flora Europaea*, **5**, p. 216. — Cambridge: Cambridge University Press.
- , MESÍČEK, J., JAVURKOVÁ, V. (1971): Annotated chromosome counts of Czechoslovak Plants (16-30). Materials for "Flora CSSR" 2. — *Folia Geobot. Phytotax.* **6**: 179-214.
- HONDA, M. (1930): *Monographia Poacearum japonicarum Bambusoideis exclusis*. — *J. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3, Bot.* **5**: 1-484.
- HOSHI, Y., PLADER, W., MALEPSZY, S. (1999): Physical mapping of 45S rRNA gene loci in the cucumber (*Cucumis sativus* L.) using fluorescence *in situ* hybridization. — *Caryologia* **52**: 49-57.
- HOUBEN, A., LEACH, C. R., VERLIN, D., ROFE, R., TIMMIS, J.N. (1997): A repetitive DNA sequence common to the B chromosomes of the genus *Brachycome*. — *Chromosoma* **106**: 513-519.

- , VERLIN, D., LEACH, C.R., TIMMIS, J.N. (2001): The genomic complexity of micro B chromosomes of *Brachycome dichromosomatica*. — *Chromosoma* **110**: 451-459.
- HSHAO, C., JACOBS, S.W.L., BARKER, N.P., CHATTERTON, N.J. (1998): A molecular phylogeny of the subfamily Arundinoideae (Poaceae) based on Sequences of rDNA. — *Aust. Syst. Bot.* **11**: 412-52.
- , —, CHATTERTON, N.J., ASAY, K.H. (1999): A molecular phylogeny of the grass family (Poaceae) based on the sequences of nuclear ribosomal DNA (ITS). — *Aust. Syst. Bot.* **11**: 667-688.
- Hsu, T.C. (1975): A possible function of constitutive heterochromatin: the bodyguard hypothesis. — *Genetics* **79** (Suppl.): 137-150.
- HUBBARD, C.E. (1936): The species of *Helictotrichon* in Tropical Africa, pp. 330-335. — Kew: Bull. Misc. Inform. 1936.
- (1967): Grasses. A guide to their structure, identification, uses and distribution in the British Isles. — Harmondsworth, Middlesex, UK: Penguin Books.
- „Indices Nominum Supragenericorum Plantarum Vascularium“: http://www.inform.umd.edu/PBIO/fam/sgpi_pok.html
- IRIFUNE, K., HIRAI, K., ZHENG, J., TANAKA, R., MORIKAWA, H. (1995): Nucleotide sequence of a highly repeated DNA sequence and its chromosomal localization in *Allium fistulosum*. — *Theor. Appl. Genet.* **90**: 312-316.
- JACOBS, S.W.L., LAPINPURO, L. (1986): The Australian species of *Amphibromus* (Poaceae). — *Telopea* **2**: 715-729.
- JAMILENA, M., RUIZ REJÓN, C., RUIZ REJÓN, M. (1994): A molecular analysis of the origin of the *Crepis capillaris* B chromosome. — *J. Cell Sci.* **107**: 703-708.
- JIANG, J., GILL, B.S. (1994): Nonisotopic *in situ* hybridization and plant genome mapping: the first 10 years. — *Genome* **37**: 717-725.
- JOHNSON, B. L. (1972): Polyploidy as a factor in the evolution and distribution of grasses. — In: YOUNGNER, V.B., MCKELL, C.M. (Hrsg.): The biology and utilization of grasses, pp. 18-35. — New York, London: Academic Press.
- JOHNSON, A.W., PACKER, J.G. (1968): Chromosome numbers in the flora of N.W. Alaska. — *Bot. Not.* **121**: 403-456.
- JONES, J.D.G., FLAVELL, R.B. (1982a): The mapping of highly repeated DNA families and their relationships to C-bands in chromosomes of *Secale cereale*. — *Chromosoma* **86**: 595-612.
- , — (1982b): The structure, amount and chromosomal localisation of defined repeated DNA sequences in species of the genus *Secale*. — *Chromosoma* **86**: 613-641.
- JONES, K. (1956): Species differentiation in *Agrostis* III. *Agrostis gigantea* ROTH and its hybrids with *A. tenuis* SIBTH. and *A. stolonifera* L. — *Journ. Genet.* **54**: 394-399.
- (1957): Cytotaxonomic studies in *Holcus* I. The chromosome complex in *Holcus mollis* L. — *New Phytol.* **57**: 191-210.
- JONES, R.N. (1985): Are B-chromosomes selfish? In: CAVALIER-SMITH, T. (Hrsg.): The evolution of genome size, pp. 397-425. — New York: Wiley.
- (1995): B chromosomes in plants. *Tansley Review No. 85*. — *New Phytol.* **131**: 411-434.
- KAHL, G. (1995): Dictionary of gene technology. — Weinheim: VCH.
- KASHKUSH, K., FELDMAN, M., LEVY, A.S. (2002): Gene loss, silencing and activation in a newly synthesized wheat allotetraploid. — *Genetics* **160**: 1651-1659.
- KELLOGG, E.A. (2001): Evolutionary history of the grasses. — *Plant Physiol.* **125**: 1198-1205.
- , APPELS, R. (1995): Intraspecific and interspecific variation in 5S RNA genes are decoupled in diploid wheat relatives. — *Genetics* **140**: 325-343.
- KENTON, A., PAROKONNY, A.S., GLEBA, Y.Y., BENNETT, M.S. (1993): Characterization of the *Nicotiana tabacum* L. genome by molecular cytogenetics. — *Mol. Gen. Genet.* **240**: 159-169.
- KERGUÉLEN, M. (1975): Les Gramineae (Poaceae) de la flore française. — *Lejeunia, nouv. Sér.* **75**: 1-343.
- KIMURA, M. (1980): A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. — *J. Mol. Evol.* **16**: 111-120.
- KING, K., TORRES, R. A., ZENTGRAF, U., HEMLEBEN, V. (1993): Molecular evolution of the intergenic spacer in the nuclear ribosomal RNA genes of Cucurbitaceae. — *J. Mol. Evol.* **36**: 144-152.
- KO, J.-H., CHO, B., AHN, J.K., LEE, Y., PARK, I. (1999): Probing the functional motifs of *Escherichia coli* 5S rRNA in relation to 16S rRNA using a SELEX experiment. — *Bull. Korean Chem. Soc.* **20**: 1335-1339.
- KOTSERUBA, V., GERNAND, D., MEISTER, A., HOUBEN, A. (2003): Uniparental loss of ribosomal DNA in the allotetraploid grass *Zingera tri-chopoda* (2n = 8). — *Genome* **46**: 156-163.
- KOZHAROV, S., PETROVA, A. (1981): Karyological studies on Bulgarian grasses. — *Bol. Soc. Brot., Ser. 2*, **53**: 1161-1175.
- , — (1991): Chromosome numbers of Bulgarian angiosperms. — *Fitologia* **39**: 72-77.
- KRASNIKOV, A.A. (1991): Chromosome numbers in some species of vascular plants from Novosibirsk region. — *Bot. Zhurn.* **76**: 476-479.
- KRASNIKOVA, S.A. (1984): — In: KROGULEVICH, R.E., ROSTOVTSOVA, T.S. (Hrsg.): Khromosomnye Chisla Tsvetkovykh Rastenii i Sibiri Dalnego Vostoka, pp. 28. — Novosibirsk: Nauka (in Russisch).
- KUBIS, S., SCHMIDT, T., SEYMOUR, J., HESLOP-HARRISON, J.S. (1998): Repetitive DNA elements as a major component of plant genomes. — *Ann. Bot.* **82** (Suppl. A): 45-55.
- KUIPERS, A.G.J., KAMSTRA, S.A., DE JEU, M.J., VISSER, R.G.F. (2002): Molecular characterization and physical localization of highly repetitive DNA sequences from Brazilian *Alstroemeria* species. — *Chrom. Res.* **10**: 389-398.
- KÜPPER, P. (1974): Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. — *Boissiera* **23**: 1-322.
- LABADIE, J.P. (1979): Étude caryosystématique de quelques espèces de la flore d'Algérie. — *Nat. Monsp.* **32**: 1-11.
- LANGE, D. (1991a): *Helictotrichon* BESSER ex SCHULTES & SCHULTES fil. — In: STRID, A., TAN, K. (Hrsg.): Mountain flora of Greece, **2**, pp. 797-802. — Edinburgh: Edinburgh University Press.
- (1991b): *Helictotrichon agropyroides* (BOISS.) HENRARD (Poaceae) — an endemic in S and SE Greece. — *Bot. Chron.* **10**: 853-859.
- (1995a): Untersuchungen zur Systematik und Taxonomie der Gattung *Helictotrichon* BESSER ex J. A. SCHULTES & J. H. SCHULTES (Poaceae) in Südosteuropa und Vorderasien. — *Biblioth. Bot.* **144**: 1-238.
- (1995b): Zur Wurzelanatomie der Gattungen *Helictotrichon* und *Amphibromus* (Poaceae, Pooideae, Aveneae) und deren Bedeutung für die Taxonomie beider Gattungen. — *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg* **186**: 105-114.
- LAPITAN, N.L. (1991): Organization and evolution of higher plant nuclear genomes. — *Genome* **35**: 171-181.
- LEGGETT, J.M. (1991): Further hybrids involving the perennial autotetraploid oat *Avena macrostachya*. — *Genome* **35**: 273-275.
- , MARKHAND, G.S. (1995): The genomic structure of *Avena* revealed by GISH. In: BRANDHAM, P.E., BENNETT, M.D. (Hrsg.): Kew Chromosome Conference IV, pp. 133-139. — Kew: Royal Botanic Gardens.
- LEITCH, A.R., MOSGÖLLER, W., SCHWARZACHER, T., BENNETT, M.D., HESLOP-HARRISON, J.S. (1990): Genomic *in situ* hybridization to sectioned nuclei shows chromosome domain in grass hybrids. — *J. Cell Sci.* **95**: 335-341.
- , SCHWARZACHER, T., JACKSON, D., LEITCH, I.J. (1994): *In situ* hybridization: a practical guide. — Oxford: BIOS Scientific Publishers.
- LEVAN, A., FREDGA, K., SANDBERG, A.A. (1964): Nomenclature for centromeric position on chromosomes. — *Hereditas* **52**: 201-220.
- LEVITSKY, G.A. (1931): The karyotype in systematics. — *Bull. Appl. Gen. Plant Breed.* **27**: 182-240.

LITERATUR

- LINARES, C., FERRER, E., FOMINAYA, A. (1998): Discrimination of the closely related A and D genomes of the hexaploid oat *Avena sativa* L. — Proc. Natl. Acad. Sci. USA **95**: 12450-12455.
- LINARES, C., GONZÁLEZ, J., FERRER, E., FOMINAYA, A. (1996): The use of double-fluorescence *in situ* hybridization to physically map the positions of 5S rDNA genes in relation to the chromosomal location of 18S-5,8S-26S rDNA and a C genome-specific DNA sequence in the genus *Avena*. — Genome **39**: 535-542.
- LINDE-LAURSEN, I., IBSEN, E., VON BOTHMER, R., GIESE, H. (1992): Physical location of active and inactive rRNA gene loci in *Hordeum marinum* ssp. *gussoneanum* (4x) by *in situ* hybridization. — Genome **35**: 1032-1036.
- , VON BOTHMER, R., JACOBSEN, N.J. (1986): Giemsa C-banded karyotypes of *Hordeum* taxa from North America. — Can. J. Genet. Cytol. **28**: 42-62.
- LITARDIÈRE, R. (1950): Nombres chromosomiques de quelques graminées. — Bol. Soc. Brot. **24**: 79-87.
- LOHE, A.R., BRUTLAG, D.L. (1987): Multiplicity of satellite DNA sequence in *Drosophila melanogaster*. — Proc. Natl. Acad. Sci. USA **83**: 696-700.
- LÓPEZ-LEÓN, M.D., NEVES, N., SCHWARZACHER, T., HESLOP-HARRISON, T.S., HEWITT, G.M., CAMACHO, J.P.M. (1994): Possible origin of a B chromosome deducted from its DNA composition using double FISH technique. — Chrom. Res. **2**: 87-92.
- LORENZO-ANDREU, A., GARCIA-SANZ, M.P. (1950): Chromosomas somáticos de plantas espontáneas de la estepa de Aragón. II. — Anal. Estación experim. Aula Dei **2**: 12-20.
- LÖVE, A., LÖVE, D. (1956): Cytotaxonomical conspectus of the Iceland flora. — Acti Horti Gothob. **20**: 65-291.
- , KJELLQVIST, E. (1973): Cytotaxonomy of Spanish plants. II. Monocotyledons. — Lagas-calia **3**: 147-182.
- LUBARETZ, O., FUCHS, J., AHNE, R., MEISTER, A., SCHUBERT, I. (1996): Karyotyping of three Pinaceae species via fluorescent *in situ* hybridization and computer-aided chromosome analysis. — Theor. Appl. Genet. **92**: 411-416.
- MA, Y. (1983): Flora intramongolica, **7**. — Huhhot: Typis Intramongolicae Popularis (in Chinesisch).
- MAIRE, R., WEILLER, M. (1953): Flore de l'Afrique du Nord, **2**. — Paris: P. Lechevalier.
- MÁJOVSKÝ, J. et al. (1974): Index of chromosome number of Slovakian Flora. 4. Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae — Bot. **23**: 1-23.
- MALAKHOVA, L.A., MARKOVA, G.A. (1994): Chromosome numbers in the flowering plants of Tomsk region. Monocotyledones. — Bot. Zhurn. **79**: 134-135.
- MALUSZYNSKA, J., HESLOP-HARRISON, J.S. (1991): Localization of tandemly repeated DNA sequences in *Arabidopsis thaliana*. — Plant J. **1**: 159-166.
- , — (1993): Physical mapping of rDNA loci in *Brassica* species. — Genome **36**: 774-781.
- MALYSHEV, L.I., PESHKOVA, G.A. (1990): Flora Sibiriæ, 2(14) (Poaceae, Gramineae). — Novosibirsk: Nauka (in Russisch).
- MCALLISTER, H.A. (1973): *Deschampsia caespitosa*. A tetraploid variant in Scotland. — Glasgow Naturalist **19**: 69.
- MCALLISTER, B.F., WERREN, J.H. (1997): Hybrid origin of a B chromosome (PSR) in the parasitic wasp *Nasonia vitripennis*. — Chromosoma **106**: 243-253.
- MCCLINTOCK, B. (1984): The significance of responses of the genome to challenge. — Science **226**: 792-801.
- MEERTS, P., LEFÈVRE C. (1989): Observations génécologiques sur une population hybridée d'*Agrostis capillaris* L. et *A. stolonifera* L. — Bull. Soc. Bot. Belgique **122**: 161-169.
- MEHRA, P.N., SHARMA, M.L. (1975): Cytological studies in some central and eastern Himalayan grasses. — Cytologia **40**: 441-452.
- MELZER, H. (1967): *Helictotrichon petzense*, spec. nova – ein neu entdeckter Endemit der südöstlichen Kalkalpen. — Österr. Bot. Z. **114**: 309-319.
- MERXMÜLLER, H. (1952): Untersuchungen zur Sipplgliederung und Arealbildung in den Alpen. I. — Jahrb. Ver. Schutze Alpenpfl. u. -Tiere **17**: 96-133.
- MESÍCEK, J. (1992): In: MESÍCEK, J., JAVURKOVÁ-JAROLÍMOVÁ, V. (Hrsg.): List of chromosome numbers of the Czech vascular plants. — Praha: Academia.
- METCALFE, C. R. (1960): Anatomy of the monocotyledons. 1. Gramineae. — Oxford: Clarendon Press.
- MEUSEL, M., JÄGER, E., WEINERT, E. (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora 1. Text und Atlas. — Jena: G. Fischer.
- MITCHELL, C.C., PARKINSON, S.E., BAKER, T.J., JELLEN, E.N. (2003): C-banding and localization of 18S-5,8S-26S rDNA in tall oatgrass species. — Crop Science **43**: 32-36.
- MONTIJN, M.B., HOUTSMULLER, A.B., TEN HOOPEN, R., OUD, J.L., NANNINGA, N. (1999): The 5S rRNA gene clusters have a defined orientation toward the nucleolus in *Petunia hybrida* and *Crepis capillaris*. — Chrom. Res. **7**: 387-399.
- , TEN HOOPEN, R., FRANZ, P.F., OUD, J.L., NANNINGA, N. (1998): Characterisation of the nucleolar organising regions during the cell cycle in two varieties of *Petunia hybrida* as visualised by fluorescence *in situ* hybridisation and silver staining. — Chromosoma **107**: 80-86.
- MORAIS-CECÍLIO, L., DELGADO, M., JONES, R.N., VIEGAS, W. (2000): Modification of wheat rDNA loci by rye B chromosomes: a chromatin organization model. — Chrom. Res. **8**: 341-351.
- MORRIS, K.L.G., GILL, B.S. (1986): Genomic affinities of individual chromosomes based on C- and N-banding analyses of tetraploid *Elymus* species and their diploid progenitor species. — Genome **29**: 247-252.
- MORRISON, M.E. (1959): Interrelationships of some of the species of *Trisetum* from North America and Europe. — Can. J. Genet. Cytol. **1**: 84-88.
- MOUTERDE, P. (1966): Nouvelle flore du Liban et de la Syrie, **1**. — Beyrouth: Imprimerie Catholique.
- MUKAI, Y., ENDO, T.R., GILL, B.S. (1990): Physical mapping of the 5S rRNA multigene family in common wheat. — J. Hered. **81**: 290-295.
- MÜNTZING, A. (1974): Accessory chromosomes. — Annu. Rev. Genet. **8**: 243-266.
- NAKAMURA, R., KITAMURA, S., INOUE, M., OHMIDO, N., FUKUI, K. (2001): Karyotype analysis of *Nicotiana kawakamii* Y. Ohashi using DAPI banding and rDNA FISH. — Theor. Appl. Genet. **102**: 810-814.
- NAZAROVA, E., GOUKASIAN A. (1995): Mediterranean chromosome number reports 5 (528-542). — Flora Mediterranea **5**: 340-345.
- NIWA, K., TSUJIMOTO, H. (1992): 18S.26S ribosomal RNA genes are not in every case located on the B chromosomes in rye genome. — Plant Breed. **109**: 78-81.
- NYGREN, A. (1949): Studies on vivipary in the genus *Deschampsia*. — Hereditas **35**: 27-32.
- OBERDORFER, E. (1983): Pflanzensoziologische Exkursionsflora, 5. Aufl. — Stuttgart: Eugen Ulmer.
- ÖSTERGREN, G. (1945): Parasitic nature of extra fragment chromosomes. — Bot. Not. **2**: 157-163.
- OZKAN, H., LEVY, A.A., FELDMAN, M. (2001): Allopolyploidy-induced rapid genome evolution in the wheat (*Aegilops-Triticum*) group. — Plant Cell **13**: 1735-1747.
- PARDUE, M.L., GALL, J.G. (1970): Chromosomal localization of mouse satellite DNA. — Science **168**: 1356-1358.
- PASAKINSKIENE, I., ANAMTHAWAT-JÓNSSON, K., HUMPHREYS, M.W., JONES, R.N. (1997): Novel diploids following chromosome elimination and somatic recombination in *Lolium multiflorum* x *Festuca arundinacea* hybrids. — Heredity **78**: 464-469.
- PASHUK, K.T. (1987): Chromosome numbers in species of subalpine belt of Chernogora (Ukrainian Carpathians). — Bot. Zhurn. **72**: 1069-1074.
- PEDROSA, A., SCHWEIZER, D., GUERRA, M. (2000): Cytological heterozygosity and the hybrid origin

- of sweet orange [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck]. — *Theor. Appl. Genet.* **100**: 361-367.
- PENDÁS, A.M., MORAN, P., GARCIA-VÁZQUEZ, E. (1993): Multi-chromosomal location of ribosomal RNA genes and heterochromatin association in brown trout. — *Chrom. Res.* **1**: 63-67.
- PHILLIPS, R.L. (1978): Molecular cytogenetics of the nucleolus organizer region. — In: WALDEN, D.B. (Hrsg.): *Maize breeding and genetics*, pp. 711-742. — New York: Wiley.
- PIGNATTI, S. (1982): *Flora d'Italia*, Bd. 3. — Bologna: Edagricole.
- PIKAARD, C.S. (1999): Nucleolar dominance and silencing of transcription. — *Trends Plant Sci.* **4**: 478-483.
- PILGER, R. (1954): Das System der Gramineae unter Ausschluss der Bambusoideae. — *Bot. Jahrb. Syst.*, **76**: 281-384.
- PLADER, W., HOSHI, Y., MALESZY, Z. (1998): Sequential fluorescent staining with CMA and DAPI for somatic chromosome identification of cucumber (*Cucumis sativus* L.). — *J. Appl. Genet.* **39**: 249-258.
- POGOSYAN, A.I. (1974): Chromosome numbers in some species of flowering plants from the flora of the Aragatz Mt. Massiv. — *Citologia i Genetika* **8**: 449-451.
- POJAR, J. (1973): Levels of polyploidy in four vegetation types of southwestern British Columbia. — *Can. J. Bot.* **51**: 621-628.
- POLATSCHEK, A. (1966): Cytotaxonomische Beiträge zur Flora der Ostalpenländer, II. — *Österr. Bot. Z.* **113**: 101-147.
- POSTOYKO, J., HUTCHINSON, J. (1986): The identification of *Avena* chromosomes by means of C-banding. — In: LAWES, D.A., THOMAS, H. (Hrsg.): *Proceedings of the second international oat conference*, pp. 50-51. — Dordrecht: M. Nijhoff Publishers.
- PRAT, H. (1960): *Revue d'Agrostologie. Vers une classification naturelle des Graminées.* — *Bull. Soc. Bot. Fr.* **107**: 32-79.
- PROBATOVA, H.C., SOKOLOVSKAJA, A.P. (1980): To the karyotaxonomic study of the grasses of mountain Altai. — *Bot. Zhurn.* **65**: 509-520 (in Russian).
- PROBATOVA, N.S. (1985): Poaceae. — In: KHARKEVICH, S.S. (Hrsg.): *Sosudistye rasteniia sovetskogo Dal'nego Vostoka (= Plantae vasculares orientis extremi sovietici)* **1**, pp. 100-102. — Leningrad: Nauka (in Russian).
- , SOKOLOVSKAYA, A.P. (1978): Chromosome numbers and taxonomy of some grasses in Caucasus. — *Bot. Zhurn. (Moskau & Leningrad)* **63**: 1121-1131 (in Russian).
- PURDY, B.G., BAYER, R.J. (1995): Genetic diversity in the tetraploid sand dune endemic *Deschampsia mackenzieana* and its widespread diploid progenitor *D. cespitosa* (Poaceae). — *Am. J. Bot.* **82**: 121-130.
- QUEIRÓS, M. (1973): Contribuição para o conhecimento citotaxonomico des spermatophyta de Portugal. I. Gramineae, Suppl. 1 — *Bol. Soc. Brot., Ser 2a*, **47**: 77-103.
- QUÉZEL, P. (1957): Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord. — Paris: Lechevalier (= Encyclopédie biogéographique et écologique **10**).
- SANTA, S. (1962): *Nouvelle flore de l'Algérie*, **1**. — Paris: Centre National de la Recherche Scientifique.
- RAINA, S.N., MUKAI, Y. (1999): Detection of a variable number of 18S-5,8S-26S and 5S ribosomal DNA loci by fluorescent *in situ* hybridization in diploid and tetraploid *Arachis* species. — *Genome* **42**: 52-59.
- , —, KAWAGUCHI, K., GOEL, S., JAIN, A. (2001): Physical mapping of 18S-5.8S-26S and 5S ribosomal RNA gene families in three important vetches (*Vicia* species) and their allied taxa constituting three species complexes. — *Theor. Appl. Genet.* **103**: 839-845.
- , —, YAMAMOTO, M. (1998): *In situ* hybridization identifies the diploid progenitor species of *Coffea arabica* (Rubiaceae). — *Theor. Appl. Genet.* **97**: 1204-1209.
- RAJHATHY, T., THOMAS, H. (1974): Cytogenetics of oats (*Avena* L.). — *Misc. Publ. Genet. Soc. Can.* **2**: 1-90.
- RAMSEY, J., SCHEMSKE, D.W. (1998): Pathways, mechanism, and rates of polyploid formation in flowering plants. — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **29**: 467-501.
- , — (2002): Neopolyploidy in flowering plants. — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **33**: 589-639.
- RASKINA, O., BELYAYEV, A., NEVO, E. (2002): Repetitive DNAs of wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*) and their relation to S-genome species: molecular cytogenetic analysis. — *Genome* **45**: 391-401.
- REEDER, J.R. (1957): The embryo in grass systematics. — *Am. J. Bot.* **44**: 756-768.
- , VON MALTZAHN, K. (1953): Taxonomic significance of root-hair development in the Gramineae. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **39**: 593-598.
- RIEGER, R., MICHAELIS, A., GREEN, M.M. (1976): *Glossary of genetics and cytogenetics*, 4. Aufl. — Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.
- , —, — (1991): *Glossary of genetics*, 5. Aufl. — Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.
- RITOSSA, F., SPIEGELMAN, S. (1965): Localization of DNA complementary to ribosomal RNA in the nucleolus organizer region of *Drosophila melanogaster*. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **53**: 737-745.
- ROGERS, S.O., BENDICH, A.J. (1987): Ribosomal RNA genes in plants: Variability in copy number in an intergenic spacer. — *Plant Mol. Biol.* **9**: 509-520.
- ROMERO ZARCO, C. (1984): Revisión taxonómica del género *Avenula* (DUMORT.) DUMORT. en la Península Ibérica e Islas Baleares. — *Lagascalia* **13**: 39-146.
- (1984b): Revisión del género *Helictotrichon* BESSER ex SCHULTES & SCHULTES fil. (Gramineae) en la Península Ibérica. I. Estudio taxonómico. — *Anales Inst. Bot. Cavanilles* **41**: 97-124.
- (1985): Revisión del género *Helictotrichon* BESS. ex SCHULTES & SCHULTES fil. (Gramineae) en la Península Ibérica. II. Estudios experimentales. — *Anales. Jard. Bot. Madrid* **42**: 133-154.
- (1985b): Estudio taxonomico del género *Pseudarrhenatherum* ROUY (Gramineae) en la Península Ibérica. — *Lagascalia* **13**: 255-273.
- (1985c): Revisión del género *Arrhenatherum* BEAUV. (Gramineae) en la Península Ibérica. — *Acta Botanica Malacitana* **10**: 123-154.
- (1988): Números cromosómicos para la flora Española, pp. 516-527. — *Lagascalia* **15**: 119-124.
- (1989): Tipificación de *Avena pratensis* subsp. *amethystea* BR.-BL. — *Anales Jard. Bot. Madrid* **47**: 261-262.
- DEVESA, J.A. (1983): Números cromosómicos para la flora Española, pp. 276-283. — *Lagascalia* **12**: 124-128.
- ROODT, R., SPIES, J. (2003): Chromosome studies in the grass subfamily Chloridoideae. I. Basic chromosome numbers. — *Taxon* **52**: 557-566.
- ROOSE, M.L., SCHWARZACHER, T., HESLOP-HARRISON, J.S. (1998): The chromosomes of *Citrus* and *Poncirus* species and hybrids: Identification of characteristic chromosomes and physical mapping of rDNA loci using *in situ* hybridization and fluorochrome banding. — *J. Hered.* **89**: 83-86.
- RÖSER, M. (1989): Karyologische, systematische und chorologische Untersuchungen an der Gattung *Helictotrichon* BESSER ex SCHULTES & SCHULTES im westlichen Mittelmeergebiet. — *Diss. Bot.* **145**: 1-250.
- (1992): *Helictotrichon cintranum*, species nova, a rare south-west European oat grass (Poaceae: Pooideae: Aveneae). — *Taxon* **41**: 60-61.
- (1995): Typifikation of the names of two widespread Eurasian grass species: *Avena pratensis* L. and *A. pubescens* Huds. (Poaceae: *Helictotrichon*). — *Taxon* **44**: 395-399.
- (1996): Ecogeography of the grass genus *Helictotrichon* (Poaceae: Aveneae) in the Mediterranean and adjacent regions. — *Plant Syst. Evol.* **203**: 181-281.
- (1997): Patterns of diversification in Mediterranean oat grasses (Poaceae: Aveneae). — *Lagascalia* **19**: 101-120.
- (1998): Character evolution of the genus *Helictotrichon* (Poaceae: Aveneae) reconsidered in view of recent results in Ibero-Mauritanian and Eurasian species. — *Flora* **193**: 425-447.

LITERATUR

- , WINTERFELD, G., GREBENSTEIN, B., HEMLEBEN, V. (2001): Molecular diversity and physical mapping of 5S rDNA in wild and cultivated oat grasses (Poaceae: Aveneae). — *Mol. Phylogenet. Evol.* **21**: 198-217.
- ROSS, R., HANKELN, T., SCHMIDT, E.R. (1997): Complex evolution of tandem-repetitive DNA in the *Chironomus thummi* species group. — *J. Mol. Evol.* **44**: 321-326.
- ROTHERA, S.L., DAVY, A.J. (1986): Polyploidy and habitat differentiation in *Deschampsia cespitosa*. — *New Phytol.* **102**: 449-467.
- ROYER, J.M. (1991): Synthèse eurosibérienne, phytosociologique et phytogéographique de la classe des Festuco-Brometea. — *Diss. Bot.* **178**: 1-296.
- RUDYKA, E.G. (1986): Chromosome numbers in some representatives of the Alliaceae, Fabaceae, Malvaceae, Poaceae families. — *Bot. Zhurn.* **71**: 1426-1427.
- SAINT-YVES, A. (1931): Contribution à l'étude des *Avena* sect. *Avenastrum* (Eurasie et région méditerranéenne). — *Candollea* **4**: 353-504.
- SAPRE, B., DESHPANDE, S. (1987): Origin of B chromosomes in *Coix* L. through spontaneous inter-specific hybridization. — *J. Hered.* **78**: 191-196.
- SAUER, W. (1971): Zytologische Untersuchungen an Wildhafer-Sippen der Ostalpen. *Helictotrichon petzense*, *H. parlatoarei* und *H. xkrischae*. — *Carinthia II*, **80**: 79-87.
- (1984): Die Gattung *Avenula* (DUMORT.) DUMORT. auf der Balkanhalbinsel. — *Acta. Bot. Croat.* **43**: 315-328.
- , CHMELITSCHKE, H. (1976): Beiträge zur Kenntnis ausdauernder Wildhafer: Die Gattung *Avenula* (DUMORT.) DUMORT. in den Ostalpen. — *Mitt. Bot. Staatssamml. München* **12**: 513-608.
- , HEUBL, G.R. (1984): Beiträge zur Kenntnis ausdauernder Wildhafer: Karyotypanalysen an west- und osteuropäischen sowie an alpinen Wildhaferarten der Gattung *Avenula* (DUMORT.) DUMORT. (Poaceae). — *Phyton* **24**: 193-223.
- , LEEP, H.J. (1979): Karyologische Untersuchungen an anatolischen und südost-europäischen Zwergiris-Sippen: *Iris attica*, *I. melitta* und *I. reichenbachii* (Iridaceae). — *Plant Syst. Evol.* **131**: 81-106.
- SAUNDERS, V.A., HOUBEN, A. (2001): The pericentromeric heterochromatin of the grass *Zingiber biebersteiniana* (2n = 4) is composed of Zbcen1-type tandem repeats that are intermingled with accumulated dispersedly organized sequences. — *Genome* **44**: 955-961.
- SCHARTL, M., NANDA, I., SCHLUPP, I., WILDE, B., EPPLER, J.T., SCHMID, M., PARZEFALL, J. (1995): Incorporation of subgenomic amounts of DNA as compensation for mutational load in a gynogenetic fish. — *Nature* **373**: 68-71.
- SCHEID, O.M., JAKOWLEVA, L., AFSAR, K., MALUSZYNSKA, J., PASZKOWSKI, J. (1996): A change in ploidy can modify epigenetic silencing. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **93**: 7114-7119.
- SCHOLZ, H. (1982): Eine neue *Danthoniastrum*-Art (Gramineae) aus Albanien. — *Willdenowia* **12**: 47-49.
- SCHRADER, O., AHNE, R., FUCHS, J., SCHUBERT, I. (1997): Karyotype analysis of *Helianthus annuus* using Giemsa banding and fluorescence *in situ* hybridization. — *Chrom. Res.* **5**: 451-456.
- , BUDAHN, H., AHNE, R. (2000): Detection of 5S and 25S rRNA genes in *Sinapis alba*, *Raphanus sativus* and *Brassica napus* by double fluorescence *in situ* hybridization. — *Theor. Appl. Genet.* **100**: 665-669.
- SCHUBERT, I., WOBUS, U. (1985): *In situ* hybridization confirms jumping nucleolus organising regions in *Allium*. — *Chromosoma* **92**: 143-148.
- SCHWARZACHER, T., AMBROS, P., SCHWEIZER, D. (1980): Application of Giemsa banding to orchid karyotype analysis. — *Plant Syst. Evol.* **134**: 293-297.
- , LEITCH, A.R., BENNETT, M.D., HESLOP-HARRISON, J.S. (1989): *In situ* localization of parental genomes in a wide hybrid. — *Ann. Bot.* **64**: 315-324.
- SCHWEICKERDT, H.G. (1937): A revision of the South African species of *Helictotrichon*, BESS. ex SCHULTES. — *Bothalia* **3**: 185-203.
- SCHWEIZER, D. (1976): Reverse fluorescent chromosome banding with chromomycin and DAPI. — *Chromosoma* **58**: 307-324.
- , AMBROS, P.F. (1994): Chromosome banding. — In: GOSDEN, J.R. (Hrsg.): *Chromosome analysis protocols*, pp. 97-112. — *Methods in molecular biology* **29**. — Totowa, NJ: Humana Press.
- , LOIDL, J. (1987): A model for heterochromatin dispersion and evolution of C-band patterns. — *Chromosomes Today* **9**: 61-74.
- SHAKED, H., KASHKUSH, K., OZKAN, H., FELDMAN, M., LEVY, A.A. (2001): Sequence elimination and cytosine methylation are rapid and reproducible responses of the genome to wide hybridization and allopolyploidy in wheat. — *Plant Cell* **13**: 1749-1759.
- SHANTZ, H.L. (1954): The place of grasslands in the earth's cover of vegetation. — *Ecology* **35**: 143-145.
- SHARBEL, T.F., GREEN, D.M., HOUBEN, A. (1998): B-chromosome origin in the endemic New Zealand frog *Leiopelma hochstetteri* through sex chromosome devolution. — *Genome* **41**: 14-22.
- SHI, L., ZHU, T., KEIM, P. (1996): Ribosomal RNA genes in soybean and common bean: chromosomal organization, expression, and evolution. — *Theor. Appl. Genet.* **93**: 136-141.
- SILJAK-YAKOVLEV, S., PECCENINI, S., MURATOVIC, E., ZOLDOS, V., ROBIN, O., VALLÉS, J. (2003): Chromosomal differentiation and genome size in three European mountain *Lilium* species. — *Plant Syst. Evol.* **236**: 165-173.
- SILVA, A.R., PINTO DA (1968): A flora e vegetação das áreas ultrabásicas do Nordeste Transmontano. Subsídios para o seu estudo. — *Agron. Lusit.* **30**: 175-363.
- SINGER, M.F. (1982): Highly repeated sequences in mammalian genomes. — *Int. Rev. Cytol.* **76**: 67-112.
- SIROKY, J., LYSÁK, M.A., DOLEZEL, J., KEJNOWSKY, E., VYSKOT, B. (2001): Heterogeneity of rDNA distribution and genome size in *Silene* spp. — *Chrom. Res.* **9**: 387-393.
- SKALINSKA, M. (1956): Chromosome numbers and accessories in *Avena versicolor* Vill. — *Acta Soc. Bot. Pol.* **25**: 713-718.
- (1963): Cytological studies in the flora of the Tatra Mts. A synthetic review. — *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* **6**: 203-233.
- , POGAN, E., CZAPIK, R. et al. (1978): Further studies in chromosome numbers of Polish angiosperms. Twelfth contribution. — *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* **21**: 31-63.
- SMITH, G.P. (1976): Evolution of repeated DNA sequences by unequal crossover. — *Science* **191**: 528-535.
- SMYTHIES, B.E. (1986): Flora of Spain and the Balearic Islands 3. — *Englera* **3**: 487-882.
- SOKOSLOVSKAJA, A.P., PROBATOVA, N.S. (1974): Karyosystematic investigation of the far Eastern species of *Agrostis*. — *Bot. Zhurn.* **59**: 1278-1286 (in Russisch).
- , — (1975): Chromosome numbers of some grasses (Poaceae) of the USSR, flora I. — *Bot. Zhurn.* (Moskau und Leningrad) **60**: 667-678 (in Russisch).
- , —, RUDYKA, E.G. (1985): Chromosome numbers in the species of the families Asteraceae, Poaceae, Rosaceae from the Primorye Region, Kamchatka and Sakhalin. — *Bot. Zhurn.* (SSSR) **70**: 126-128.
- SOLTIS, D.E., SOLTIS, P.S. (1993): Molecular data and the dynamic nature of polyploidy. — *Crit. Rev. Plant Sci.* **12**: 243-273.
- SOLTIS, P.S., SOLTIS, D.E. (2000): The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **97**: 7051-7057.
- SONE, T., FUJISAWA, M., TAKENAKA, M., NAKAGAWA, S., YAMAOKA, S., SAKAIDA, M., NISHIYAMA, R., KATSUYUKI, T.Y., NOBUKO, O., FUKUI, K., FUKUZAWA, H., OHAYAMA, K. (1999): Bryophyte 5S rDNA was inserted into 45S rDNA repeat units after the divergence from higher land plants. — *Plant Mol. Biol.* **41**: 679-685.
- SONG, K., LU, P., TANG, K., OSBORN, T.C. (1995): Rapid genome change in synthetic polyploids of *Brassica* and its implications for polyploid evolution. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **92**: 7719-7723.

- Soó, R. DE (1973): A magyar flóra és vegetáció. Synopsis systematico-geobotanica florae vegetationisque Hungariae 5. — Budapest: Akadémiai Kiadó.
- SORENG, R.J., DAVIS, J.I. (1998): Phylogenetics and character evolution in the grass family (Poaceae): simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets. — *Bot. Rev.* **64**: 1-85.
- , — (2000): Phylogenetic structure in Poaceae subfamily Pooideae as inferred from molecular and morphological characters: misclassification versus reticulation. — In: JACOBS, S.W.L., EVERETT, J. (Hrsg.): *Grasses: systematics and evolution*, pp. 61-74. — Melbourne: CSIRO.
- SOROKIN, S.N. (1990): Chromosome numbers in members of the Poaceae family from the north-west of the European part of the USSR. — *Bot. Zhurn.* **75**: 1185.
- (1991): Chromosome numbers in the members of the family Poaceae from the European part of the USSR. — *Bot. Zhurn.* **76**: 1331-1332.
- (1993): Karyosystematic study of some members of the tribe Aveneae (Poaceae). — *Bot. Zhurn.* **78**: 36-47.
- SORSA, V. (1962): Chromosomenzahlen finnischer Kormophyten I. — *Ann. Acad. Scient. Fennicae, A IV*, **58**: 1-14.
- SPIES, J.J., SPIES, S.K., VAN WYK, S.M.C., MALAN, A.F. LIEBENBERG, E.J.L. (1996): Cytogenetic studies in some representatives of the subfamily Pooideae (Poaceae) in South Africa. 2. The tribe Aveneae, subtribes Phalaridinae and Alopecurinae. — *Bothalia* **26**: 63-67.
- , VAN WYK, S.M.C. (1995): Cell fusion: A possible mechanism for the origin of polyploidy. — *South African Journal of Botany* **61**: 60-65.
- , VOGES, S. (1988): Chromosome studies on African plants. 7. — *Bothalia* **18**: 114-119.
- SRIVASTAVA, A.K., SCHLESSINGER, D. (1991): Structure and organization of ribosomal DNA. — *Biochemie* **73**: 631-638.
- STACE, C.A. (1984): Chromosome numbers of British plants, 7. — *Watsonia* **15**: 38-39.
- STACK, S. (1991): Staining plant cells with silver. II. Chromosome cores. — *Genome* **34**: 900-908.
- , HERICKHOFF, L., SHERMAN, J., ANDERSON, L. (1991): Staining plant cells with silver. I. The salt-nylon technique. — *Biotechnic & Histochem.* 1991: 69-78.
- STEBBINS, G.L. (1956): Cytogenetics and evolution of the grass family. — *Am. J. Bot.* **43**: 890-905.
- (1960): *Variation and evolution in plants*. — New York: Columbia Univ. Press.
- (1971): *Chromosomal evolution in higher plants*. — London: Edward Arnold.
- STEPHAN, W. (1986): Recombination and the evolution of satellite DNA. — *Genet. Res., Camb.* **47**: 167-174.
- (1987): Quantitative variation and chromosomal location of satellite DNAs. — *Genet. Res., Camb.* **50**: 41-52.
- STRID, A., FRANZÉN, R. (1981): — In: LÖVE, A. (Hrsg.): *IOPB chromosome number reports* 73. — *Taxon* **30**: 829-842.
- , ANDERSSON, I.A. (1985): Chromosome numbers of Greek mountain plants. An annotated list of 115 species. — *Bot. Jahrb. Syst.* **107**: 203-228.
- , TAN, K. (1991): *Mountain flora of Greece*. — Edinburgh: University Press.
- STUCKEY, I.H., BANFIELD, W.G. (1946): The morphological variation and occurrence of aneuploids in some species of *Agrostis* in Rhode Island. — *Am. J. Bot.* **33**: 185-190.
- SUMNER, A.T. (1990): *Chromosome banding*. — London: Unwin Hyman.
- TAKETA, S., HARRISON, G.E., HESLOP-HARRISON, J.S. (1999): Comparative physical mapping of the 5S rDNA in nine wild *Hordeum* species and cytotypes. — *Theor. Appl. Genet.* **98**: 1-9.
- TALAVERA, S. (1978): Aportación al estudio cariológico de las gramíneas españolas. — *Lagacalia* **7**: 133-142.
- TAUTZ, D. (1993): Notes on the definition and nomenclature of tandemly repetitive DNA sequences. — In: PENA, S.D.J., CHAKRABORTY, R., EPPLIN, J.T., JEFFREYS, A.J. (Hrsg.): *DNA fingerprinting state of the science*, pp. 21-28. — Basel: Birkhäuser Verlag.
- THOMAS, H.M., HARPER, J.A., MEREDITH, M.R., MORGAN, W.G., THOMAS, I.D., TIMMS, E., KING, I.P. (1996): Comparison of ribosomal DNA sites in *Lolium* species by fluorescence *in situ* hybridization. — *Chrom. Res.* **4**: 486-490.
- , —, —, —, KING, I.P. (1997): Physical mapping of ribosomal DNA sites in *Festuca arundinacea* and related species by *in situ* hybridization. — *Genome* **40**: 406-410.
- , —, MORGAN, W.G. (2001): Gross chromosome rearrangements are occurring in an accession of the grass *Lolium rigidum*. — *Chrom. Res.* **9**: 585-590.
- TISCHLER, G. (1950): Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. — *Uitgeverij Dr W. Junk, S-Gravenhage* 1-263.
- TOMBAL, P. (1968): Orophytes alpines et subalpines. — *Inf. Ann. Caryosyst. Cytogénét.* **2**: 9-12. — Strasbourg, Lille.
- TORRELL, M., CERBAH, M., SILJAK-YAKOVLEV, S., VALLÉS, J. (2003): Molecular cytogenetics of the genus *Artemisia* (Asteraceae, Anthemideae): fluorochrome banding and fluorescence *in situ* hybridization. I. Subgenus *Seriphidium* and related taxa. — *Plant Syst. Evol.* **239**: 141-153.
- TRABUT, L.C. (1889): Notes agrostologiques, I, II. — *Bull. Soc. Bot. Fr.* **36**: 404-412.
- TZVELEV, N.N. (1971): Notae de gramineis florae URSS, 6. — *Novosti Sist. Vyss. Rast.* **8**: 57-82 (in Russisch).
- (1976): *Zlaki SSSR*. Leningrad. (Zitiert nach der englischen Übersetzung: *Grasses of the Soviet Union*. New Delhi 1983).
- (1989): The system of grasses (Poaceae) and their evolution. — *Bot. Rev.* **55**: 141-204.
- VÁZQUEZ, F.M., DEVESA, J.A. (1996): Revisión del género *Stipa* L. y *Nassella* Desv. (Poaceae) en la Península Ibérica e Islas Baleares. — *Acta Bot. Malacitana* **21**: 125-189.
- VIERHAPPER, F. (1914): Zur Systematik der Gattung *Avena*. — *Verh. Ges. Deutsch. Naturf. Ärzte* **85**: 670-674.
- VOLKOV, R.A., BORISJUK, N.V., PANCHUK, I.I., SCHWEIZER, D., HEMLEBEN, V. (1999): Elimination and rearrangement of parental rDNA in the allotetraploid *Nicotiana tabacum*. — *Mol. Biol. Evol.* **16**: 311-320.
- ZANKE, C., PANCHUK, I.I., HEMLEBEN, V. (2001): Molecular evolution of 5S rDNA of *Solanum* species (sect. *Petota*): application for molecular phylogeny and breeding. — *Theor. Appl. Genet.* **103**: 1273-1282.
- VOLLMANN, M. (1914): *Flora von Bayern*. — Stuttgart: Eugen UlmerYan.
- VOVK, O.G. (1970): Chromosome numbers of the Ukrainian *Agrostis* species and forms. — *Ukrain Bot. Zb. (URSS)* **27**: 739-742.
- WALLACE, H., LANDRIDGE, W.H.R. (1971): Differential amphiplasty and the control of ribosomal RNA synthesis. — *Heredity* **27**: 1-13.
- WALTER, H. (1968): Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung, 2: Die gemäßigten und arktischen Zonen. — Stuttgart: Fischer.
- (1974): Die Vegetation Osteuropas, Nord- und Zentralasiens. — Stuttgart: Fischer.
- WATSON, L., DALLWITZ, M.J. (1999): Grass genera of the world. — <http://biodiversity.uno.edu/delta/>. Version vom 18. August 1999.
- WEILLER, C.M., HENWOOD, M.J., LENZ, J., WATSON, L. (1995): Pooideae (Poaceae) in Australia. — <http://biodiversity.uno.edu/delta/pooid/www/>
- WENDEL, J.F. (2000): Genome evolution in polyploids. — *Plant Mol. Biol.* **42**: 225-249.
- SCHNABEL, A., SEELANAN, T. (1995): Bidirectional interlocus concerted evolution following allopolyploid speciation in cotton (*Gossypium*). — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **92**: 280-284.
- WENTWORTH, J.E., BAILEY, J.P., GORNALL, R.J. (1991): Contributions to a cytological catalogue of the British and Irish flora 1. — *Watsonia* **18**: 415-417.

LITERATUR

- WHITE, M.J.D. (1973): Animal cytology and evolution, 3. Aufl. — Cambridge: Cambridge University Press.
- WIDÉN, K. (1971): The genus *Agrostis* L. in Eastern Fennoscandia. Taxonomy and distribution. — *Flora Fennica* **5**: 1-209.
- WOJTERSKI, T.W. (1985): Guide de'excursion internationale de phytosociologie. — El Harrach: Institut National Agronomique.
- WU, Z., KUO, P. (1987): *Helictotrichon*. — In: KUO, P. (Hrsg.): Flora reipublicae popularis sinicae, **9**(3), Gramineae 3 (Pooideae), pp. 154-166. — Beijing: Science Press (in Chinesisch mit lat. Nomenklatur).
- XU, J., EARLE, E.D. (1996a): Direct FISH of 5S rDNA on tomato pachytene chromosomes places the gene at the heterochromatic knob immediately adjacent to the centromere of chromosome 1. — *Genome* **39**: 216-221.
- , — (1996b): High resolution physical mapping of 45S (5.8S, 18S and 25S) rDNA gene loci in the tomato genome using a combination of karyotyping and FISH of pachytene chromosomes. — *Chromosoma* **104**: 545-550.
- YURTSEV, B.A. (1964): *Helictotrichon* BESS. ex ROEM. et SCHULT. — In: TOLMACHEV, A.I. (Hrsg.): Arcticheskaia flora SSSR (= Flora arctica URSS), **2**, pp. 100-102. — Moskau: Nauka (in Russisch).
- ZHAO, X., KOCHERT, G. (1993): Clusters of interspersed repeated DNA sequences in the rice genome (*Oryza*). — *Genome* **36**: 944-953.
- ZHUKOVA, P.G. (1969): Chromosome numbers in certain plant species indigenous to the north-east of the USSR IV. — *Bot. Zhurn. (Moskau und Leningrad)* **54**: 1985-1990 (in Russisch).
- , PETROVSKY, V.V. (1975): Chromosome numbers of some western Chukotka plant species. — *Bot. Zhurn. (Moskau und Leningrad)* **60**: 395-401 (in Russisch).
- ZIMMERMANN, J. (1965): Tribus Agrostideae and Festuceae and *Trisetum* PERS. — In: SUESSENGUTH (Hrsg.): GUSTAV HEGI Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 2. Aufl. Pteridophyta, Gymnospermae und Monocotyledones, pp. 281-477 und 334-339. — München: Carl Hanser.
- ZOLDOS, V., PAPES, D., CERBAH, M., PANAUD, O., BESENDORFER, V., SILJAK-YAKOVLEV, S. (1999): Molecular-cytogenetic studies of ribosomal genes and heterochromatin reveal conserved genome organization among 11 *Quercus* species. — *Theor. Appl. Genet.* **99**: 969-977.
- ZOLLER, J.F., YANG, Y., HERRMANN, R.G., HOHMANN, U. (2001): Comparative geneomic *in situ* hybridization (cGISH) analysis on plant chromosomes revealed by labelled Arabidopsis DNA. — *Chrom. Res.* **9**: 357-375.
- ZURITA, F., JIMENEZ, R., BURGOS, M., DIAZ, DE LA GUARDIA, R. (1998): Sequential silver staining and *in situ* hybridization reveal a direct association between rDNA levels and the expression of homologous nucleolar organizing regions: a hypothesis for NOR structure and function. — *J. Cell Sci.* **111**: 1433-1439.

Biologiezentrum der OÖ. Landesmuseen
J.-W.-Klein-Straße 73, 4040 Linz
www.biologiezentrum.at

Naturwissenschaftliche Beiträge erschienen ab 1835 in einer der ältesten Hauszeitschriften in Oberösterreich, den "**Berichten über das Museum Francisco-Carolinum**", ab dem 81. Band "**Jahrbuch des oberösterreichischen Musealvereins**".

Der zunehmenden Spezialisierung der Forschungsgebiete entsprechend wurden 1969 die "**Mitteilungen der botanischen Arbeitsgemeinschaft am Oberösterreichischen Landesmuseum Linz**" gegründet, die ab dem 7. Jahrgang (1975) unter dem kürzeren Titel "**Linzer biologische Beiträge**" erscheinen.

Die Schriftenreihe "**Stapfia**" wurde ebenfalls von der botanischen Arbeitsgemeinschaft 1977 ins Leben gerufen. Seit 2001 beinhaltet die Stapfia botanische und eine neue Reihe **Denisia** zoologische Beiträge.

Die "**Beiträge zur Naturkunde Oberösterreichs**" und die "**Vogelkundlichen Nachrichten aus Oberösterreich - Naturschutz aktuell**" wurden als Spezialzeitschriften erstmals 1993 ausgeliefert.

Bestellungen

richten Sie bitte an das Biologiezentrum d. OÖ. Landesmuseen,
 z. H. Fr. Waltraud Standhartinger
 Tel.: +43(0)732-759733-0; Fax: +43(0)732-759733-99;
 E-Mail: bio.buch@landesmuseum.at
 bzw. über das Internet unter www.biologiezentrum.at

Stapfia

Die Schriftenreihe Stapfia erscheint in unregelmäßigen Zeitabständen und ist zur Veröffentlichung größerer botanischer Einzelarbeiten beziehungsweise für thematische Bearbeitungen vorgesehen. Zusätzlich werden in dieser Schriftenreihe die Ausstellungskataloge des Biologiezentrums veröffentlicht.

V./Jahr	Autor	Titel	Abo	Einzel
1/1977	A. LONSING	Die Verbreitung der Caryophyllaceen in Oberösterreich. 168 pp.	7,27 Euro	10,90 Euro
2/1977	H. G. FINK	Pflanzengesellschaften des Schullergebirges (Südostkarpaten). 373 pp. + 63 tt.	18,17 Euro	34,88 Euro
3/1978	F. SORGER	Beiträge zur Flora der Türkei II. 122 pp. + 5 tt.	14,53 Euro	20,35 Euro
4/1979	H. NIKLFELD	Vegetationsmuster und Arealtypen der montanen Trockenflora in den nordöstlichen Alpen. 229 pp.	20,35 Euro	27,62 Euro
5/1979	G. HOISLBAUER	Rindenflechten im oberösterreichischen Zentralraum und ihre Abhängigkeit von Umwelteinflüssen. 69 pp. + 1 t.	8,72 Euro	13,08 Euro
6/1979	G. PILS	Die Flora der Umgebung von Pregarten (Mühlviertel, Oberösterreich). 82 pp.	10,90 Euro	14,53 Euro
7/1980	F. SPETA	Die Gattungen <i>Chaenorhinum</i> (DC.) REICHENB. und <i>Microrrhinum</i> (ENDL.) FOURR. im östlichen Teil ihrer Areale (Balkan bis Indien). 72 pp.	10,90 Euro	16,71 Euro
8/1981	A. LONSING	Die Verbreitung der Hahnenfußgewächse (Ranunculaceae) in Oberösterreich. 144 pp.	18,17 Euro	25,44 Euro

V./Jahr	Autor	Titel	Abo	Einzel
9/1981	E. SVOMA	Zur systematischen Embryologie der Gattung <i>Scilla</i> L. (Liliaceae). 124 pp.	20,35 Euro	30,52 Euro
10/1982	Symposions- beiträge	50 Jahre Botanische Arbeitsgemeinschaft am Oberösterreichischen Landesmuseum (1931-1981). 245 pp.	20,35 Euro	34,88 Euro
11/1984	R. TÜRK & H. WITTMANN	Atlas der aktuellen Verbreitung von Flechten in Oberösterreich. 98 pp.	16,71 Euro	25,44 Euro
12/1984	W. FOISSNER	Infraciliatur, Silberliniensystem und Biometrie einiger neuer und wenig bekannter terrestrischer, limnischer und mariner Ciliaten (Protozoa: Ciliophora) aus den Klassen Kinetofragminophora, Colpodea und Polyhymenophora. 165 pp.	20,35 Euro	32,70 Euro
13/1985	H. WITTMANN	Beitrag zur Systematik der <i>Ornithogalum</i> -Arten mit verlängert-traubiger Infloreszenz. 117 pp.	18,90 Euro	29,07 Euro
14/1985	Symposions- beiträge	2. österreichisches Botanikertreffen in Kremsmünster, 15. - 17. April 1983. 185 pp.	20,35 Euro	32,70 Euro
15/1987	E. KUPER- WESELY & R. TÜRK	Epiphytische Flechtengesellschaften im Traunviertel (Oberösterreich). 140 pp.	18,90 Euro	32,70 Euro
16/1987	Festschrift zum 85. Geburtstag von Dr. Josef KLIMESCH.	Beiträge zur Microlepidopterologie, XXVI + 320 pp.	25,44 Euro	47,24 Euro
17/1987	Div. Autoren	Beiträge zur Entdeckung der Tier- und Pflanzenwelt Australiens, XXI + 286 pp.	21,80 Euro	43,60 Euro
18/1989	F. HADACEK	Vergleichende phytochemische Untersuchungen in der Gattung <i>Peucedanum</i> (Apiaceae - Apioideae). 190 pp.	20,35 Euro	40,70 Euro
19/1989	E. HÖRANDL	Die Flora der Umgebung von Hinterstoder mit Einschluß der Prielgruppe (Oberösterreich). 157 pp.	20,35 Euro	34,88 Euro
20/1989	Symposions- beiträge	Wirbeltiere der Böhmisches Masse (Freistadt. 12. - 16. Oktober 1988). 190 pp.	18,17 Euro	32,70 Euro
21/1989	W. STROBL	Die Waldgesellschaften des Salzburger Untersberg-Gebietes zwischen Königseeache und Saalach. 144 pp. + 7 tt.	20,35 Euro	34,88 Euro
22/1989	R. LENZENWEGER	3 Beiträge über Desmidiaceae. 140 pp.	19,63 Euro	34,16 Euro
23/1990	O. BREUSS	Die Flechtengattung <i>Catapyrenium</i> (Verrucariaceae) in Europa. 174 pp.	20,35 Euro	40,70 Euro
24/1991	H. DOLLFUSS	Bestimmungsschlüssel der Grabwespen Nord- und Zentraleuropas (Hymenoptera, Sphecidae) mit speziellen Angaben zur Grabwespenfauna Österreichs. 247 pp.	vergriffen	vergriffen
25/1991	R. WUNDERLICH	Zur Frage nach der systematischen Stellung der Limanthaceae. 68 pp.	10,17 Euro	20,35 Euro
26/1992	B. KLUG- PÜMPEL	Schilfbewuchs und seine Beziehung zur naturnahen Vegetation im Raum Obertauern (Land Salzburg). 100 pp + 4 tt.	20,35 Euro	40,70 Euro

V./Jahr	Autor	Titel	Abo	Einzel
27/1992	G. THEISCHINGER	The Limoniinae (Diptera: Tipulidae) of Australia. I. Introduction, Methods, Identification, II. The genus <i>Molophilus</i> Curtis. 150 pp.	20,35 Euro	40,70 Euro
28/1992	Symposiumsbeiträge	Ursprüngliche Angiospermen aus der Sicht verschiedener wissenschaftlicher Disziplinen. Festsymposium zum 65. Geburtstag von Univ.-Prof. Dr. F. EHRENDORFER. 77 pp.	13,08 Euro	26,16 Euro
29/1993	G. THEISCHINGER	The Limoniinae (Diptera: Tipulidae) of Australia. III. The genus <i>Gynoplistia</i> MACQUART. 106 pp.	17,44 Euro	34,88 Euro
30/1993	C. AUMANN	Die Flora der Umgebung von Windischgarsten (O.Ö.). 186 pp.	24,71 Euro	49,42 Euro
31/1994	G. AUBRECHT	Monitoring of Ecological Change in Wetlands of Middle Europe. 224 pp.	20,35 Euro	40,70 Euro
32/1994	F. SPETA	Dr. Ferdinand SCHUR. Leben und Werk von F. SCHUR. 334 pp.	18,17 Euro	18,17 Euro
33/1994	B. RUTTNER	Die Vegetation des Hölleengebirges. 165 pp.	20,35 Euro	40,70 Euro
34/1994	Div. Autoren	Blumen der Türkei. 271 pp.	20,35 Euro	20,35 Euro
35/1994	F. MAIER	Die Waldvegetation an der Dachstein-Nordabdachung (Oberösterreich). 117 pp.	17,44 Euro	34,88 Euro
36/1994	G. THEISCHINGER	The Limoniinae (Diptera: Tipulidae) of Australia. Part. IV and V. 276 pp.	20,35 Euro	40,70 Euro
37/1995	Div. Autoren	Einwanderer. Neue Tierarten erobern Österreich. 275 pp.	20,35 Euro	20,35 Euro
38/1995	L. GEISEL-BRECHT-TAFERNER & L. MUCINA	Vegetation der Brachen am Beispiel der Stadt Linz. 154 pp.	20,35 Euro	40,70 Euro
39/1995	W.B. DICKORÉ	Systematische Revision und chorologische Analyse der Monocotyledoneae des Karakorum (Zentralasien, West-Tibet). Flora Karakorumensis I. Angiospermae, Monocotyledoneae. 298 pp. + Anh.	28,34 Euro	56,68 Euro
40/1995	W. PETZ, W. SONG & N. WILBERT	Taxonomy and ecology of the ciliate fauna (Protozoa, Ciliophora) in the endopagial and pelagial of the Weddell Sea, Antarctica. 223 pp.	20,35 Euro	40,70 Euro
41/1995	Div. Autoren	Kiwis und Vulkane. (Zum 150. Geburtstag des Neuseelandforschers Andreas REISCHEK) 129 pp.	13,08 Euro	13,08 Euro
42/1996	Div. Autoren	Urzeitkrebse Österreichs. Lebende Fossilien in kurzlebigen Gewässern. 169 pp.	vergriffen	
43/1996	Div. Autoren	Ein Leben für den Dachstein. Friedrich SIMONY - zum 100. Todestag. 357 pp.	vergriffen	
44/1996	G. THEISCHINGER	The Limoniinae (Diptera: Tipulidae) of Australia. Part VI, VII and VIII. 144 pp.	20,35 Euro	40,70 Euro
45/1996	H. HELTMANN & F. SPETA	Beiträge zur naturwissenschaftlichen Erforschung Siebenbürgens. 386 pp.	24,71 Euro	49,42 Euro
46/1996	L. RÁKOSY	Die Noctuiden Rumäniens (Lepidoptera Noctuidae). 648 pp.	34,88 Euro	50,87 Euro
47/1996	Div. Autoren	Frösche, Kröten, Unken - Aus der Welt der Amphibien. 271 pp.	21,08 Euro	21,08 Euro
48/1997	C. FRANK	Die Molluskenfauna der Insel Rhodos, 2. Teil. 179 pp.	21,80 Euro	43,60 Euro

V./Jahr	Autor	Titel	Abo	Einzel
49/1997	L. KUTSCHERA, M. SOBOTIK & E. LICHTENEGER	Bewurzelung von Pflanzen in verschiedenen Lebensräumen. 331 pp.	32,70 Euro	65,41 Euro
50/1997	Div. Autoren	Wurzeln – Einblicke in verborgene Welten. 391 pp.	32,70 Euro	32,70 Euro
51/1997	Div. Autoren	Populationsbiologie von Amphibien. 270 pp.	8,17 Euro	36,34 Euro
52/1998	Div. Autoren	Donaufische – Bioindikatoren für vernetzte Lebensräume. 185 pp.	13,08 Euro	13,08 Euro
53/1998	H. AKHANI	Plant biodiversity of Golestan National Park, Iran. 411 pp.	28,34 Euro	56,68 Euro
54/1998	F. SORGER	Einige Endemiten aus der türkischen Pflanzenwelt im Bild. 110 pp.	18,17 Euro	36,34 Euro
55/1998	Div. Autoren	Gedenkband Ernst Rudolf REICHL. 720 pp.	34,88 Euro	69,77 Euro
56/1998	Div. Autoren	Welträtsel und Lebenswunder — Ernst HAECKEL - Werk, Wirkung u. Folgen. 506 pp.	28,34 Euro	28,34 Euro
57/1998	F. ESSL	Vegetation, Vegetationsgeschichte und Landschaftswandel der Talweitung Jaidhaus bei Molln/Oberösterreich. 265 pp.	21,08 Euro	42,15 Euro
58/1998	Div. Autoren	Flußkrebse. 284 pp.	27,62 Euro	27,62 Euro
59/1999	T. ENGLISCH	Multivariate Analysen zur Synsystematik und Standortsökologie der Schneebodenvegetation (<i>Arabidetalia caeruleae</i>) in den Nördlichen Kalkalpen. 211 pp. + Tabellen unpaginiert.	21,08 Euro	42,15 Euro
60/1999	Div. Autoren	Kamelhalse, Schlammfliegen und Ameisenlöwen. 244 pp.	29,07 Euro	29,07 Euro
61/1999	G. M. SCHNEEWEISS & P. SCHÖNSWETTER	Feinverbreitung, Ökologie und Gesellschaftsanschluß reliktscher Gefäßpflanzen der Niederen Tauern östlich des Sölkpasses (Steiermark, Österreich). 242 pp.	21,08 Euro	42,15 Euro
62/1999	Helmut STEINER	Der Mäusebussard (<i>Buteo buteo</i>) als Indikator für Struktur und Bodennutzung des ländlichen Raumes: Produktivität im heterogenen Habitat, Einfluß von Nahrung und Witterung und Vergleiche zum Habicht (<i>Accipiter gentilis</i>). 74 pp.	10,90 Euro	21,08 Euro
63/1999	Div. Autoren	Murmeltiere. 206 pp.	21,80 Euro	21,80 Euro
64/1999	D. RATTER & L. SCHRATT- EHRENDORFER	Geobotanik und Ökologie der Donauwässer bei Wien (Wasser- und Verlandungsvegetation). 206 pp. + Anh.	21,80 Euro	43,60 Euro
65/1999	W. VÖTH	Lebensgeschichte und Bestäuber der Orchideen am Beispiel von Niederösterreich. 257 pp.	29,07 Euro	58,14 Euro
66/1999	J. DRAGESCO	Revision des Geléiides (Ciliophora, Karyorelictea). 91 pp.	10,90 Euro	21,80 Euro
67/1999	J. NEUMAYER & H. F. PAULUS	Ökologie alpiner Hummelgemeinschaften: Blütenbesuch, Ressourcenaufteilung und Energiehaushalt. Untersuchungen in den Ostalpen Österreichs. 246 pp + 85.	32,70 Euro	65,41 Euro
68/2000	F. SORGER	Pflanzen einiger Salzsteppen der Türkei im Bild. 160 pp.	24,71 Euro	49,42 Euro
69/2000	Div. Autoren	Die europäische Sumpfschildkröte. 248 pp.	25,44 Euro	25,44 Euro

V./Jahr	Autor	Titel	Abo	Einzel
70/2000	F. SCHALLER	Erfüllte Endlichkeit – Autobiographie des Zoologen Friedrich Schaller. 329 pp.	30,52 Euro	61,05 Euro
71/2000	K. SCHMIDT	Bestimmungstabelle der Gattung <i>Cerceris</i> LATREILLE, 1802 in Europa, dem Kaukasus, Kleinasien, Palästina und Nordafrika (Hymenoptera, Sphecidae, Philanthinae). 249 pp.	25,44 Euro	50,87 Euro
72/2000	T. DENK	Flora und Vegetation der Trockenrasen des tertiären Hügellandes nördlich von St. Pölten aus arealkundlicher sowie naturschutzfachlicher Sicht. 209 pp + 5.	21,80 Euro	43,60 Euro
73/2000	Div. Autoren	Wolfsblut und Lohblüte – Lebensformen zwischen Tier und Pflanze. 186 pp.	21,80 Euro	21,80 Euro
74/2000	M. MALICKY, E. HAUSER, P. HUEMER & Ch. WIESER	Verbreitungsatlas der Tierwelt Österreichs: Noctuidae sensu classico. 274 pp.	25,44 Euro	36,34 Euro
75/2001	Div. Autoren	Pflanzen fürs Herz. 264 pp.	25,44 Euro	25,44 Euro
76/2001	J. HAFELLNER & R. TÜRK	Die lichenisierten Pilze Österreichs – eine Checkliste der bisher nachgewiesenen Arten mit Verbreitungsangaben. 167 pp.	20,35 Euro	40,70 Euro
77/2001	G. BIERINGER, H.-M. BERG & N. SAUBERER	Die vergessene Landschaft – Beiträge zur Naturkunde des Steinfeldes. 313 pp.	23,26 Euro	23,26 Euro
78/2001	Div. Autoren	An introductory Field Guide to the flowering plants of the Golfo Dulce Rain Forest Costa Rica. 462 pp + 53.	49,-- Euro	49,-- Euro
79/2001	J. P. GRUBER	Die Moosflora der Stadt Salzburg und ihr Wandel im Zeitraum von 130 Jahren. 155 pp + 3.	20,-- Euro	40,-- Euro
80/2002	Div. Autoren	Festschrift zum 60. Geburtstag von Herwig TEPPNER. 523 pp.	35,-- Euro	70,-- Euro
81/2003	O. STÖHR	Vegetationskundliche Untersuchungen an Streuwiesen im Vorfeld des Untersberges bei Großmain (Salzburg, Österreich) und Marzoll (Bayern, BRD). 231 pp.	20,-- Euro	40,-- Euro
82/2004	A. N. SÉRSIC	Pollination Biology in the Genus <i>Calceolaria</i> L. (Calceolariaceae). 121 pp.	15,-- Euro	30,- Euro
83/2004	S. LATZIN	Standortsfaktoren, Struktur und innere Dynamik kalkalpiner Rasen auf dem Dachsteinplateau (Steiermark, Österreich) 147 pp.	17,50 Euro	35,-- Euro
84/2005	G. SCHLÜSSLMAYR	Soziologische Moosflora des südöstlichen Oberösterreich ca. 600 pp.	35,-- Euro	70,-- Euro
85/2005	Div. Autoren	Moore – von Sibirien bis Feuerland 632 pp.	49,-- Euro	49,-- Euro

