©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Phyton (Austria)	Vol. 24	Fasc. 2	193—223	30. 9. 1984

Beiträge zur Kenntnis ausdauernder Wildhafer: 2. Karyotypanalysen an west- und osteuropäischen sowie an alpinen Wildhaferarten der Gattung *Avenula* (DUMORT.) DUMORT. *(Poaceae)*

Von

Wilhelm SAUER [1]) und Günther R. HEUBL [2])

Mit 11 Abbildungen (1 Abb. auf 1 Tafel, 10 Abb. im Text)

Eingelangt am 11. April 1983

Key words: *Gramineae, Poaceae, Avenula, Avenula bromoides, Avenula compressa, Avenula marginata, Avenula versicolor.* — Chromosome numbers, karyology, karyotypes, systematics. — Flora of Europe.

Summary

SAUER W. & HEUBL G. R. 1984. Contributions to the knowledge of perennial oats: 2. Karyotype analysis of West- and East-European as well as of Alpine species of the genus *Avenula* (DUMORT.) DUMORT. (*Poaceae*). — Phyton (Austria) 24 (2): 193—223, 11 figures. — German with English summary.

The diploid status (2n = 14) of *Avenula compressa, A. versicolor* subsp. *versicolor, A. marginata,* and *A. bromoides* subsp. *bromoides* is confirmed. Some populations of *A. marginata* and of *A. bromoides* subsp. *bromoides* possess very regularily 1 or more B-chromosomes; within *A. b.* subsp. *bromoides* aneuploid plants with 2 additional chromosomes (2n = 16) have been found. For the first time the hexaploid number 2n = 42 has been counted for *A. versicolor* subsp. *caucasica.*

The data concerning karyotype analysis have been computerized; therefore own programms also for statistic evaluation of the karyological data has been established. The results are discussed in detail and summarized in 4 tables as well as in graphics (karyogrammes, karyographies and karyopolygones). The karyotypes of *A. compressa* and, perhaps, of *A. versicolor* subsp. *versicolor* s. l. have been found to be relatively constant. Perhaps, the occurrence of B-chromosomes and additional chromosomes may emphasize

[1]) Prof. Dr. Wihelm SAUER, Universität Tübingen, Institut für Biologie I, Lehrbereich Spezielle Botanik, Auf der Morgenstelle 1, D-7400 Tübingen 1, West-Deutschland.

[2]) Günther R. HEUBL, Universität München, Institut für Systematische Botanik, Menzinger Straße 67, D-8000 München 19, West-Deutschland.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

the high variability of the karyotypes of *A. marginata* and *A. bromoides* subsp. *bromoides*. Probably the hexaploid *A. versicolor* subsp. *caucasica* might be an allopolyploid species which has originated from a(n) (auto)tetraploid and a still unknown diploid species. Critical comments are given on taxonomy and systematics of the treated species.

Karyological data available for both perennial and annual oat species supply interesting hints to a rather differentiated karyotype evolution. They point to an early karyotype diversification within the perennial oats on the diploid level. The obvious younger annual oats of the genus *Avena* may have been derived from perennial species with a more advanced karyotype AA. During the phylogenetic evolution within the *Aveneae* some more or less comprehensive polyploid complexes may have originated independently in perennial as well as in annual oats.

Zusammenfassung

SAUER W. & HEUBL G. R. 1984. Beiträge zur Kenntnis ausdauernder Wildhafer: 2. Karyotypanalysen an west- und osteuropäischen sowie an alpinen Wildhaferarten der Gattung *Avenula* (DUMORT). DUMORT. (*Poaceae*). — Phyton (Austria) 24 (2): 193—223, 11 Abbildungen. — Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Für *Avenula compressa, A. versicolor* subsp. *versicolor, A. marginata* und *A. bromoides* subsp. *bromoides* konnten frühere Zählungen (2n = 14) bestätigt werden. Allerdings treten in bestimmten Populationen von *A. marginata* und *A. bromoides* subsp. *bromoides* regelmäßig 1 bis mehrere B-Chromosomen auf, wobei in der zuletzt genannten Sippe 2 große „überzählige" Chromosomen eine aneuploide Zahl von 2n = 16 bedingen. Für *A. versicolor* subsp. *caucasica* wurde zum erstenmal eine hexaploide Zahl (2n = 42) festgestellt.

Das für die Karyotypanalyse angefallene umfangreiche Datenmaterial wurde mit Hilfe von EDV-Anlagen aufbereitet und statistisch ausgewertet. Dazu wurden einige Computerprogramme erarbeitet. Die derart errechneten Daten wurden in Tabellen sowie graphisch in Karyogrammen, Karyographien und Karyopolygonen dargestellt und ausführlich diskutiert. Während für *A. compressa* und *A. versicolor* s. l. bisher relativ einheitliche Karyotypen ermittelt werden konnten, haben sich die Genome von *A. marginata* und *A. bromoides* subsp. *bromoides* — wohl z. T. auch bedingt durch zusätzliche Chromosomen — als äußerst variabel erwiesen. Für *A. versicolor* subsp. *caucasica* konnte eine allopolyploide Entstehung aus einer (auto)tetraploiden und einer noch nicht näher bekannten diploiden Sippe wahrscheinlich gemacht werden. Kritische Bemerkungen zur Taxonomie und Systematik der behandelten Arten sind beigefügt.

Ein Vergleich karyologischer Befunde von ausdauernden und einjährigen Hafern vermittelt erstmals interessante Hinweise auf eine recht differenzierte Karyotypentwicklung innerhalb der perennierenden Hafer, Diese haben mit den Einjährigen den bereits abgeleiteten Karyotyp AA gemeinsam. Im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung haben sich offensichtlich sowohl innerhalb der ausdauernden als auch innerhalb der annuellen Hafer mehrmals parallel und unabhängig voneinander ± umfangreiche Polyploid-Komplexe herausgebildet.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

1. Einleitung

Unsere derzeitige Kenntnis der ausdauernden Wildhafer ist noch lange nicht zufriedenstellend. Die Bearbeitung der europäischen Sippen durch HOLUB 1980 läßt die ständigen Schwierigkeiten mit dieser Gruppe offenbar werden.

Obwohl GERVAIS 1973 eine eingehende, vor allem karyologisch orientierte Studie westmediterraner und alpiner Sippen veröffentlicht hat, fehlen nach wie vor detaillierte, auf zytogenetische Grundlagen aufbauende systematische Bearbeitungen. Solche liegen von den einjährigen Hafern (Gattung *Avena*) bereits vor: RAJHATHY & THOMAS 1974 haben nicht nur Karyotypen der wichtigsten einjährigen Hafer aufgestellt, sondern u. a. auch mit Hilfe von Kreuzungs-Experimenten versucht, Aufschlüsse über die Phylogenie dieser Gruppe zu erhalten. Diese Ergebnisse hat BAUM 1977 seiner monographischen Bearbeitung der Gattung *Avena* zugrundegelegt (cf. ROCHA AFONSO 1980).

Wie bereits früher hervorgehoben worden ist (SAUER & CHMELITSCHEK 1976), erscheint die Diskussion um die „Gattungsabgrenzung" im Hinblick auf den schlechten Kenntnisstand der Arten zum gegenwärtigen Zeitpunkt noch als verfrüht. Um die Taxonomie dieser Gräser nicht weiter zu belasten, halten wir uns vorderhand — aus rein formalen Gründen — noch an das in der Flora Europaea gegebene Gattungskonzept. Demnach verbleiben alle ± einjährigen Hafer (Saathafer etc.) in der Gattung *Avena* L. (s. str.), während die ausdauernden Arten auf die drei davon abgetrennten Gattungen *Avenula* (DUMORT.) DUMORT., *Helictotrichon* BESS. ex SCHULT. und *Danthoniastrum* (HOLUB) HOLUB verteilt werden (HOLUB 1980). Die zur Zeit in der Literatur verfügbaren Daten sowie noch unpublizierte, neuere Befunde lassen vermuten, daß dieses Konzept den Gegebenheiten nicht in allem gerecht werden dürfte. Aus diesem Grunde fordert der eine von uns (SAUER) seit einiger Zeit vergleichend morphologisch-anatomische Analysen, die durch zytogenetische Untersuchungen ergänzt werden; sie sollen die Grundlagen für eine spätere, zeitgemäße Darstellung dieser Gräser liefern. Es steht außer Zweifel, daß eine genaue Kenntnis ihrer Standortsansprüche sowie ihrer Verbreitungsgebiete für die Verwirklichung dieses Zieles unabdingbar ist.

In der vorliegenden Studie sollen für phylogenetische Untersuchungen wichtige westmediterrane bzw. alpine Wildhafer sowie eine aus dem Kaukasus stammende Sippe näher karyologisch charakterisiert werden. Ferner wird der Versuch unternommen, aus dem Vergleich der Karyotypen von einjährigen und ausdauernden Wildhafern Hinweise auf den möglichen Verlauf der phylogenetischen Entwicklung des gesamten Formenkreises, also der oben genannten Gattungen, zu erhalten.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Die mikroskopischen Untersuchungen zur vorliegenden Studie sowie deren Auswertung wurde von HEUBL in dem oben umrissenen Rahmen als Zulassungsarbeit der Universität München ausgeführt.

Der eine von uns (HEUBL) hat in Zusammenarbeit mit Herrn Dipl.-Ing. H. FISCHER, München, ein Rechenprogramm für den Großrechner des Leibniz-Rechenzentrums in München zusammengestellt. Ein weiteres Programm (M. A. CH.-Programm) für das „Halbautomatische Bildanalysesystem LEITZ-A. S. M./SOCOS" wurde in Zusammenarbeit mit Herrn H.-J. BRÜCK von der Fa. LEITZ-München erarbeitet (SAUER), Herrn FISCHER und Herrn BRÜCK sei bestens für ihre wertvolle Hilfe gedankt.

Des weiteren gilt unser besonderer Dank Frau Prof. Dr. A. BAYTOP, Istanbul und Herrn Prof. Dr. T. WRABER, Ljubljana für die exzellente Organisation und Durchführung von Exkursionen in der Türkei und in Jugoslawien.

Sehr herzlichen Dank möchten wir Frau Prof. Dr. M. IVANISCHVILI sowie den Herrn Prof. Dr. G. NACHUZRISCHWILI und Dr. G. GAGNIDZE, Tiflis, für die ausgezeichneten Führungen im Zentralkaukasus sowie für die Versorgung und Präparation des gesammelten Materials ausdrücken.

Herrn Dr. A. KRESS, München sind wir für seine Bemühungen um die Beschaffung von Früchten seltener Haferarten zu besonderem Dank verpflichtet.

Ferner wurden unsere Arbeiten durch Sachmittel der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Sa 250/3, 4) sowie durch Reisekostenzuschüsse (SAUER) gefördert, wofür wir unseren besonderen Dank aussprechen.

2. Material und Methodik

(1) Die untersuchten Pflanzen wurden entweder vom natürlichen Standort direkt in den Botanischen Garten der Universität München (HBM) verpflanzt oder dort aus Früchten, die über den „Samentausch" bezogen worden sind, aufgezogen.

Karyologisch überprüfte Pflanzen:

Avenula bromoides (GOUAN) H. SCHOLZ subsp. *bromoides*

Frankreich, Alpes Maritimes, Castillon, Böschungen und Wegränder, ex Hort. Bot. Dijon. — M 2777/77 (HBM: H-356) (18 Individuen z. T. wiederholt untersucht) 2n = 14, 14 +1, 14 + 1 + 1 B, 14 + 2, 14 + 2 + 1 B

Avenula compressa (HEUFFEL) W. SAUER & CHMELITSCHEK

Ungarn, ex. Hort. Bot. Budapest. — M 2518/77 (HBM: H-361) (12 Individuen untersucht) ..... 2n = 14

Avenula marginata (LOWE) HOLUB

Frankreich, ex Hort, Bot. Bordeaux. — (HBM: H-351) (18 Individuen z. T. wiederholt untersucht) ..... 2n = 14

—, — M 2520/77 (HBM: H-363) (21 Individuen z. T. wiederholt untersucht) ..... 2n = 14; 14 + 1B

Portugal, ex Hort. Bot. Univ. Coimbra. — M 1839/77 (HBM: 350) (15 Individuen z. T. wiederholt untersucht) ..... 2n = 14

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Avenula versicolor (VILL.) LAÍNZ subsp. *versicolor*

Österreich, Tirol/Vorarlberg, Ferwall Gruppe, SW-Abhänge der Fluhspitze NE des Kops-Stausees, 1950—2150 m, Matten über Phyllit, 07. 08. 1979, leg G. & W. SAUER: 24.675 (HBM: H-412) (10 Individuen untersucht) 2n = 14
—, Steiermark, Rottenmanner Tauern, Grat zwischen Karlspitze und Schreinl, ca. 2000 m, Kristalin, 08. 08. 1977, leg. G. & SAUER: 22478 (HBM: H-358) (15 Individuen untersucht) ..... 2n = 14
—, Kärnten, Saualpe, Lading, S-Hang des Mayrhaltberges zwischen Hofkogel- und Ofnerhütte, 1700 m, Kristallin, 20. 09. 1978, leg. G. & W. SAUER: 23.825 (HBM: H-380) (11 Individuen untersucht) ..... 2n = 14
Jugoslawien, Slowenien, Julische Alpen, Mangart-Sattel, 2100 m, humose Matten über Kalk, 29. 07. 1978, leg. T. WRABER & W. SAUER: 23.637 (HBM: H-375) (21 Individuen untersucht) ..... 2n = 14

A. v. subsp. *caucasica* (HOLUB) HOLUB

UdSSR, Georgien, Zentralkaukasus, subalpine Matten an den SW-Hängen des Kuro- bzw. Khinoberges bei Kazbegi, 1900—2100 m, Paläozoikum, 14. 07. 1975, leg. G. & W. SAUER: 19.747 (HBM: H-334) (wenigstens 12 Individuen z. T. wiederholt unterucht) ..... 2n = 42

Belege der untersuchten Pflanzen werden im Privatherbar SAUER, Tübingen, aufbewahrt.

(2) Wurzelspitzen (Wsp.) von Topfpflanzen wurden vormittags zwischen 9 und 10 Uhr abgenommen, 1—2 Stunden in gekühlter und belüfteter, wäßriger, 0,05%iger Colchizin-Lösung vorbehandelt (WISCHNIK 1978, unveröff.) und in Ethanol-Eisessig 3 : 1 bei 4° C wenigstens 12 Stunden fixiert. Nicht sofort weiterverarbeitete Wsp. wurden in 70%igem Ethanol aufbewahrt. Gefärbt wurde mit SCHIFFschem Reagens nach der gebräuchlichen FEULGEN-Methode. Nach gründlichem Auswaschen wurden die Wsp. schließlich noch in einem 5%igen Enzymgemisch mazeriert. Die besten Ergebnisse erbrachte ein Gemisch von Cellulase und Pectinase 1 : 1; Die Inkubationszeit betrug bei 37° C im Wasserbad 5—6 Minuten. Derart vorbereitete Wsp. wurden in herkömmlicher Weise in einem Tropfen 45%iger Essigsäure gequetscht; gute Präparate wurden mit Euparal eingesiegelt.

(3) Den hier beschriebenen Karyotypen wurden die Beobachtungsergebnisse von zahlreichen mitotischen Metaphasestadien zugrundegelegt, von welchen wenigstens 10 vollständige, etwa gleich stark kontrahierte und optimal gequetschte Metaphase-Platten direkt ausgewertet worden sind.

Die Längen der Chromosomen-Schenkel wurden einmal an Chromosomenbildern, die mit Hilfe eines Zeichenapparates erstellt worden sind, ermittelt. Die Methode wurde nach HAUSCHTECK-JUNGEN & MEILI 1967 bzw. nach BAUMBERGER 1970 etwas modifiziert. Die gewonnenen Meßdaten wurden mittels einer EDV-Anlage des Leibniz-Rechenzentrums in München vor allem einer statistischen Auswertung unterworfen (HEUBL).

Tabelle 1

Karyotyp-Differenzierung der behandelten westmediterranen, alpinen und kaukasischen Sippen von *Avenula*. - B = B-Chromosom, Σ = Gesamtlänge des diploiden Chromosomensatzes, SAT = Satellit. - Weitere Erläuterungen s. Abschnitt 2 sowie 3 und 4.

		2n	m ohne SAT	m mit SAT	sm ohne SAT	sm mit SAT	B-Choromos.	Varianz d. Chromos.-Längen, µm	Σ in µm ohne B	Σ in µm mit B	Gi ohne B	Gi mit B	Si ohne B	Si mit B	SATi m	SATi sm	
Av. marginata																	
H-350	MM	14	10	2	2			5,8 - 6,5	83,0		90,2		74,0		0,12		
H-351	N_1N_1	14	8	2		4		6,3 - 9,5	98,8		66,9		82,9		0,33	0,54	0,59
	N_2N_2	14	10			4		6,3 - 9,4	96,6		62,5		78,9			0,57	0,60
H-363	O_1O_1	14(±1)	6	2	2	4	±1	7,0 - 9,2	109,2	112,1	76,3	32,1	77,3	76,3	0,48	0,50	0,64
	O_2O_2	14	8	2	2	2		4,1 - 9,4	92,2		43,5		78,5		0,42	0,53	
Av. bromoides subsp. *bromoides*																	
H-356	PP	14(±1)	12	1		1	(±1)	4,2 - 7,5	86,7	89,9	58,9		75,8		0,25		
	Q_1Q_1	14+1	13	1		1	+1	4,2 - 7,5	93,7	96,9	57,7		75,9		0,25		
	Q_2Q_2	14+2	14	1		1	+1	4,2 - 7,5	100,1	104,2	55,4	43,6	75,1	75,2	0,25		
Av. compressa																	
H-361	AA	14	8		2	4		5,1 - 6,6	77,3		77,5		76,3		0,45	0,53	
Av. versicolor subsp. *versicolor*																	
H-353	VV	14	10	2		2		6,3 - 7,4	90,2		85,4		78,3		0,24	0,18	
H-375	VV	14	10	3		1		6,3 - 7,4	90,4		85,0		76,9		0,14	0,17	
H-412	V'V'	14	10	3		1		5,3 - 7,4	90,4		72,5		77,1		0,25	0,25	
H-380	V"V"	14	10	4				5,8 - 7,8	91,4		77,1		81,2		0,13		
subsp. *caucasica*																	
H-334	VVVVWW	42	32	4	4	2		4,3 - 6,7	216,8		65,2		77,3		0,10	0,17	0,25

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Zum anderen wurde für eine umfassende Auswertung von Metaphaseplatten das „Halbautomatische Bildanalysesystem" von LEITZ benutzt (SAUER). Am A.S.M. werden die Längen der Chromosomen-Abschnitte auf einer Meßplatte mittels eines Elektronikgriffels erfaßt. Die derart gewonnenen Daten werden automatisch an einen Kleinrechner (SOCOS) weitergegeben.

Für beide Verfahren sind eigene Rechenprogramme entwickelt worden, über deren Ablauf und Struktur noch ausführlich an anderer Stelle berichtet wird (in Druck).

(4) Von den solcherart festgestellten Längen der Chromosomen bzw. deren Abschnitte (Schenkel, Satelliten) wurden die Mittelwerte ($\bar{x}$) errechnet; sie wurden den im Abschnitt 3 gegebenen Beschreibungen der „Basiskaryotypen" der behandelten Arten zugrundegelegt (vgl. Tabelle 2—4).

Die Bezeichnung der Chromosomen im Hinblick auf die Centromerposition erfolgte nach den Vorschlägen von LEVAN & al. 1964. Arm- bzw. Schenkel-Indizes (r), relative Länge (Lr), Gesamtlängen der Chromosomensätze (Σ) sowie Größengradient- (Gi) und Symmetrie-Index (Si) wurden — wie auch die Karyographien— in der von SAUER & LEEP 1979 beschriebenen Weise errechnet und dargestellt. Die häufig artspezifischen Satelliten-Größen wurden durch den SAT-Index (SATi) zum Ausdruck gebracht: Länge des Satelliten dividiert durch Länge des kurzen, SAT-tragenden Schenkels (p).

Schließlich wurden alle statistisch überprüften Mittelwerte sowie Angaben über die Chromosomentypen eines Basiskaryotyps nach einem vorgegebenen Schema in eine Kreisfläche eingetragen. Die daraus resultierenden Karyopolygone (Abb. 8—9) fördern einen raschen und unkomplizierten Vergleich der karyologischen Besonderheiten der behandelten Sippen. Die berücksichtigten Größen werden in den Polygonen durch Abkürzungen ausgewiesen, die — ebenso wie die für bestimmte Parameter benutzten, unterschiedlichen Skalen — in Abb. 7 gesondert erklärt werden.

3. Ergebnisse

3.1. *Avenula marginata* (LOWE) HOLUB (= *A. sulcata* J. GAY)
2n = 14, 14 + 1 B

A. marginata wächst in Südwest-Frankreich, an der Westseite der Iberischen Halbinsel und in Nordwest-Afrika. Sie ist bodenvag bzw. kalkmeidend; sie steigt in den Gebirgen bis gegen 1800 (2000) m auf (ST.-YVES 1931, GERVAIS 1973). Die Halme werden gewöhnlich 40—80 cm hoch, unter sehr günstigen Bedingungen sollen sie sogar bis zu 1 m Höhe und darüber erreichen. Die Sklerenchymelemente („mechanische Ge-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

webe", LOHAUSS 1905) der Innovationsblätter verbinden, mit Ausnahme nur weniger Nerven, die Ober- und Unterseite der Blätter. Die Ährchenachsen sind behaart (GERVAIS 1973, WISCHNIK 1978).

Frühere Autoren haben ebenfalls die diploide Chromosomenzahl (2n = 14) gefunden: LITARDIÈRE 1950 (Portugal), FERNANDES & QUEIRÓS 1969 (Frankreich, Portugal), GERVAIS 1966, 1973 (Frankreich, Spanien, Portugal). GARDÉ & MALHEIROS-GARDÉ 1953 geben allerdings 2n = 16 für Pflanzen aus Portugal an. Sie haben unseren Befunden zufolge zufällig Pflanzen mit 2 überzähligen bzw. akzessorischen Chromosomen untersucht (cf. FERNANDES & QUEIRÓS 1969, GERVAIS 1973; s. auch Tabelle 1).

Die portugiesischen Pflanzen (H-350)

Ihr Karyotyp (MM) setzt sich aus 10 m, 2 sm-Nicht-SAT-Chromosomen und 2 m-SAT-Chromosomen zusammen (Tabelle 1, Abb. 1, 2, 6 b, 8). Die Chromosomen weisen nur mäßige Längenunterschiede auf (Längen 5,8—6,5 µm). Der Größengradient-Index ist dementsprechend hoch (Gi = 90,2); die vorherrschend symmetrischen Chromosomen bedingen ebenfalls einen hohen Symmetrie-Index (Si = 74). Die Satelliten des einzigen Paares sind auffallend klein (SATi = 0,12). Die Gesamtlänge des Chromosomensatzes (Σ) liegt im Durchschnitt bei 83 µm (Tabellen 1, 2).

Die französischen Pflanzen (H-351, H-363)

Im Gegensatz zu den studierten portugiesischen Pflanzen sind die Karyotypen der südfranzösischen Sippen beachtlich variabel (Tabelle 1, Abb. 1, 2, 6 a, 8). Am häufigsten wurde der Karyotyp N_1N_1 gefunden: 8 m — SAT, 2 m, 4 sm, seltener N_2N_2: 10 m — SAT, 4 sm.

Die Variante mit nur 2 SAT-Paaren (N_2N_2) ist wohl darauf zurückzuführen, daß am größten SAT-Paar keine Filamente, sondern lediglich „andere" sekundäre Einschnürungen (SWANSON 1960) ausgebildet sind. Parallel dazu wurde festgestellt, daß in Pflanzen mit 3 SAT-Paaren (N_1N_1) 1 großes m-Nicht-SAT-Paar auffällig heteromorph ist. Die homologen Chromosomen dieses Paares „verlieren" allerdings weitgehend ihr heteromorphes Gepräge in jenen Karyotypen, die nur 2 SAT-Paare enthalten (N_2N_2).

Wieder anders gelagert sind die Verhältnisse in den studierten Sippen der Herkunft H-363: In einigen Pflanzen wurde 1 B-Chromosom festgestellt (O_1O_1). Bei ihnen scheint die Existenz von 3 SAT-Paaren mit der Anwesenheit von 1 B-Chromosom in Zusammenhang zu stehen, da in Pflanzen mit nur 2 SAT-Paaren (O_2O_2), in welchen das B-Chromosom fehlt, dafür regelmäßig ein auffällig kleines, ± heteromorphes Nicht-SAT-Paar festgestellt wurde. Abgesehen von geringfügigen Größenunterschieden der Homologen eines langen m-Nicht-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

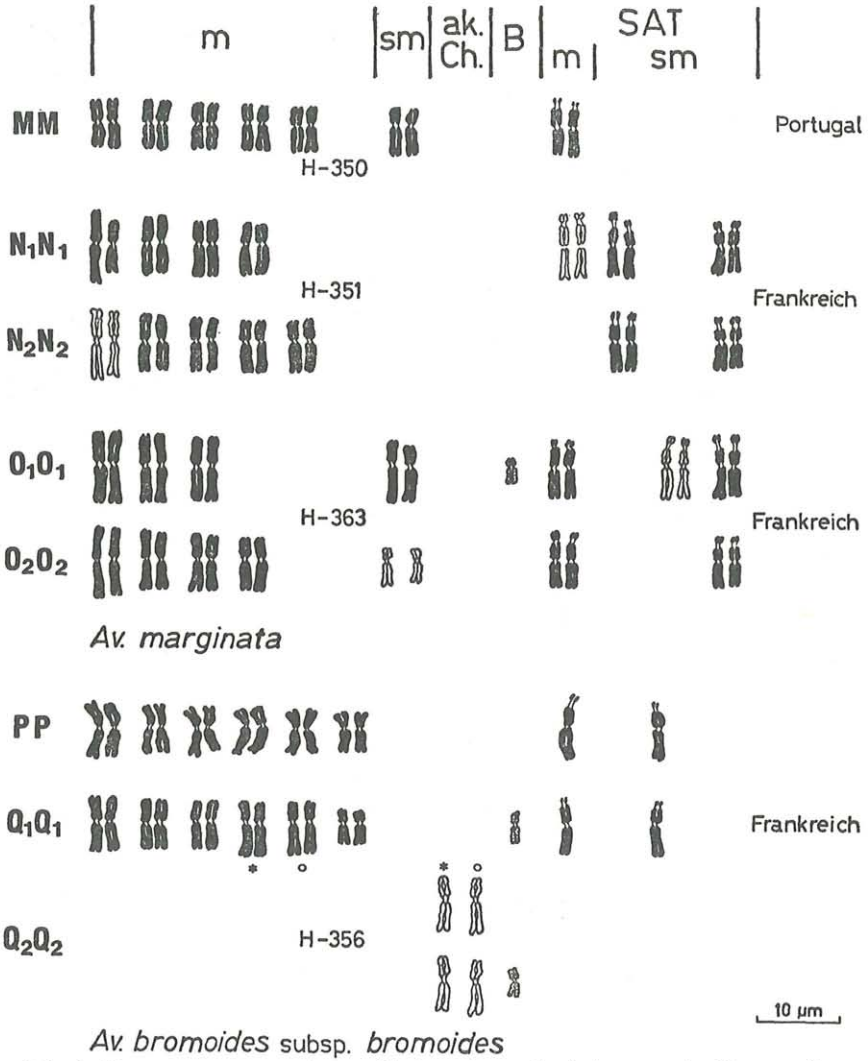


Abb. 1. Karyogramme westeuropäischer *Avenula*-Arten. — ak. Chr. = akzessorische(s), B = B-Chromosom(en). — Nähere Erläuterungen s. Abschnitte 3.1. und 3.2.

SAT-Paares konnte in diesen Pflanzen kein derart ausgeprägtes, großes, heteromorphes m-Paar gefunden werden wie in Pflanzen der Herkunft H-351 (N_1N_1).

Die französischen Pflanzen von *A. marginata* sind sowohl durch deutliche Längenunterschiede der Chromosomen (4,1/6,3—9,5 µm) als auch durch eine relativ hohe Zahl an SAT-Chromosomen (bis 6) ausge-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

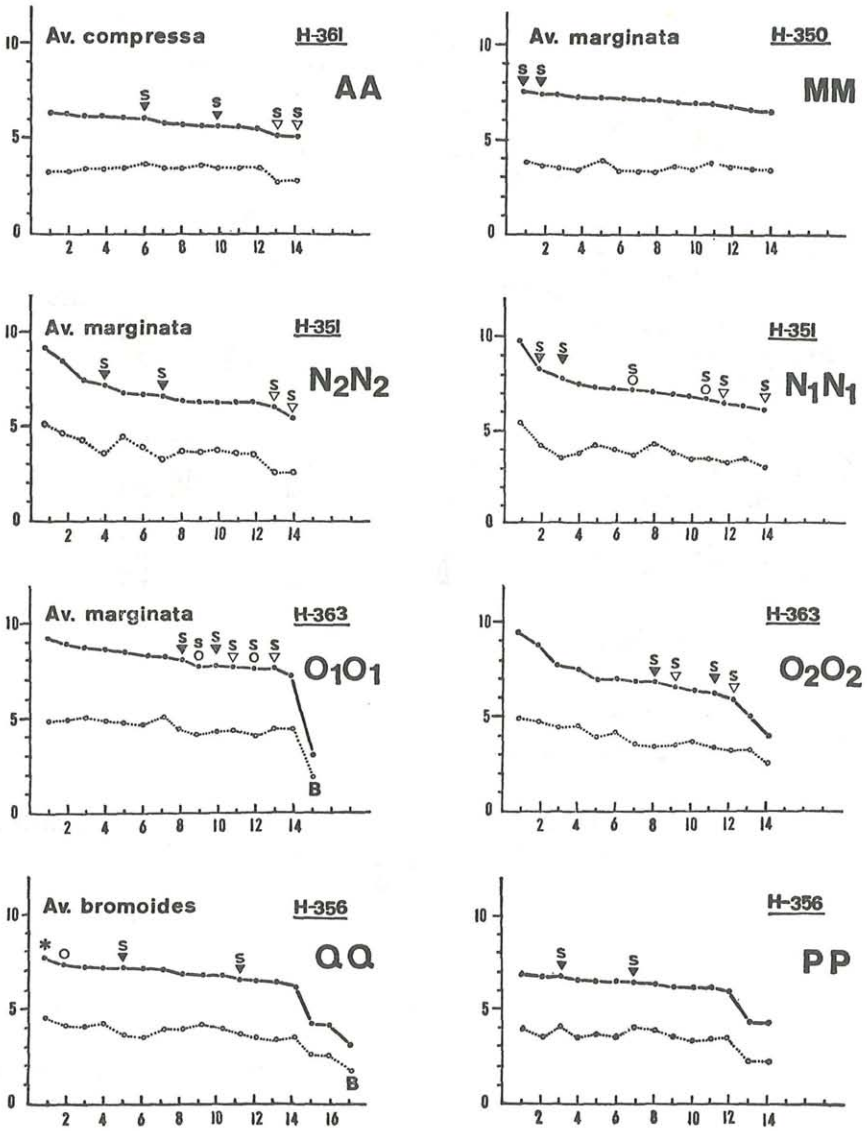


Abb. 2. Karyographien zu den in Abb. 1 und 3 dargestellten Karyogrammen von west- und ost-europäischen Avenula-Arten. — Die geometrischen Figuren über der Längen-Kurve bezeichnen jeweils die homologen Chromosomen der (des) SAT-Paare(s); s = Satellit bzw. SAT-Chromosom. In der Karyographie von *A. bromoides*, QQ, kennzeichnen Stern (*) und Kreis (°) die in bestimmten Sippen auftretenden, großen akzessorischen Chromosomen (cf. Abb. 1). — Weitere Erläuterungen s. Abschnitt 3.1.—3.3.

Tabelle 2

Schenkel-Indizes (r) und relative Längen (Lr) der untersuchten Sippen von *Avenula marginata* und *Av. bromoides* subsp. *bromoides*, ermittelt an FEULGEN-Präparaten. - Die geometrischen Figuren zwischen den r- und Lr-Werten bestimmter Chromosomen kennzeichnen SAT-Chromosomen bzw. die homologen Chromosomen von SAT-Paaren, ✻ und ○ verweisen auf die überzähligen Chromosomen der Genome des Q-Typs (vgl. dazu Abb. 1 - 2, 8 - 9). Weitere Erläuterungen s. Abschnitt 3.

Chromos.-Nr.	*Av. marginata*												*Av. bromoides* subsp. *bromoides*			
	H-350		H-351				H-363				H-356			
	MM		N_1N_1		N_2N_2		O_1O_1		O_2O_2		PP		QQ	
	r	Lr	r	Lr	r	Lr	r	Lr	r	Lr	r	Lr	r	Lr
1	1,68 ▼	15,0	1,25	18,6	1,09	18,7	1,13	15,9	1,11	19,7	1,16	15,9	1,55 ✻	15,8
2	1,39 ▼	14,9	1,50 ▼	16,1	1,16	17,4	1,20	15,6	1,19	18,3	1,43	15,8	1,30 ○	15,8
3	1,15	14,8	1,18 ▼	15,3	1,18	15,4	1,27	15,4	1,34	15,9	1,71 ▼	15,8	1,16	15,8
4	1,19	14,5	1,11	15,0	1,80 ▼	14,8	1,21	15,2	1,13	15,8	1,12	15,6	1,43	15,6
5	1,73	14,5	1,39	14,5	1,16	14,3	1,31	14,6	1,47	14,7	1,38	15,5	1,71 ▼	15,5
6	1,15	14,5	1,15	14,5	1,43	14,3	1,30	14,3	1,29	14,7	1,53	15,4	1,12	15,4
7	1,17	14,4	1,84 ○	14,2	1,71 ▼	14,0	1,58	14,0	1,15	14,6	1,66 ▼	15,4	1,38	15,4
8	1,14	14,2	1,47	14,1	1,46	13,5	2,07 ▼	13,3	1,69 ▼	14,4	1,51	15,0	1,53	15,1
9	1,16	14,1	1,46	13,6	1,41	13,4	1,66 ○	13,0	1,60 ▽	13,9	1,16	14,4	1,46	14,9
10	1,48	14,1	1,19	13,4	1,38	13,4	1,86 ▼	12,9	1,44	13,6	1,40	14,4	1,40	14,4
11	1,72	14,0	2,00 ○	13,1	1,48	13,4	2,11 ▽	12,9	1,80 ▼	13,2	1,12	14,3	1,66 ▼	14,4
12	1,48	13,9	1,79 ▽	12,9	1,54	13,3	2,15 ○	12,9	1,80 ▽	12,4	1,32	13,7	1,51	14,4
13	1,52	13,7	1,51	12,5	2,09 ▽	12,6	1,86 ▽	12,9	2,05	10,1	1,46	9,3	1,16	14,3
14	1,57	13,5	1,70 ▽	12,4	2,00 ▽	11,7	1,71	12,1	1,92	8,6	1,40	9,3	1,40	13,8
15													1,12	9,5
16													1,32	9,3
B							2,20	5,1					1,28	6,1

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

zeichnet (s. Tabellen 1, 2). Die Symmetrie-Indizes sind im allgemeinen recht hoch (Si = ± 76—± 83); die Größengradient-Indizes erscheinen gegenüber jenen der portugiesischen Pflanzen deutlich erniedrigt (Gi = ± 63—± 76). Das für den Karyotyp O_2O_2 kennzeichnende kleine Paar drückt dort den Größengradient-Index auf 43,5. Bei Anwesenheit von B-Chromosomen sinkt er sogar noch darunter, auf Gi = 32,1.

Die Satelliten sind verhältnismäßig groß (bis 2 µm); SATi = 0,38—0,48, 0,50—0,57 und 0,59—0,64). Die Gesamtlängen der vermessenen Chromosomensätze (Σ) schwanken zwischen ± 92 und ± 109 (± 112) µm.

Die Interphasekerne der behandelten Arten sind sich sehr ähnlich. Sie zeigen eine ± dichte, retikuläre Grundsubstanz, in welcher zumeist nur wenige, kleinere Chromozentren liegen, deren Zahl starken Schwankungen unterliegt. Größe und Zahl der Nucleolen ist nicht fixiert (Abb. 6 c). In der Zerstäubungsphase besitzt das Chromatin eine einheitliche, netzige Struktur (Abb. 6 d).

3.2. *Avenula bromoides* (Gouan) H. Scholz subsp. *bromoides*
2n = 14, 14 + 1 (+ 1 B), 14 + 2 (+ 1 B)

Im Gegensatz zur vorangegangenen westeuropäisch-atlantisch- und nordwest-afrikanischen *A. marginata* liegt das Areal *von A. bromoides* s. l. ± im westeuropäisch-mediterranen Gebiet, wo sich das Vorkommen der Gesamtart und wahrscheinlich auch der behandelten Unterart, subsp. *bromoides,* von den Westalpen über Süd-Frankreich und Ost-/Zentral-Spanien bis nach Nord-Afrika erstreckt. *A. bromoides* bevorzugt trockene, steinige, steppenartige Gebiete. Einige Sippen steigen im Gebirge ebenfalls bis in Höhen von ± 2000 m auf (Wischnik 1978).

Die Sklerenchymelemente der Innovationsblätter sind im Querschnitt lediglich als kleine, subepidermale Zellgruppen, die keine Verbindung zu Gefäßbündeln besitzen, auszumachen. Die Ährchenachsen sind kahl bis etwas rauh (Gervais 1973).

Chromosomenzahlen (2n = 14) wurden bereits von Litardière 1950 (Frankreich), Lorenzo-Andreu & Garcia-Sanz 1950 (Spanien), Gervais 1973 (Frankreich, Spanien) veröffentlicht.

Schon die Pflanzen eines relativ eng begrenzten Gebietes erweisen sich in karyologischer Hinsicht als äußerst variabel (cf. Tabellen 1, 2; Abb. 1, 2, 6 e, h); dies veranschaulichen die schwarz angelegten Flächen des Karyopolygons in Abb. 9. Die Chromosomensätze enthielten zumeist 12 m-Nicht-SAT und 2 m/sm-SAT-Chromosomen (PP).

Eine bestimmte Gruppe von Pflanzen zeichnete sich allerdings durch ein auffälliges, kleines m-Paar aus (Q_1Q_1). Sie enthalten häufig noch 1—3 sehr unterschiedlich große, „überzählige" Chromosomen (Q_2-Typ), wobei das einzelne, kleine Chromosom in Analogie zu *A. marginata* als B-Chromosom gedeutet werden kann. Die beiden großen,

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

überzähligen Chromosomen entsprechen recht gut den Homologen zweier m-Paare; sie sind in Abb. 1 mit einem Stern (*) bzw. mit einem Kreis (°) gekennzeichnet worden. Da von diesen Pflanzen noch keine Meiose-Untersuchungen vorliegen, ist es zur Zeit nicht möglich, eine zufriedenstellende Erklärung für die unterschiedliche Größe dieser Chromosomen sowie für die Existenz von 1 bis 2 großen, „überzähligen" Chromosomen zu geben. Es kann auch nicht ausgeschlossen werden, daß wenigstens die letzteren nicht doch in Beziehung zu Chromosomen des „normalen" Satzes stehen. Ihre zumeist heteromorphe Ausbildung erlaubt es im Augenblick noch nicht, eine Entscheidung darüber zu treffen, ob sich ihr Vorhandensein u. U. auf hybridogene Vorgänge zurückführen ließe, oder ob gar Trisomie, wie im Falle von *Avena strigosa* (Rajhathy & Thomas 1974), oder noch andere Mechanismen dafür verantwortlich zu machen wären. Wahrscheinlich beziehen sich die Befunde von Gardé & Malheiros-Gardé 1953 (2n = 16) auf einen ähnlich gelagerten Fall von offensichtlich hyperdiploiden Sippen.

In Pflanzen, denen ein kleines metazentrisches Paar fehlt (PP), sind bisher — abgesehen von einer einzigen Ausnahme — auch keine B-Chromosomen gefunden worden.

Die Chromosomenlängen zeigen eine relativ große Variationsbreite (4,2—7,5 µm), was auch deutlich im Größengradient-Index zum Ausdruck kommt (Gi = ± 55—± 59). Ähnlich wie bei *A. marginata* bewirken kleine Chromosomenpaare in den Genomen des Q-Typs einen merklichen Abfall der Größengradient-Indizes bis auf 43,6. Der Symmetrie-Index ist ebenfalls hoch, er bewegt sich um 75%. Der SAT-Index liegt aufgrund der Kleinheit der Satelliten im allgemeinen bei 0,25 (vgl. Abb. 6 e).

3.3. *Avenula compressa* (Heuffel) H. Sauer & Chmelitschek
2n = 14

Holub 1980 charakterisiert *A. compressa* als eine osteuropäisch-zentral- bis nordbalkanische Art, welcher er im Sinne von Tzvelev ex Holub 1976 noch *A. taurica* von der Krim anschließt. Zu diesen For-

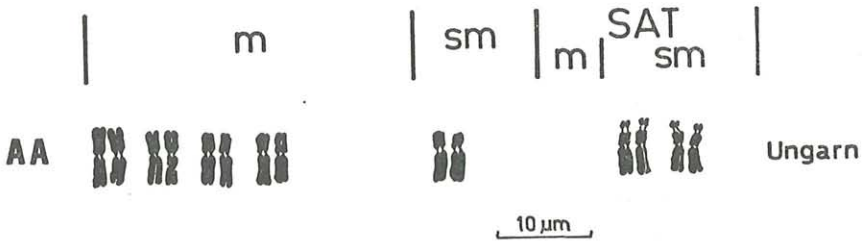


Abb. 3. Karyogramm von *Avenula compressa*. — Weitere Erklärungen s. Abschnitt 3.3.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

menkreis sollten ferner die ebenfalls diploiden Sippen der Europäischen Türkei und Nordwest-Anatoliens gestellt werden (LANGE 1983, unveröff.). Die Art bevorzugt ± sandige, ± lockere Böden offener Biotope; sie wächst an Waldrändern und auf Waldschlägen sowie in Weinbergen (ASCHERSON & GRAEBNER 1899, ST.-YVES 1931).

Nach GERVAIS 1973 soll diese Art aufgrund weitgehender morphologischer Übereinstimmung mit *A. marginata* zwischen den west- und osteuropäischen Art-Komplexen „vermitteln", denn *A. compressa* soll sich von *A. marginata* lediglich durch kahle Ährchenachsen unterscheiden. Unseren Untersuchungen zufolge besitzt aber *A. compressa* — ganz abgesehen von der zusammengedrückten Halmbasis — u. a. im Querschnitt der Innovationsblätter nur etwa halb so viele Leitbündel und Sklerenchymelemente wie *A. marginata* (SAUER & CHMELITSCHEK 1976 sowie noch unveröff. Befunde von LANGE 1983).

Unsere Zählungen bestätigen die von GERVAIS 1966 und 1973 publizierte Chromosomenzahl von 2n = 14 (s. Abb. 6 f und g).

Der Karyotyp ist durch 8 m-, 2 sm-Nicht-SAT- und 4 sm-SAT-

Tabelle 3

Schenkel-Index (r) und relative Längen (Lr) der untersuchten Sippen von *Avenula compressa* und *Av. versicolor* subsp. *versicolor*. - Die geometrischen Figuren zwischen den r- und Lr-Werten bestimmter Chromosomen kennzeichnen SAT-Chromosomen bzw. die homologen Chromosomen von SAT-Paaren (vgl. dazu Abb. 2 - 5, 8 - 9). - Weitere Erläuterungen s. Abschnitt 3.

Chromos.-Nr.	*Av. compressa*		*Av. versicolor* subsp. *versicolor*									
	H-361 AA		H-358 VV		H-412 V"V"		H-375 VV		H-380 V'V'			
	r	Lr	r	Lr	r	Lr	r	Lr	r	Lr	r	Lr
1	1,12	16,5	1,16	15,8	1,30	16,2	1,25	▼ 15,8	1,20	16,9		
2	1,54	15,3	1,06	15,2	1,80	▼ 15,8	1,07	15,7	1,20	16,2		
3	1,14	15,1	1,72	▼ 14,9	1,20	15,7	1,26	▼ 15,2	1,00	14,8		
4	1,19	14,8	1,83	▼ 14,7	1,60	▼ 15,0	1,07	14,8	1,00	14,4		
5	1,19	14,8	1,10	14,5	1,20	15,0	1,60	14,4	1,40	14,4		
6	1,81	▼ 14,6	1,32	14,3	1,20	14,7	1,43	14,2	1,40	14,4		
7	1,36	14,4	1,37	▽ 14,3	1,10	14,6	1,34	14,1	1,30	▼ 14,2		
8	1,38	14,4	1,16	14,2	1,20	13,8	1,54	14,1	1,30	▼ 14,1		
9	1,34	13,9	1,46	14,0	1,20	13,8	1,68	▽ 14,0	1,00	13,7		
10	1,74	▼ 13,7	1,44	13,7	1,20	13,7	1,13	13,8	1,10	13,7		
11	1,72	13,7	1,51	13,7	1,60	▽ 13,3	1,79	▽ 13,6	1,30	▽ 13,4		
12	1,86	13,2	1,29	▽ 13,7	1,60	▽ 13,2	1,67	13,5	1,10	13,0		
13	1,79	▽ 12,9	1,42	13,6	1,30	12,8	1,13	13,4	1,10	13,0		
14	1,83	▽ 12,8	1,33	13,5	1,30	11,7	1,43	13,4	1,20	▽ 13,0		

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Chromosomen charakterisiert (Tabelle 1; Abb. 2, 3, 8). Die Chromosomen weichen in ihren Längen nur geringfügig voneinander ab (5,1—6,6 µm; s. Tabellen 1 und 3); der Größengradient-Index ist demzufolge hoch (Gi = 77,5); der Symmetrie-Index liegt bei ± 76. — Die beiden SAT-Paare besitzen sehr ähnliche Ausgestaltung; die Centromere liegen im submedianen bis medianen Bereich. Die Satelliten sind relativ klein (SATi = 0,45—0,53). — Die Gesamtlänge des Chromosomensatzes beträgt ± 77 µm.

3.4. *Avenula versicolor* (Vill.) Laínz

A. versicolor ist ein für kurzgrasige alpine und subalpine Matten und Triften charakteristisches Gras; es wächst sowohl in zentral- und südeuropäischen als auch in (südwest-)asiatischen Gebirgen über der Waldgrenze zwischen 1000 und 3000 m auf sauren, humosen Böden (Hegi 1936, Holub & Jirásek 1968 und eigene Beobachtungen).

Die systematisch-taxonomische Abgrenzung dieser Art gegenüber den anderen *Avenula*-Sippen dürfte in Europa im allgemeinen keine allzu großen Schwierigkeiten bereiten, wenn auch in Herbarien immer wieder Verwechslungen vorkommen.

Seit Parlatore ex Arcangeli 1882 werden die italienischen Sippen (Apennin, Apuanische Alpen) als eigene Varietät bzw. Unterart, *A. v.* subsp. *pretutiana,* aufgefaßt (Renzoni 1968, Holub 1980), welche sich aber allem Anschein nach nur geringfügig von den alpinen Sippen unterscheiden dürfte.

Nach wie vor unklar ist dagegen die Stellung der asiatischen Pflanzen, die Roshevitz 1932 als *Avenastrum asiaticum* von *A. versicolor* abgetrennt hat (vgl. Henrard 1940). Diese Art erreicht nach Grossheim 1949 noch den Kaukasus; sie wird im westlichen Transkaukasien durch eine von Albow 1895 aufgestellte, offensichtlich nah verwandte Art, *A. adzharica,* ersetzt. Sie allein, „*Helictotrichon adzharicum* (Albow) Grossh.", läßt Tzvelev 1971 für Transkaukasien und für den Kaukasus gelten. Holub 1976 schließt sich zwar der Ansicht von Tzvelev an, möchte aber doch die von ihm seinerzeit aus „*Avenastrum asiaticum*" herausgenommenen Kaukasischen Sippen (Holub 1961) weiterhin als eigenes Taxon verstanden wissen, das er aber (wiederum Holub 1961 entsprechend) *Avenula versicolor* subsp. *caucasica* nennt! Die verbleibenden sibirischen und zentralasiatischen Sippen von *A. asiatica* schlägt Holub 1976 in Anlehnung an Tzvelev 1971 zur nordamerikanischen *A. hookeri.*

Damit wurde vor allem für die südwest-asiatischen Sippen dieses Formenkreises eine höchst unbefriedigende Situation geschaffen; aus diesem Grund kann der hier für die kaukasischen Sippen verwendete Name nur provisorisch sein! An der Klärung dieses Problems wird zur Zeit gearbeitet.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

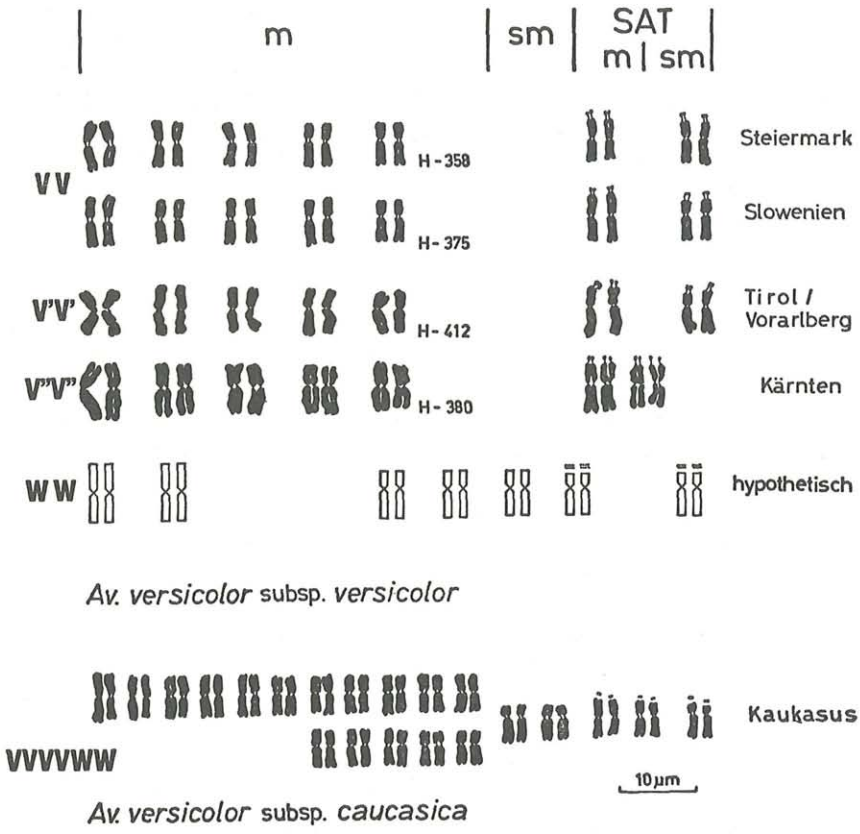


Abb. 4. Karyogramme von *Avenula versicolor* subsp. *versicolor* und subsp. *caucasica*. — Satelliten, die im Idiogramm (WW) nicht mit Sicherheit anzugeben waren, wurden durch punktierte Umrisse angedeutet. — Weitere Erläuterungen s. Abschnitte 3.4. und 4.

3.4.1. *Avenula versicolor* (Vill.) Laínz subsp. *versicolor*
2n = 14

Zu dieser Unterart werden mit Ausnahme der apenninischen und apuanischen Pflanzen alle übrigen europäischen Sippen von *A. versicolor* gestellt. Sie sind — wie auch die folgende *A. v.* subsp. *pretutiana* — kleinwüchsig (15—50 cm); ihre Ährchen sind zumeist dunkelbraun und ± deutlich violett überlaufen. Sie besitzen Ausläufer; sie bilden zumeist ± lockere Rasen.

Unsere Untersuchungen bestätigen die meisten früheren Zählungen (2n = 14): Skalińska 1956 (Tschechoslowakei), Tombal 1968 (Frankreich), Gervais 1973 (Schweiz, Frankreich, Österreich). — Vgl. Fedorov 1969.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

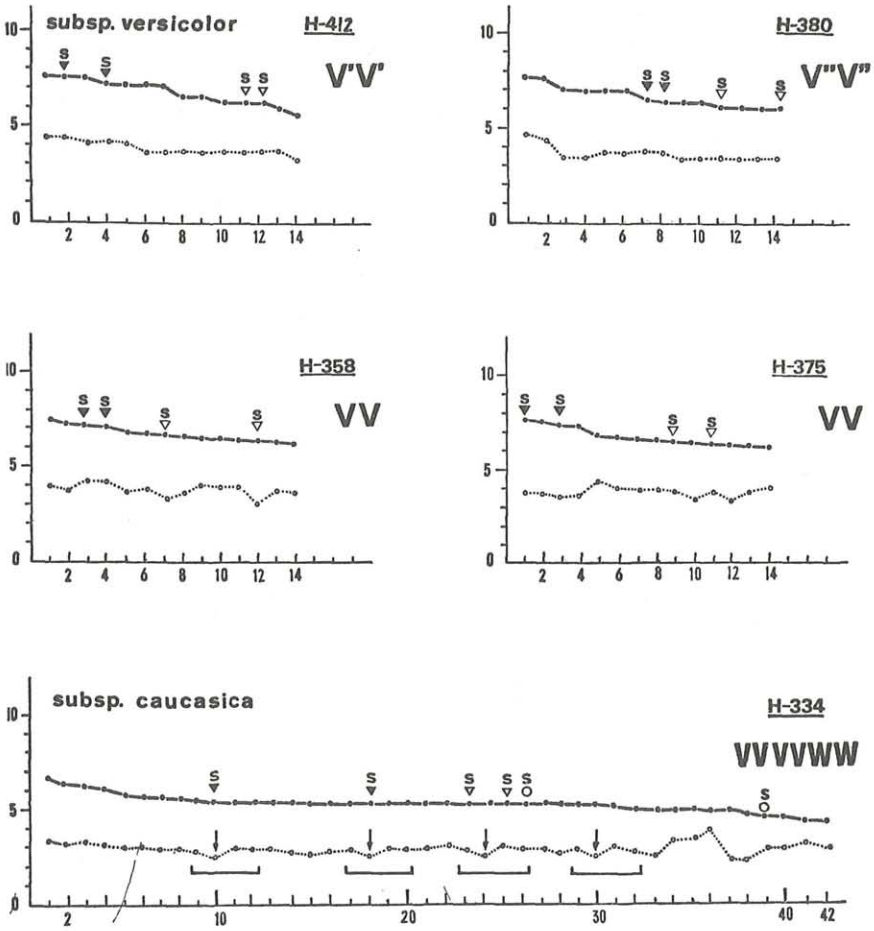


Abb. 5. *Avenula versicolor* s. l. Karyographien zu den in Abb. 4 dargestellten Karyogrammen. — Weitere Erläuterungen s. Legende zu Abb. 2 sowie Abschnitte 3.4. und 4.

Die Karyotypen der von uns studierten alpinen Pflanzen sind anscheinend im großen und ganzen einander recht ähnlich (Abb. 4, 6 i); akzessorische Chromosomen, wie sie Skalińska 1956 für tschechoslowakische Sippen beschreibt, konnten wir in unserem Material nicht feststellen. Eine bemerkenswerte Übereinstimmung der Karyotypen zeigen Sippen aus den westlichen (H-412) und mittleren Ostalpen (H-358) sowie aus den östlichen Südalpen (H-375 — Abb. 4). Das betrifft sowohl die Gesamtlänge der Chromosomensätze ($\Sigma = \pm 90\,\mu m$) als auch die Symmetrie-Indizes (Si = ± 76—± 78). In der Varianz der Chromosomenlängen stimmen steirische und südalpine Pflanzen überein (6,3—

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

7,4 µm); die tirolisch-vorarlbergischen Pflanzen enthalten z. T. kürzere Chromosomen (5,3—7,4 µm), welche eine Verminderung des Größengradient-Index auf 72,5 bewirken. Der Symmetrie-Index dieser drei Sippen liegt zwischen 76,9 und 78,3. Davon weichen allein die Kärntner Pflanzen (H-380) merklich ab. Sie besitzen zwar vornehmlich m-Chromosomen, die aber ausgeprägte Längenunterschiede (Länge 5,8—7,8 µm) aufweisen (vgl. Tabellen 1 und 3; Abb. 9 und 10).

Die beiden SAT-Paare sind, mit Ausnahme jener der Pflanzen des östlichen Alpenrandes (H-380), bei welchen die 4 SAT-Chromosomen metacentrisch sind und gleich große Satelliten tragen (SATi = 0,13), relativ gut gegeneinander abgesetzt; in der Regel ist in den zentral- und süd-ostalpinen Pflanzen (H-358 und H-375) das eine SAT-Paar meta-, das andere submetacentrisch (SATi = 0,14—0,24 bzw. 0,17—0,18).

Aufgrund variabler Längen nehmen die SAT-Chromosomen in den Karyographien bzw. Karyogrammen keine festen Plätze ein (Abb. 4, 5). Am häufigsten sind die Positionen 3, 4, 7, bzw. 11, 12 von SAT-Chromosomen besetzt, während auf den Positionen 5, 6, 10 und 13 bisher keine SAT-Chromosomen gefunden worden sind.

3.4.2. *Avenula versicolor* (Vill.) Laínz subsp. *pretutiana* (Parl. ex Arcangeli) Holub

2n = 14

Ebenfalls diploid ist *A. v.* subsp. *pretutiana*. Sie besitzt nach Renzoni 1968 allerdings einen kürzeren Chromosomensatz (Σ = 72,14 µm) und nur 1 SAT-Paar.

Wahrscheinlich ist die geringere Länge des Satzes auf unterschiedliche Methoden der karyologischen Untersuchungen zurückzuführen. Die von Renzoni abgebildeten Metaphase-Chromosomen erscheinen stark kontrahiert und vermitteln auch keinerlei Hinweise auf irgendwelche sekundäre Einschnürungen an den (kurzen) Schenkeln.

3.4.3. *Avenula versicolor* (Vill.) Laínz subsp. *caucasica* (Holub) Holub

2n = 42

A.. *v.* subsp. *caucasica* ist gegenüber subsp. *versicolor* (etwas) hochwüchsiger (bis zu 1 m) und mit größeren Ährchen sowie mit einer längeren Rispe ausgestattet (cf. Holub 1959). Breite und Querschnitte der Innovationsblätter zeigen keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Unterarten, höchstens daß bei subsp. *caucasica* die Sklerenchymbalken der Gefäßbündel etwas kräftiger ausgebildet sind (Wischnik 1978).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 4

Schenkel-Indizes (r) und relative Längen (Lr) der untersuchten Pflanzen von *Avenula versicolor* subsp. *caucasica*. - Die geometrischen Figuren zwischen den r- und Lr-Werten bestimmter Chromosomen kennzeichnen SAT-Chromosomen bzw. die homologen Chromosomen von SAT-Paaren (vgl. dazu Abb. 4 - 5, 9). - Weitere Erläuterungen s. Abschnitt 3.

H-334 - VVVVWW

Chromos.-Nr.	r	Lr	Chromos.-Nr.	r	Lr	Chromos.-Nr.	r	Lr
1	1,06	6,0	15	1,18	4,8	29	1,36	4,6
2	1,06	5,6	16	1,27	4,8	30	1,41	4,6
3	1,13	5,5	17	1,27	4,8	31	1,46	4,6
4	1,09	5,4	18	1,27 ▼	4,8	32	1,23	4,6
5	1,14	5,2	19	1,38	4,8	33	1,88	4,5
6	1,17	5,1	20	1,41	4,8	34	1,14	4,5
7	1,10	5,1	21	1,18	4,7	35	1,55	4,5
8	1,17	5,1	22	1,32	4,7	36	2,55	4,5
9	1,17	5,0	23	1,19 ▽	4,7	37	2,05	4,4
10	1,09 ▼	5,0	24	1,41	4,7	38	1,45	4,3
11	1,10	5,0	25	1,16 ▽	4,7	39	2,13 ○	4,3
12	1,21	4,9	26	1,87 ○	4,7	40	1,67	4,2
13	1,21	4,9	27	1,57	4,7	41	1,59	3,9
14	1,19	4,9	28	1,19	4,6	42	1,74	3,9

Die hier untersuchten Pflanzen stammen aus dem Mittel-Kaukasus; unseres Wissens sind von dieser Sippe noch keine Chromosomenzählungen veröffentlicht worden. *A. v.* subsp. *caucasica* ist mit 2n = 42 hexaploid. Die von KATTERMANN in TISCHLER 1937 für „*Avena versicolor*" ermittelte hochpolyploide, haploide Zahl von n = 60—62 (Herkunft unbekannt) dürfte aller Wahrscheinlichkeit nach wohl auf Verwechslung mit einer anderen Art zurückzuführen sein (cf. SKALIŃSKA 1956).

Der Karyotyp von subsp. *caucasica* enthält 32 m-, 4 sm-Nicht-SAT- und 6 m/sm-SAT-Chromosomen (Tabellen 1, 4; Abb. 4, 5, 6 k, 9). Die Gesamtlänge des Chromosomensatzes beträgt ± 217 µm; dieser Wert liegt um ca. 140% höher als der von subsp. *versicolor*. Die Chromosomen von subsp. *caucasica* sind im Durchschnitt um 20% kleiner als die von subsp. *versicolor*. Sie zeigen überdies eine größere Variationsbreite (Länge 4,3—6,7 µm); diese wird wohl dadurch verursacht, daß die relativen Längen (Lr) von 10 Chromosomen von subsp. *caucasica* signifikant kleiner und von weiteren 4 signifikant größer sind als die noch verbleibenden 28 Chromosomen ihres Genoms (vgl. Abb. 10, Tabellen 3 und 4). So liegt der Größengradient-Index mit Gi = ± 65

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

deutlich unter dem von subsp. *versicolor*. Die hohe Zahl an ± symmetrischen Chromosomen bewirkt allerdings einen relativ hohen Symmetrie-Index (Si = ± 77). Es bestehen ferner signifikante Unterschiede zwischen den 3 SAT-Paaren: Der SAT-Index des größeren der beiden m-SAT-Paare beträgt 0,10, jener der beiden anderen SAT-Paare 0,17 bzw. 0,25; ihre Centromere nehmen eine mediane bzw. submediane Lage ein.

4. Diskussion

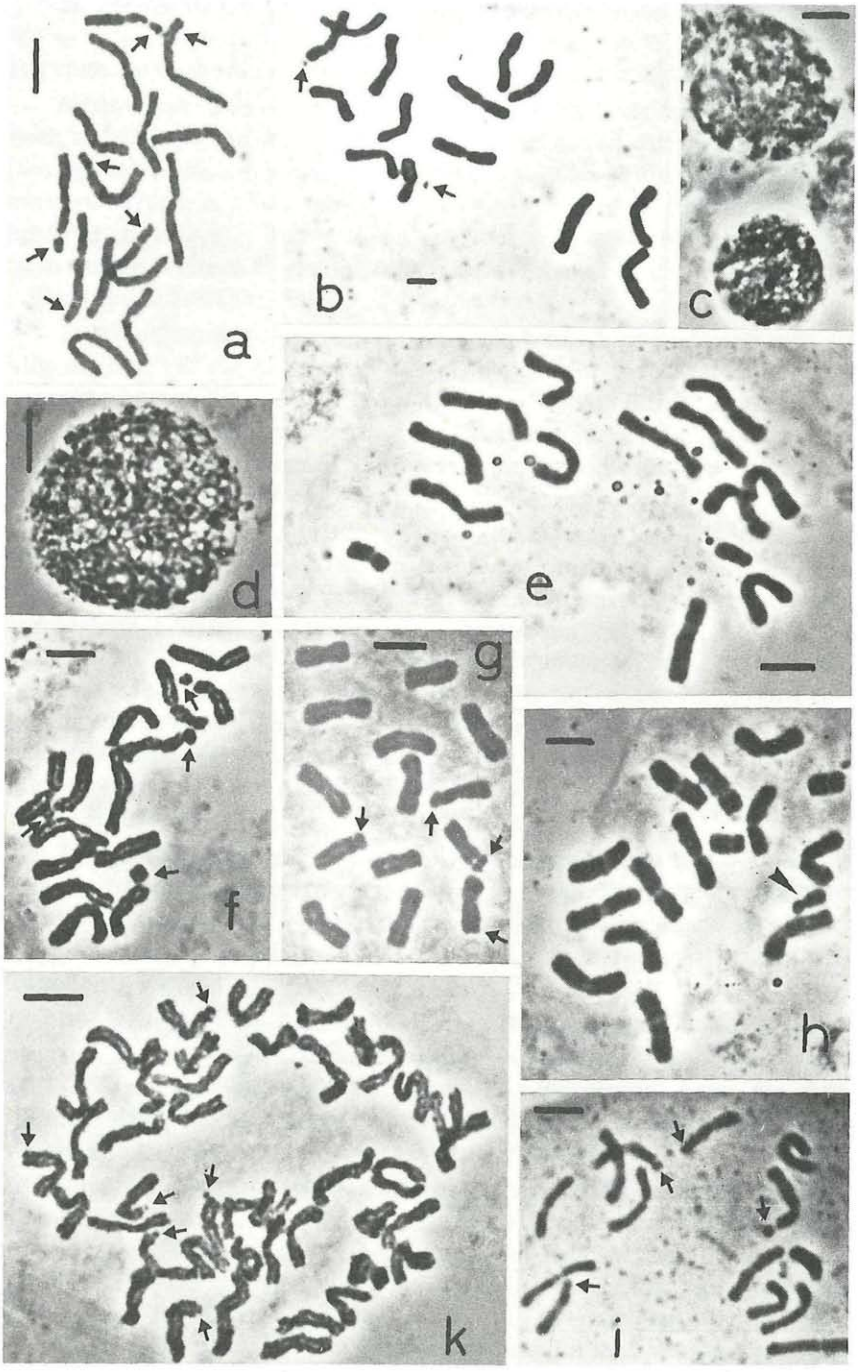
(1) Die behandelten Arten der ausdauernden Wildhafer gehören verschiedenen Formenkreisen an. *Avenula marginata* s. l. sowie *A. bromoides* s. l. sind west-/südwesteuropäische Arten, die im großen und ganzen von den Westalpen über die Iberische Halbinsel bis Nordwest-Afrika vorkommen. *A. marginata* ist vorwiegend im ± atlantisch geprägten Bereich, von Südwest-Frankreich über Portugal bis Nord-Afrika, beheimatet, während *A. bromoides* s. l. auf die ± mediterran beeinflußten Gebiete beschränkt zu sein scheint. Beide steigen hier auch in den Gebirgen bis etwa 2000 m Höhe auf. Zu ihnen sind weitere, noch weniger gut verstandene, z. T. (hoch)polyploide Sippen der Iberischen Halbinsel näher verwandt (cf. Gervais 1973, Wischnik 1978, Holub 1980).

A. compressa besiedelt vorwiegend tiefere Lagen an der Ostseite der Balkanhalbinsel (Europäische Türkei bis Transsilvanien) und Teile des pontischen Süd-Rußlands. Unveröffentlichten Befunden von Lange 1983 zufolge erreicht sie noch Nordwest-Anatolien.

Nach Gervais 1973 soll *A. compressa* (habituell) zu den westeuropäischen Sippen-Komplexen, insbesondere zu *A. marginata*, „vermitteln"; über dieser Feststellung sollten aber die morphologisch-anatomischen sowie karyologischen Besonderheiten der beiden Arten nicht übersehen werden (s. Abb. 8; Abschnitte 3.1 und 3.3; Lange 1983).

Abb. 6. Mitose-Chromosomen und Kerne aus Wurzelspitzen-Meristemen. — *Avenula marginata:* a = Prophase, 2n = 14 (H-351); b = Metaphase, 2n = 14 (H-350); c = Interphasekern (H-350); d = Zerstäubungsphase (H-363); — *A. bromoides* subsp. *bromoides:* e = (frühe) Metaphase, 2n = 14, mit 2 auffällig kleinen m Chomosomen; h = Metaphase, 2n = 14 + 1 + 1B, mit einem B-Chromosom (Pfeil) und wiederum mit einem kleinen m Paar (e und h: H-356, Q-Genome); — *A. compressa:* f = frühe und g = spätere Metaphase, 2n = 14 (H-361); — A. *versicolor* subsp. *versicolor;* i = frühe Metaphase, 2n = 14 (H-358); — *A. v.* subsp. *caucasica:* k = frühe Metaphase, 2n = 42 (H-334). — Die Pfeile in Fig. a—b, f—g und i—k verweisen auf Satelliten. — Die Mikrophotographien a, e, i, k wurden im Hellfeld, b—d und f—h im Phasenkontrast aufgenommen. — Der Meßstrich entspricht in allen Figuren einheitlich einer Länge von 3 μm

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at



©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

A. versicolor s. l. schließlich ist eine ausgesprochene Gebirgspflanze, die von den Pyrenäen über die Alpen und Karpaten bis in den Kaukasus vorkommt, wo sie vornehmlich auf (sub)alpinen Matten wächst.

Systematik und Taxonomie aller hier behandelten Sippen sind noch unbefriedigend. Dies gilt in besonderen Maße für bestimmte Sippen des Verwandtschaftskreises von *A. versicolor*. Während *A. v.* subsp. *versicolor,* von welcher sich subsp. *pretutiana* nur geringfügig unterscheidet, relativ gut bekannt ist, dürften in den asiatischen Gebirgen noch einige weitere Sippen existieren, von denen wir erst recht mangelhaft unterrichtet sind (s. dazu Abschnitt 3.4).

(2) Die Chromosomenzahlen der genannten Sippen lassen sich im allgemeinen auf die Grundzahl x = 7, welche für die meisten Aveneen charakteristisch ist, zurückführen (Fedorov 1969). Mit Ausnahme von *A. versicolor* subsp. *caucasica,* für die erstmals die hexaploide Zahl von 2n = 42 nachgewiesen werden konnte, sind die übrigen behandelten Arten bzw. Unterarten diploid (2n = 14).

Bestimmte Pflanzen von *A. marginata* und von *A. bromoides* subsp. *bromoides* weichen davon insoferne ab, als sie zusätzlich zum diploiden Satz noch 1—2 große, akzessorische Chromosomen und/oder wenigstens 1 deutlich kleineres B-Chromosom enthalten können (cf. Gervais 1973). Einige Pflanzen von *A. bromoides* subsp. *bromoides* besitzen sogar eine aneuploide (?) Zahl von 2n = 16. Entsprechendes haben schon früher Gardé & Malheiros-Gardé 1953 auch bei *A. marginata* gefunden. Herkunft und Natur dieser „überzähligen" Chromosomen (B-Chromosomen nach Gervais 1973) sollen noch durch Kreuzungsversuche und Meiose-Analysen geklärt werden.

In den Genomen der genannten Arten dominieren meta- und submetacentrische Chromosomen (s. Abb. 1—5, 8—9). Die Gesamtlängen der Chromosomensätze (Σ) sowie die ermittelten statistischen Parameter zeigen in den euploiden Sippen relativ geringe Schwankungen (vgl. Tabellen 1—4).

Die gelegentliche Anwesenheit von B-Chromosomen dürfte sogar mit der heteromorphen Ausgestaltung bestimmter homologer Nicht-SAT-Paare in Zusammenhang stehen (*A. marginata*) bzw. die Ausbildung oder Unterdrückung von Filamenten an gewissen SAT-Chromosomen bewirken *(A. bromoides* subsp. *bromoides).*

Sätze, die akzessorische Chromosen enthalten, weichen dementsprechend in den Gesamtlängen und in den Indizes ± von den Genomen Euploider ab. Die Gesamtlängen sind erhöht: Bei *A. marginata* (O-Typ): Σ = ± 112 µm gegenüber ± 83—± 97 µm und bei *A. bromoides* subsp. *bromoides* (Q-Typ): Σ = ± 104 µm gegenüber ± 87—± 100 µm (vgl. Abb. 9). Die Größengradient-Indizes werden in diesen

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

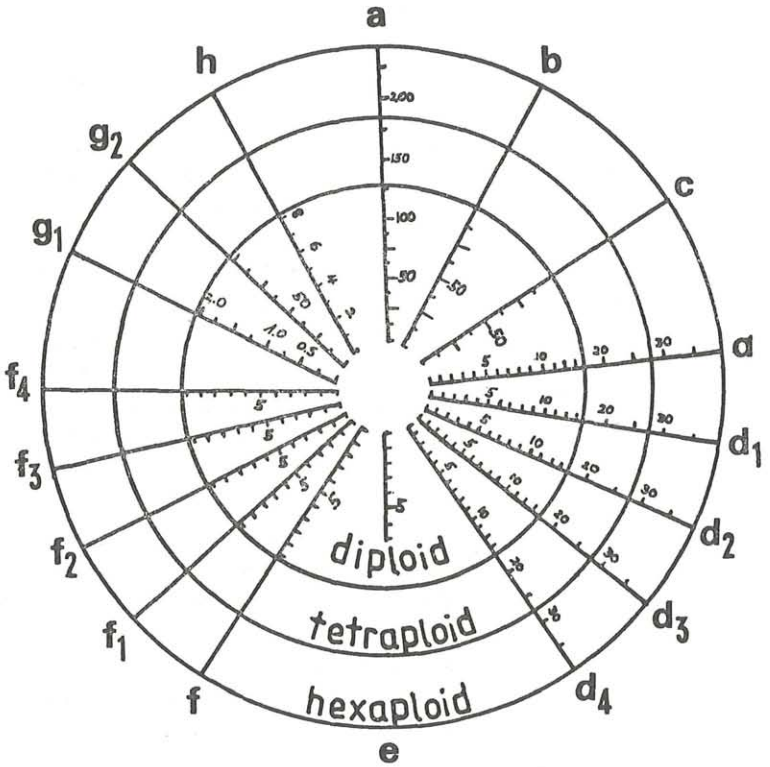


Abb. 7. Erläuterungen zu den Karyopolygonen von Abb. 8—9: Skalen in der Figur; Erklärung der Abkürzungen:

a = mittlere Länge des diploiden Chromosomensatzes, in μm
b = Symmetrie-Index — Si (%)
c = Größengradient-Index — Gi (%)
d = Anzahl der Nicht-SAT-Chromosomen pro Satz

- d_1 = Anzahl metacentrischer (m) Chromosomen je Satz
- d_2 = Anzahl submetacentrischer (sm) Chromosomen je Satz
- d_3 = Anzahl subtelocentrischer (st) Chromosomen je Satz
- d_4 = Anzahl telocentrischer (t) Chromosomen je Satz

e = Anzahl der B-Chromosomen pro Satz
f = Anzahl der SAT-Chromosomen pro Satz

- f_1 = Anzahl der m SAT-Chromosomen je Satz
- f_2 = Anzahl der sm SAT-Chromosmen je Satz
- f_3 = Anzahl der st SAT-Chromosomen je Satz
- f_4 = Anzal der t SAT-Chromosomen je Satz

g_1 = mittlere Größe der Satelliten, in μm
g_2 = Satelliten-Index — SATi
h = Variationsbreite der Chromosomenlängen, in μm

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

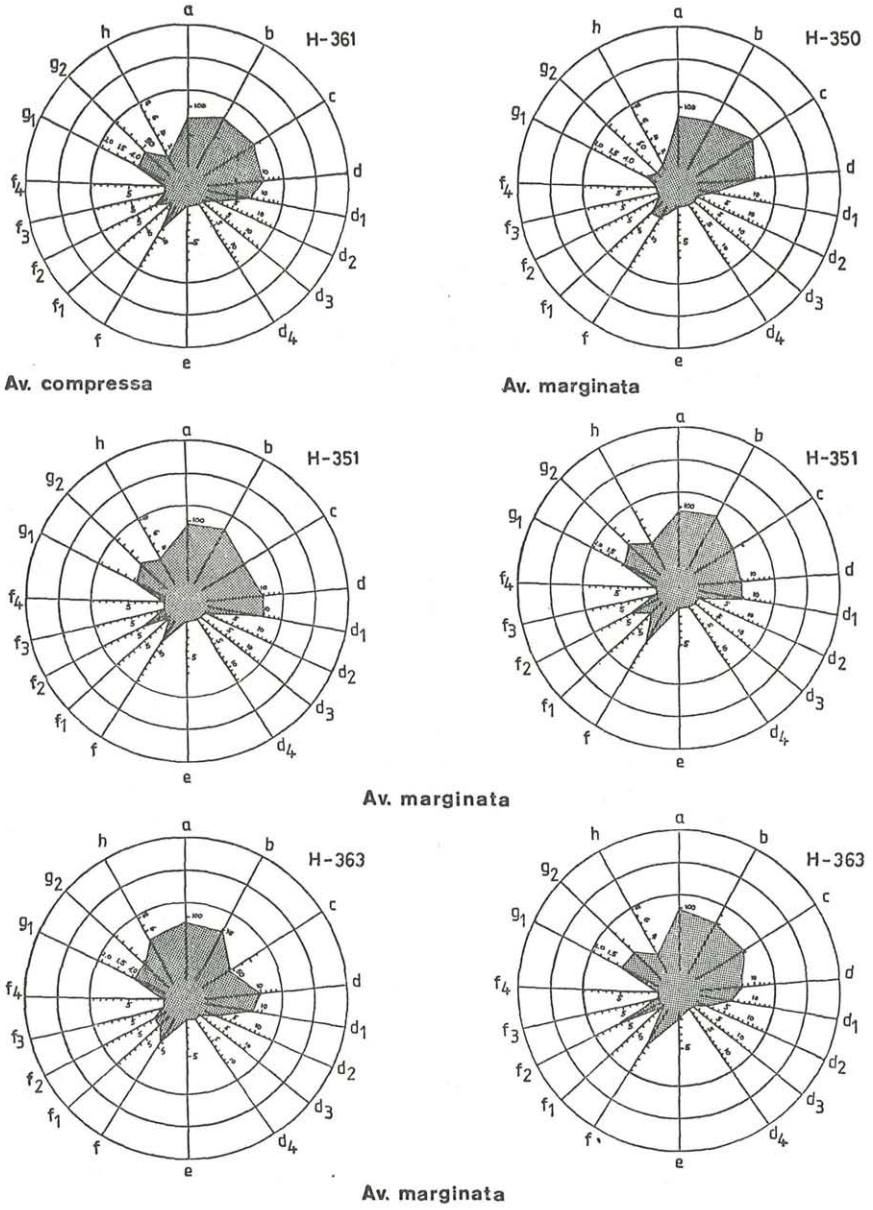


Abb. 8. Karyopolygone zu den in Abb. 1 und 3 dargestellten Karyogrammen. — *Avenula compressa:* H-361 — AA; — *A. marginata:* H-350 — MM; H-351: rechts $N_1 N_1$, links $N_2 N_2$; H-363 — rechts $0_1 0_1$, links $0_2 0_2$. — Weitere Erläuterungen s. Abschnitt 3.1. und 3.3.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Pflanzen dementsprechend verringert (*A. marginata*: Gi = ± 90 → ± 76 → ± 43 bzw. 32; *A. bromoides* subsp. *bromoides:* Gi = ± 59 → + 57/55 → ± 44).

Aufgrund einer gewissen Varianz der Chromosomenlängen (Tabellen 1, 4) unterliegen Σ und Gi auch innerhalb der Euploiden gewissen Schwankungen (Gi = ± 62—± 90: *A. marginata;* Gi = ± 72—± 85; *A. versicolor* subsp. *versicolor*; Gi = ± 65: subsp. *caucasica*). Die Varianz von Σ ist dann im allgemeinen geringer als in aneuploiden Pflanzen (Tabellen 1, 4). Die Chromosomen von *A. versicolor* subsp. *caucasica* sind gegenüber denen von subsp. *versicolor* um durchschnittlich 20% kürzer; der Chromosomensatz von subsp. *caucasica* erreicht mit Σ = 217 µm bzw. mit ca. 240% mehr als die doppelte Länge des Satzes von subsp. *versicolor* (= 100%).

Der hohe Anteil von m- und sm-Chromosomen bewirkt in den Genomen aller untersuchten Arten hohe Symmetrie-Indizes (Si = ± 74—± 78), welche lediglich in je einer Sippe von *A. marginata* und von *A. versicolor* subsp. *versicolor* über 80 liegen: Si = 82,9 (N_1N_1) bzw. 81,2 (V″V″).

(3) Für die hexaploide *A. versicolor* subsp. *caucasica* konnte eine allopolyploide Entstehung aus (auto)tetraploiden Sippen alpiner Prägung und einer noch unbekannten, karyologisch wohl abweichenden Diploiden wahrscheinlich gemacht werden. In der Karyographie dieser Sippe (Abb. 5) lassen sich im Verlauf der Centromerkurve (punktiert) vier Abschnitte mit einem einander entsprechenden Kurvenverlauf feststellen (Pfeile und Balken). Diese Beobachtung deckt sich mit dem Befund, der aus einer diagrammatischen Darstellung der Chromosomen von subsp. *caucasica* und subsp. *versicolor* abgeleitet werden kann: In Abb. 10 liegen die nach relativen Längen (Lr) und Arm-Index (r) aufgetragenen, jeweils 14 Chromosomen zweier alpiner Sippen von subsp. *versicolor* (H-358 und H-375) sowie 28 Chromosomen der subsp. *caucasica,* die weitgehend dem Genom V von subsp. *versicolor* entsprechen, praktisch deckungsgleich im mittleren, ungerasterten Feld. Die restlichen 14 Chromosomen von subsp. *caucasica* sind entweder signifikant länger (die 4 streng metacentrischen Chromosomen des rechten Feldes — Gitterraster) oder signifikant kürzer und stärker asymmetrisch als die Chromosomen der alpinen Sippen (die 10 Chromosomen des linken Feldes — Gitterraster). Wie suggestiv die Zahlenrelation 28 : 14 auch auf den ersten Blick wirken mag, so lassen sich daraus im Augenblick noch keine endgültigen Rückschlüsse auf die Genomkonstitution des einen, diploiden Elternteiles von subsp. *caucasica* ziehen, zumal damit gerechnet werden muß, daß die Chromosomen von subsp. *caucasica* selbst Mutationen erlitten haben können. Dafür könnte u. U. die ungleiche Verteilung der SAT-Chromosomen sowie die Di-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

stanzen zwischen den einander entsprechenden Abschnitten auf der Centromerkurve der Karyographie (Abb. 5) sprechen.

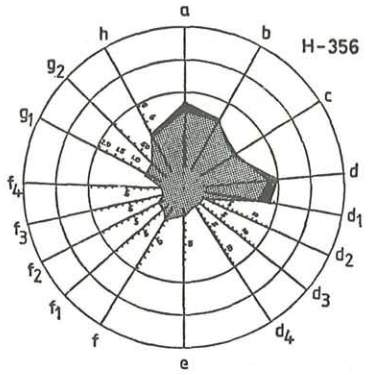
Die eben dargelegten Befunde koinzidieren mit den Vorstellungen von RAJHATHY & THOMAS 1974 zur Genese der hexaploiden *Avena*-Spezies (*A. sativa, A. fatua, A. sterilis* und *A. byzantina*): Das für alle hexaploiden *Avena*-Arten charakteristische Genom AACCDD wird demnach auf eine Kombination eines allotetraploiden Genoms der Konstitution AACC (z. B. gewisse Sippen von *A. magna*) mit dem in rezenten Diploiden noch nicht entdeckten, aber wohl stärker abgeleiteten, (D)-Genom zurückgeführt (vgl. Abb. 11).

Wie bereits erwähnt, ist für das eine Elter-Genom von *A. versicolor* subsp. *caucasica* ein autotetraploider Zustand — etwa VVVV — oder VVV'V', nach „infraspezifischer Hybridisierung" zweier, hinsichtlich ihrer genetischen Konstitution recht ähnlicher Sippen, nicht auszuschließen. Entsprechendes haben HOLDEN 1966, LADIZINSKY & ZOHARY 1968 u. a. innerhalb der tetraploiden *Avena*-Arten oder TEPPNER 1970 für die Genese von autotetraploidem *Anthoxanthum alpinum* festgestellt.

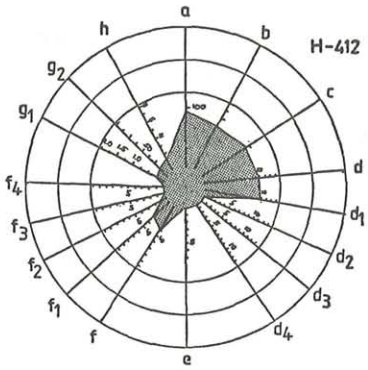
Einen Eindruck von der möglichen Genom-Konstitution des einen, unbekannten, diploiden Elters von subsp. *caucasica* vermittelt das in Abb. 4 wiedergegebene, hypothetische Idiogramm (WW). Die „Rekonstruktion" stützt sich auf bereits oben erwähnte Aussagen des Scatterdiagramms in Abb. 10. Demnach ist — natürlich mit allen Vorbehalten — zu erwarten, daß das Genom (W) stärker asymmetrisch ist als die bekannten Genome vom Typ V und daß es etwa die Zusammensetzung 4 m, 8 (6) sm-SAT, 2 (4) (s)m besitzen könnte.

Daß diese Vorstellung nicht vollständig von der Hand zu weisen ist, belegt ein Vergleich der Karyotypen V'V' und V''V'' (subsp. *versicolor*) von Pflanzen aus Tirol/Vorarlberg (H-412) bzw. aus Ostkärnten (H-380), für welche in der Tabelle 1 bereits eine ausgeprägte Varianz der Chromosomen-Längen sowie stärkere Asymmetrie der Karyotypen ausgewiesen werden. In Abb. 10 sind daher von den Karyotypen V'V' und V''V'' nur jene Flächen durch Punktraster hervorgehoben worden, die über das Mittelfeld hinausgehen. Dieses ist — mit Ausnahme des Anteils von subsp. *caucasica* (Gitterraster!) — nicht ausgefüllt worden; es repräsentiert die ± symmetrischen Karyotypen VV der beiden zentral bzw. süd-ostalpinen Sippen von subsp. *versicolor*, H-358 bzw. H-375. Der Graphik ist unschwer zu entnehmen, daß es wohl keiner allzu tiefgreifenden Genom-Umbauten bedarf, um einen der V-Karyotypen in die Genom-Konstitution (WW) überzuführen. Es ist also nicht ausgeschlossen, daß von den Alpen weiter nach Osten noch Sippen gefunden werden, deren Karyotypen dem hypothetischen (W)-Genom nahe kommen oder ihm gar ± gut entsprechen.

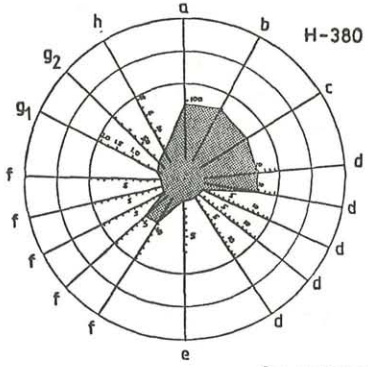
©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

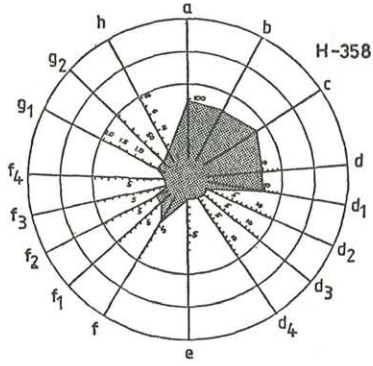


Av. bromoides subsp. bromoides

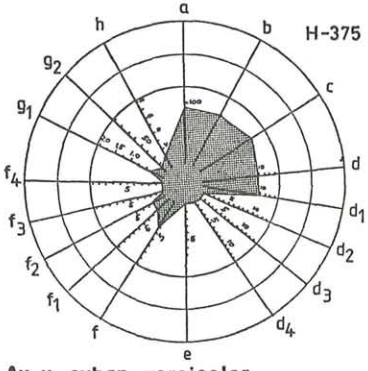


Av. versicolor subsp. versicolor

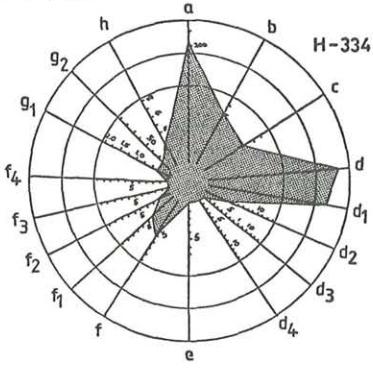




Av. versicolor subsp. versicolor



Av. v. subsp. versicolor



Av. v. subsp. caucasica

Abb. 9. Karyopolygone zu den in Abb. 1 und 4 dargestellten Karyogrammen. — *Avenula bromoides* subsp. *bromoides:* H-356: Kombination der Karyotypen PP (Raster) und Q-Typ (schwarz); — *A. versicolor* subsp. *versicolor:* H-412 (Tirol/Vorarlberg) — V′V′; H-380 (Ost-Kärnten) — V″V″; H-358/H-375 (Steiermark/Slowenien) — VV; — *A. v.* subsp. *caucasica:* H-334 — VVVVWW bzw. VVV′V′WW. — Weitere Erklärungen s. Abschnitte 3.2., 3.4. und 4.

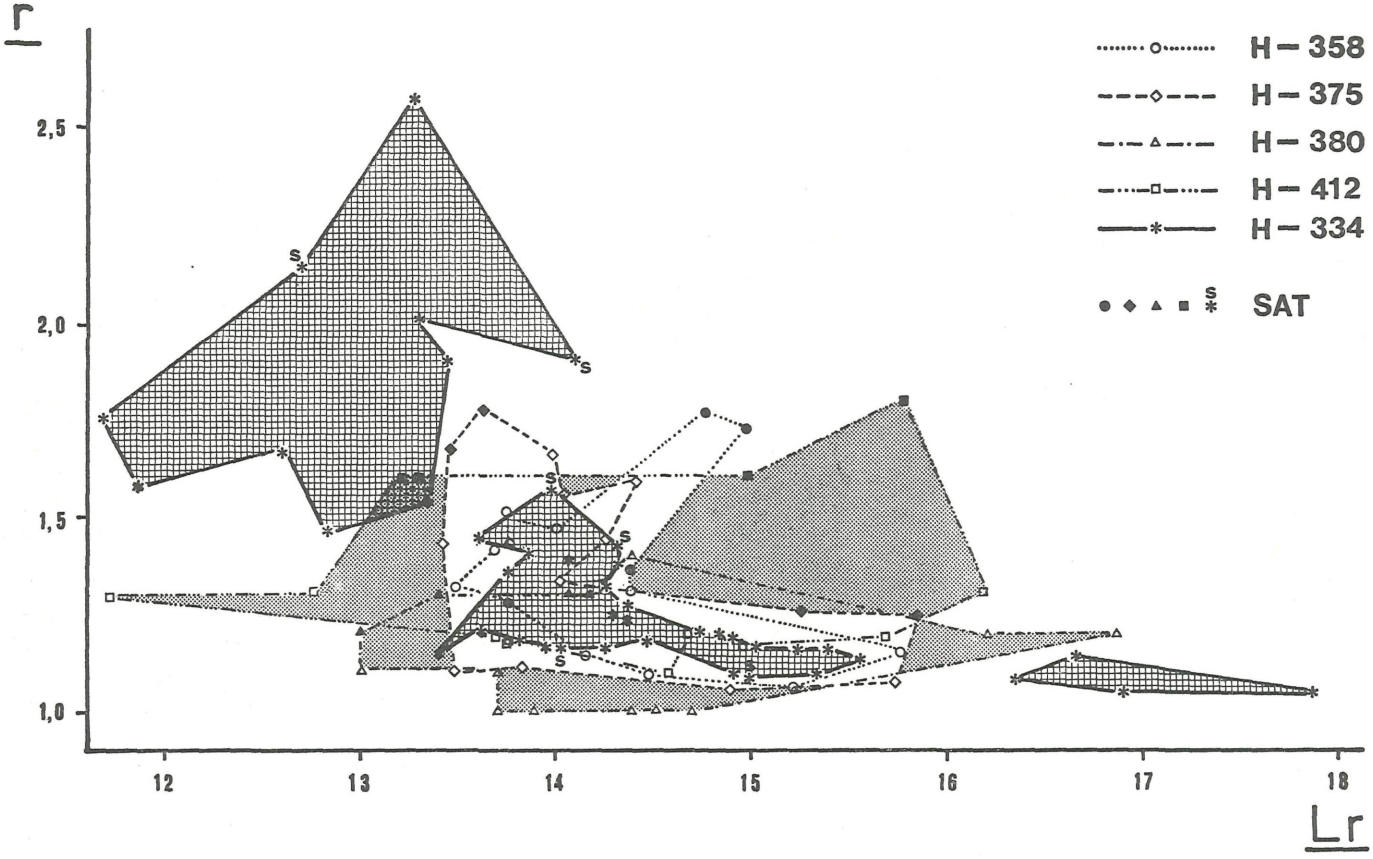


Abb. 10. *Avenula versicolor* s. l. — Scatterdiagramm: Vergleich der Verteilung der Chromosomen nach Schenkel- bzw. Arm-Index (r) und relativer Länge (Lr). Subsp. versicolor: H-358, füllt geblieben sind, hinausreichen. — SAT = SAT-Chromosomen-Felder von subsp. *caucasica* sind zusätzlich durch einH-375, H-380, H-412; subsp. *caucasica:* H-334. — Die Chromo- H-380 und H-412 eingenommenen Flächen sind nur insoweit en Gitterraster hervorgehoben worden; die von den Sippen die Felder der Sippen H-358 und H-375, welche unausgedurch einen Punktraster gekennzeichnet worden, als sie über som(en). — Nähere Erläuterungen s. Abschnitte 3.4. und 4.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

(4) Die Karyogramme der studierten Hafer weichen in einigen Merkmalen ± deutlich voneinander ab. Sie können hinsichtlich ihrer Konfiguration mehreren „Grundtypen" zugeordnet werden: P, M und A. Diese Reihe ist durch zahlenmäßige Reduktion der m- zugunsten der sm-Chromosomen charakterisiert, mit welcher möglicherweise eine Zunahme der Satellitenzahl einhergegangen sein könnte (Abb. 11).

Die Karyotypen „NN" und „OO" werden als Varianten von MM bzw. „QQ" als Modifikationen von PP aufgefaßt. Der Karyotyp VV steht gewissermaßen zwischen PP und MM; nach unserer gegenwärtigen Kenntnis dürfte er rezent eine eigene Entwicklungslinie vertreten. Dieser Typ läßt Beziehungen nicht nur zu südwest-asiatischen sondern auch zu ± isolierten Gruppen der Balkanhalbinsel vermuten bzw. erkennen.

Ohne auf weitere Details einzugehen, die das Thema einer gesonderten Studie sein werden, kann bereits hier vermerkt werden, daß innerhalb der Gattung *Helictotrichon* die nämlichen Karyotypen und ihre Varianten existieren; die phylogenetische Entwicklung dieser Gattung kann nicht losgelöst von jener der Gattung *Avenula* — und umgekehrt — verstanden werden. Um auch zur Gattung *Danthoniastrum* Stellung nehmen zu können, bedarf es noch weiterer Vorarbeiten.

Unter der Annahme, daß sich der Karyotyp PP, mit einer sehr hohen Zahl von m-Chromosomen, einen weitgehend ursprünglichen Zustand bewahrt hat, erscheinen die Karyotypen MM und AA bereits verändert und möglicherweise abgeleitet. Der Karyotyp AA zeigt eine sehr gute Übereinstimmung mit dem Genom A der annuellen Hafer-Gattung *Avena* (Rajhathy & Thomas 1974; Abb. 11).

Soweit es im Moment abzusehen ist, hat wohl innerhalb der Wildhafer bereits auf dem Diploid-Niveau eine nachweisbare, karyologische Differenzierung und Spezialisierung stattgefunden. Diese wurde innerhalb der einjährigen Hafer fortgesetzt, als deren Ergebnis die wiederum in mehreren Karyotyp-Varianten aufgespaltenen „Grundgenome" A und C anzusehen sind. Aus den Kombinationen dieser Genom-Varianten sind nach Rajhathy & Thomas 1974 schließlich die tetra- und hexaploiden *Avena*-Arten hervorgegangen. Aufgrund von vergleichenden Karyotypanalysen fordern Rajhathy & Thomas, daß neben dem (D)-Genom noch ein weiteres Genom, nämlich (B), von ebenfalls unbekannten Diploiden für die Genese einer anderen Gruppe von Tetraploiden (AABB: z. B. *Avena barbata, A. abyssinica*) beigesteuert worden ist (vgl. Abb. 11).

Wie aus den bis jetzt vorliegenden Ergebnissen ersichtlich wird, dürften im Anschluß an die karyologische Differenzierung der Hafer auf dem Diploid-Niveau vor allem Hybridisierungs-Vorgänge einge-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

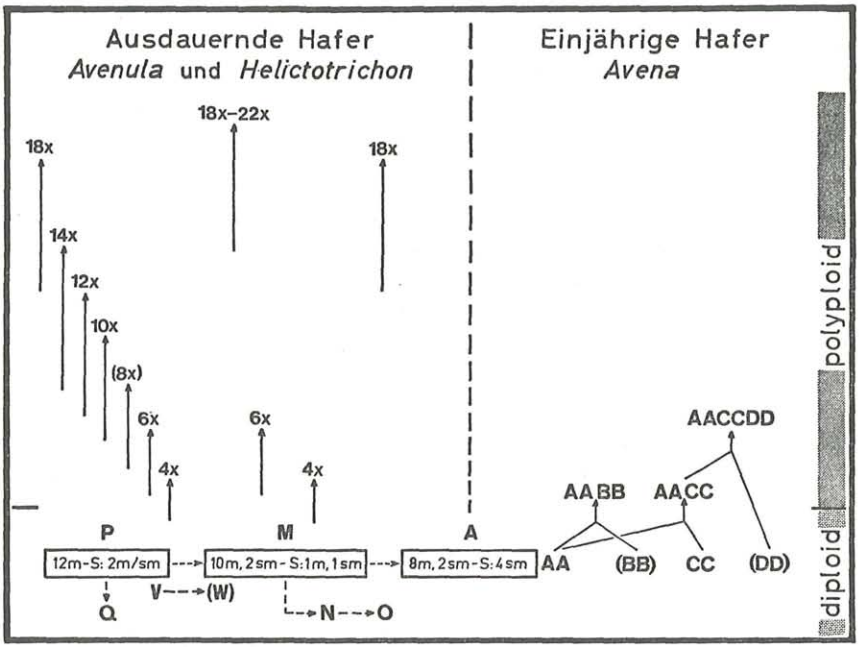


Abb. 11. Karyotyp-Differenzierung, Genom-Konstitutionen und Evolution der perennierenden und annuellen Wildhafer-Gattungen *Avenula, Helictotrichon* und *Avena* (die Gattung *Danthoniastrum* ist nicht berücksichtigt). Genome, die aus polyploiden Sippen erschlossen wurden, für die aber noch keine diploiden Träger gefunden worden sind, wurden in der Figur, wie auch im Text, in Klammern gesetzt. (Original, z. T. nach Angaben von Rajhathy & Thomas 1974)

setzt haben, von denen auch die wohl jüngeren Annuellen erfaßt worden sind. Wiederholte Veränderungen der Umweltbedingungen in jüngerer geologischer Zeit haben nicht nur eine gewisse Isolation zwischen den Sippen größerer Gebiete gefördert, sondern auch die Sippenbildung innerhalb bestimmter Räume (wie etwa Westmediterraneis, Balkanhalbinsel und im Ägäisraum) entscheidend beeinflußt. Auf diese Weise konnten an mehreren Stellen parallel Polyploid-Komplexe aufgebaut werden, von denen einzig die ausdauernden Hafer in größeren Gebirgen (z. B. *Avenula planiculmis-adsurgens*-Gruppe) oder in mehr maritim geprägten Gebieten (z. B. *Avenula pratensis*-Gruppe) auch ein hochpolyploides Niveau (18x—20/22x) erreicht haben (cf. Sauer & Chmelitschek 1976 sowie noch unveröff. Befunde).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Literatur

ALBOW N. 1895. Prodromus Florae Colchicae. — Tiflis, Genf.

ARCANGELI G. 1882. Compendio della Flora Italiana. ... — Torino.

ASCHERSON P. & GRAEBNER P. 1899. Synopsis der Mitteleuropäischen Flora, 2 (1/Lief. 3). — Leipzig.

BAUM B. R. 1977. Oats: wild and cultivated. A monograph of the genus *Avena* L. (*Poaceae*). — Ottawa.

BAUMBERGER H. 1970. Chromosomenzahlbestimmungen und Karyotypanalysen bei den Gattungen *Anemone, Hepatica* und *Pulsatilla*. — Ber. schweiz. bot. Ges. 80: 17—95.

FEDOROV An. A. (Ed.). 1969. Chromosome numbers of flowering plants. — Akademia Nauk. — Leningrad (Reprint: KOELTZ, Koenigstein/T., 1974).

FERNANDES A. & QUEIRÓS M. 1969. Contribution à la connaissance cytotaxonomique des *Spermatophyta* du Portugal. I. *Gramineae*. — Bol. Soc. Brot. 43 (2a sér.): 20—140.

GARDÉ A. & MALHEIROS-GARDÉ N. 1953. Contribuição para o estudo cariologico de algumas espécies de Angiospérmicas I. — Genét. ibér. 5 (3—4): 115—124.

GERVAIS C. 1966. Nombres chromosomiques chez quelques Graminées alpines. — Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 89: 87—100.

— 1973. Contribution à l'étude cytologique et taxonomique des avoines vivaces. — Denkschr. schweiz. naturf. Ges. 88: 1—166.

GROSSHEIM A. A. 1949. Opredelitel rasteni Kavkaza. — Moskva. [russ.].

HAUSCHTECK-JUNGEN E. & MEILI R. 1967. Vergleich der Chromosomensätze von Steinwild (*Capra ibex*) und Hausziege (*Capra hircus*). — Chromosoma (Berl.) 21: 198—210.

HEGI G. 1936. Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 1, 2. Aufl. — München.

HENRARD J. Th. 1940. Notes on the nomeclature of some Grasses. — Blumea 3 (3): 411—480.

HOLDEN J. H. W. 1966. Species relationships in *Avenae*. — Chromosoma (Berl.) 20: 75—124.

HOLUB J. 1959. Taxa et combinationes novae generis *Helictotrichon* BESS. apud SCHULTES. — Preslia 31: 50—51.

— 1961. Taxonomische Studien über die tschechoslowakischen Arten der Gattung *Avenochloa* HOLUB. — Acta Mus. ational. Pragae 17 B (5): 189—244.

— 1976. A newly adopted restriction of illigitimity in generic names and its consequence for *Avenochloa* HOLUB 1962. — Folia geobot. phytotax. (Praha) 11: 281—300.

— 1980. *Helictotrichon* BESSER, *Avenula* (DUMORT.) DUMORT., *Danthonistrum* (J. HOLUB) J. HOLUB. — In: TUTIN T. G. & al. (Eds.), Flora Europaea 5: 208—216. — Cambridge University Press.

— & JIRÁSEK V. 1968. Beitrag zur arealonomischen Terminologie. — Folia geobot. phytotax. (Praha) 3: 275—339.

LADIZINSKY G. & ZOHARY D. 1968. Genetic relationships between diploids and tetraploids in series *Eubarbatae of Avena*. — Canad. J. Genet. Cytol. 10: 68—81.

LANGE D. 1983. Untersuchungen zur Sippenbildung innerhalb der Gattung

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Avenula (DUMORTIER) DUMORTIER auf der Balkanhalbinsel sowie in den angrenzenden Gebieten. — Unveröff. Diplomarbeit der Universität Tübingen.

LEVAN A., FREDGA K. & SANDBERG A. A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. — Hereditas 51 (2—3): 201—220.

LITARDIÈRE R. de 1950. Nombres chromosomiques de diverses Graminées. — Bol. Soc. Brot. 24: 79—87.

LOHAUSS K. 1905. Der anatomische Bau der Laubblätter der Festucaceen und dessen Bedeutung für die Systematik. — Bibl. bot. 63: 1—113.

LORENZO-ANDREU A. & GARCIA-SANZ M. P. 1950. Chromosomas somaticos de plantas espontáneas en la estepa de Aragon. II. — Anal. Estac. experim. Aula Dei 2: 12—20.

RAJHATHY T. & THOMAS H. 1974. Cytogenetics of Oats (*Avena* L.). Miscell. Publ. Genet. Soc. Canada. 2: 1—89. — Ottawa, Ontario.

RENZONI G. C. 1968. Studio cariologico di *Helictotrichon versicolor* (VILLAR) PILGER ssp. *praetutianum* (ARC.) nov. comb. — Giorn. bot. ital. 102: 415—425.

ROCHA AFONSO M. L. 1980. *Avena* L. — In: TUTIN T. G. & al. (Eds.), Flora Europaea 5: 206—208. — Cambridge University Press.

ROSHEVITZ R. 1932. *Gramineae* novae, III. — Bull. Jard. bot. Acad. Sc. URSS. 30: 771 ff.

— 1934. *Aveneae*. — In: KOMAROV V. L. (Ed.). Flora SSSR, 2. — Leningrad. [russ.].

SAINT-YVES A. 1931. Contribution à l'étude des *Avena* sect. *Avenastrum* (Eurasie et région mediterranéenne). — Candollea 4: 353—504.

SAUER W. & CHMELITSCHEK H. 1976. Beiträge zur Kenntnis ausdauernder Wildhafer: Die Gattung *Avenula* (DUMORT.) DUMORT. in den Ostalpen. — Mitt. bot. Staatss. München. 12: 513—608.

— & LEEP H. J. 1979. Karyologische Untersuchungen an anatolischen und südost-europäischen Zwergiris-Sippen: *Iris attica, I. mellita* und *I. reichenbachii* (*Iridaceae*). — Pl. Syst. Evol. 131: 81—106.

SCHOLZ H. 1982. Eine neue *Danthoniastrum*-Art (*Gramineae*) aus Albanien. — Willdenowia 12: 47—49.

SKALIŃSKA M. 1956. Chromosome number and accessories in *Avena versicolor* VILL. — Acta Soc. Bot. Polon. 25 (4): 713—718.

SWANSON C. P. 1960. Cytologie und Cytogenetik. — Stuttgart.

TEPPNER H. 1970. Karyotypen europäischer, perennierender Sippen der Gramineen-Gattung *Anthoxanthum*. — Österr. bot. Z. 118: 280—292.

TISCHLER G. 1937. Pflanzliche Chromosomen-Zahlen, Nachtrag Nr. 2, Teil II. — Tabulae Biol. Period. 12: 57—115.

TOMBAL P. 1968. Orophytes alpines et subalpines. — Informations annuelles de caryosystématique et cytogénétique 2: 9—12. — Strasbourg et Lille.

TZVELEV N. 1971. Notae de Gramineis Florae URSS, 6. — Novosti sistemat. Vyssich. Rast. Leningrad 8: 57—82.

WISCHNIK B. 1978. Morphologische, anatomische und karyologische Untersuchungen an einigen Wildhafer-Formenkreisen aus den Gattungen *Avenula* (DUMORT.) DUMORT. und *Helictotrichon* BESSER. — Unveröff. Zulassungsarbeit der Universität München.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: 24_2

Autor(en)/Author(s): Sauer Wilhelm, Heubl Günther R.

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis ausdauernder Karyotypenanalysen an west- und osteuropäischen sowie an alpinen Wildhaferarten der Gattung Avenula (DUMORT.) DUMORT (Poaceae). 193-223