

4 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 Bromeeae 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 (Catalan 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, Bromeeae, 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: Fig. 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 *Zingieria* 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 Danthoneieae 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 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 subteleromischen 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. parlatorei*, *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 Histon-Deacetylierung 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 transkriptionssaktiv, während die Mehrheit der potentiell aktiven Gene ruht (Fulneček 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 (Batts-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* (Schraeder 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. 67), bei *Arrhenatherum elatius* in allen Satellitenchromosomen (Abb. 59). In vergleichbarer Form kommt dies auch bei *Secale cereale* (Appels et al. 1980, Zoller et al. 2001), *Silene chalcedonica* (Široký 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*, *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. 59) liegen die Loci der 5S rDNA mit der 45S rDNA in allen Satellitenchromosomen kolokalisiert, was sich bei *Sesleria albicans* (Abb. 67) 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 überdauern muss und in vielen Polyploiden unverändert erhalten geblieben ist. Gleichzeitig zeigt der Vergleich mit Vertretern anderer Gattungen aus der selben Unterfamilie (Poideae) 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, zentromernahe 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 zentromernahe Lokalisationen sind möglich. Die 5S rDNA befindet sich jedoch niemals weiter vom Zentromer entfernt als die 45S rDNA im gegenüberliegenden Chromosomenarm (Abb. 79).

Als Ursache dieser – bislang unbekannt – 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 räumlich benachbart zu sein als andere, was auch zur Erklärung von Regelmäßigkeiten in der Verteilung von Heterochromatinbändern herangezogen wird (vgl. Kap. 4.2.6), insbeson-

dere 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. 32) und Paare XXI und XLVI von *H. pratense* subsp. *amethysteum* (Rö 3990; Abb. 48), 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 „Äquiloze“ zwischen den NORs (45S rDNA-Loci) in Satellitenchromosomen und 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* (Irfune 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 den selben subtelomerischen 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 subtelomerischen 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 subtelomerischen 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. 63, 70). Dass die teilweisen Kollokationen 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 „body-guard-Hypothese“ besitzt (Hsu 1975). Beispiele dafür, dass 5S rDNA als Ausgangspunkt für die Entwicklung von Satelliten-DNAs diene, beschränken sich dementsprechend 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 Gesamtsatellitenlänge 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 auf die Gattungen *Helictotrichon* unterscheiden sich hinsichtlich des Vorkommens dieser Satelliten-DNAs (Greibenstein 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 Kollokationen 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 (Greibenstein 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. (Panicoidae) 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 seiner 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 (Rabl-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 zu meist 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. 2, 4, 5, 6), z.T. sogar an gesamten Chromosomensätzen. Beispielsweise zeichnen sich die Chromosomen von *H. deser-*

torum oder *H. bromoides* (Abb. 1, 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-positiv 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-positiv 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/DDBJ M82710-M82716) kommen mit ca. 21% und in fünf Segmenten der 26S rRNA (GenBank/EMBO/DDBJ 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-positiv 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*)

cum, *H. cintranum*, *H. versicolor*, *Pseudarrhenatherum longifolium*, *Elymus farctus*) oder interkalar bzw. zentromernah (*H. jahandiezii*). Bei *E. farctus* sind die subtelomerischen 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 $H_i(D) = 0-17,5\%$ 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. *sedense* (subg. *Helictotrichon*), *H. gervaisii* subsp. *gervaisii*, *H. pruinatum* und *H. compressum* var. (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* (Arundinoideae: Danthoneieae), *Stipa gigantea* und *Danthoniastrum 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 Chromosomenevolution 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 & Lapin-puro 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 Heterochromatinsgehalten lassen sich in mehreren Fällen ungleiches Crossing-over (z.B. Chromosomenpaar VII bei *H. compressum*; Abb. 25) 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-positive 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. 29, 30). 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. 30) 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. 30). 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. 30). 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 erfolgt nicht nur die Transkription der ribosomalen RNA-Gene, 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*, *Pseudarrhenatherum longifolium*, *Koeleria cristata*, *Festuca rubra*, *Cynosurus echinatus*, *Danthonia alpi-*

na 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 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. 4, 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 Marker-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. 23) mit 5S rDNA in den Chromosomenarmen ohne Satellit; Chromosomen 2 und 3 von *H. albinerve* (Rö 3459, **MSCalb**; Abb. 22) 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. 24) 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. 25) mit sehr ausgedehnten Satelliten, in denen breite DAPI- und COM2-Bänder liegen sowie 5 und

14 von *H. versicolor* (**MSCver**; Abb. 35) 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. 30) sowie in ausgeprägtester 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. 34, 36). 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. 54), 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. 59), 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. 64), 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. 61), die Satellitenchromosomen von *Ammophila arenaria* mit ausgesprochen ausgedehnten Satelliten (Abb. 60), Chromosomen 19 und 49 von *Sesleria albicans* mit 5S rDNA-Bändern im Bereich der NORs (Abb. 67) und die kleinen Chromosomen von *Arundo plinii* mit der Lage der NOR nahe am Zentromer (Abb. 71).

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. 2), 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. 2) 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 Marker-

chromosomen 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. 3) 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. 4) 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. 1) 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. 23), die weder COM2- noch DAPI-Bänder aufweisen, die metazentrischen Chromosomen 10 und 11 von *H. albinerve* (Rö 3459, **MCalb**; Abb. 22), 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. 24), die jedoch keinerlei Bänder besitzen. Im strukturell stark abweichenden Satz des diploiden *H. compressum* (Abb. 25) 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. pratense*, *H. praeustum*) besitzen deutlich submetazentrische Chromosomen, die zudem jeweils durch ein breites DAPI-positives Band im subtelomerischen Bereich

des langen Arms charakterisiert sind (**MCpoly**, Abb. 28-30, 32, 33, 40-45, 51, 52). 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. 54). 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. 68) subtelomerische 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. 59) die jeweils im kurzen Arm ein 5S rDNA-Band und im subtelomerischen 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. 61). Neben den subtelozentrischen 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. 67) 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 oktaploiden Art ursprünglich acht gleichgestaltete Chromosomen mit 5S rDNA-Doppelbändern vorlagen.

4.3.3 B-Chromosomen

Bei einer Reihe von Taxa (*Helictotrichon sedenense* subsp. *sedenense*, *H. setaceum* subsp. *petzense*, *H. xkrischae*, *H. albinerve*, *H. cincinatum*, *H. pratense* subsp. *amethysteum*, *Pseudarrhenatherum longifolium*) wurden kleinere „überzählige“ 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, Pflanzenhöhe 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-Chromosom 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 zusammenhängen 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. 44; Tafel 7: B2) sowie beim Roggen (Niwa & Tsujimoto 1992, Cuadrado & Jouve 1994, Delgado et al. 1995).

Welchen möglichen Einfluß rDNA-enthaltende 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 Neuf ormation 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 Gesamtchromosomenlänge, 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. 77 und 78). 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 Satelliten-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. 96).

5. Convolutum-Basiskaryotyp: Die drei untersuchten Herkünfte von *H. convolutum* zeigen einige intraspezifische Karyotypunterschiede (Abb. 11-13). Sie sind jedoch durch 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 subtelomerisch 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 zentromerische 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 hier getesteten Satelliten-DNAs sowie von DAPI-positivem Heterochromatin gekennzeichnet.

9. Bromoides-Basiskaryotyp: Der Basiskaryotyp von *H. bromoides* (Abb. 78) 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 subtelomerischen 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. 22, 23) und werden daher im Folgenden als Albinerve-Basiskaryotyp behandelt (Tabelle 4; Abb. 78). Er ist durch metazentrische 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 subtelomerische DAPI-Bänder aufweisen (MSCmar). Die anderen liegen im kurzen Arm zweier submetazentrischer Chromosomen (MCmar). Sechs Nicht-Satellitenchromosomen enthalten subtelomerische 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 subtelomerische DAPI-Bänder, drei davon in beiden Armen. Chromosomenpaare mit 5S rDNA-Bändern zeigen deutliche Polymorphismen bezüglich der DAPI-Bänder (Abb. 78; 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 subtelomerischer 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. 78) wurde aus dem Chromosomensatz von *H. cincinnatum* (Abb. 27) 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. hackellii*, *H. pruinosum*, *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. blaui*- 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. 36). 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 subtelomerische DAPI-Bänder im Arm ohne Satellit (MSCagr). Intraspezifische Karyotypvarianten unterscheiden sich maßgeblich in der Anzahl vorkommender DAPI-Bänder (Abb. 34, 36).

4.5 Polyploidie

Artentstehung 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), 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* (Badaeva 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. 15-17), aber auch bei Vertretern des subg. *Pratavenastrum* (u.a. *H. pruinatum*, *H. armeniacum*, *H. pratense* subsp. *pratense*, subsp. aff. *pratense*, *H. pratense* s.l., *H. adsurgens*, *H. planiculme*, *H. praeustum* und *H. lusitanicum*; Abb. 33, 38, 40-42, 49-53). 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. pruinatum*, *H. adsurgens*, *H. planiculme*, *H. lusitanicum*; Abb. 33, 49, 50, 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. 40-42, 51, 52). 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 entstanden (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. blaii*, 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 identifizierbar 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* 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. 34, 36). Zusätzlich wurden häufig Translokationen zwischen Chromosomen gefunden, z.B. der Bereich der 5S rDNA-Loci zwischen den Chromosomen 33 und 86 von *H. blaii* subsp. *blaii* (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. *sedenense* – bei annähernd gleichen Symmetrieverhältnissen – stärkere Varianzen der Chromosomenlängen.

subg. *Helictotrichon*, *H. sedenense*-Gruppe: Der tetraploide Chromosomensatz dieses in den Zentral- bis Ostpyrenäen endemischen *H. sedenense* subsp. *gervaisii* (Abb. 14) 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. parlatorei*-Gruppe:** Der hexaploide Chromosomensatz des endemisch südwestalpinen Art *H. sempervirens* (Abb. 9) geht ebenfalls auf Autopolyploidie zurück (Abb. 80). Hier wurde der *Parlatorei*-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 subtelomerisches

DAPI-Band im Arm ohne 5S rDNA enthält (MCpar I). Alle weiteren Nicht-Satellitenchromosomen enthalten auch subtelomerische 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. parlatoresi*, insbesondere der südalpinen Herkunft vom M. Baldo (Abb. 96).

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, verweist darauf, dass der Karyotyp von *H. filifolium* subsp. *filifolium* zwei Parlatoresi-Basiskaryotypen enthält (Abb. 81). Verdeutlicht wird dies durch das Vorkommen von zwei Paaren (IX und XI, Abb. 15), die den Markerchromosomen MCpar IV von *H. parlatoresi* 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. 16), die wiederum den Markerchromosomen MCpar IV und MCpar I von *H. parlatoresi* 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 Parlatoresi-Basiskaryotyp und vier entweder Convolutum- oder Setaceum-Basiskaryotypen ableiten (Abb. 81).

Im Chromosomensatz von *H. cantabricum* (Abb. 17) kommen im Gegensatz zu den beiden Unterarten von *H. filifolium* mehrheitlich Parlatoresi-Basiskaryotypen vor. Dies zeigt sich zum einen in einer geringeren Anzahl der DAPI-Bänder pro hypothetisch diploidem Satz, was für den Parlatoresi-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 Parlatoresi-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 Parlatoresi- 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. 77), der in den sonstigen Untergattungen nicht anzutreffen ist.

subg. Pratavenastrum, H. bromoides-Gruppe: Im tetraploiden Chromosomensatz der in den südlichen zentralen Mediterrangebiet verbreiteten Art, *H. cincinnatum* (Abb. 27), 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 dem Marginatum- oder Albinerve-Basiskaryotypen charakteristisch ist (Abb. 78). Da dieser Chromosomensatz keinem der hier untersuchten diploiden Taxa eindeutig entsprach, wurde er als „Basiskaryotyp I“ bezeichnet, der in *H. cincinnatum* offenbar gemeinsam mit dem Basiskaryotyp von *H. bromoides* vorkommt (Abb. 82).

Von den südiberisch-nordmarokkanisch verbreiteten Art, *H. gervaisii*, enthält der Chromosomensatz der tetraploiden subsp. *arundanum* (Abb. 28) ebenso wie *H. cincinnatum* den Bromoides-Basiskaryotyp, was durch das Vorkommen des Marker-Satellitenchromosoms MSCbro, der schmalen subtelomerischen COM2-Bänder und durch das Fehlen von DAPI-Bändern in den Nicht-Satellitenchromosomen deutlich wird. Aufgrund von chromosomenmorphologischen Veränderungen sind drei Paare davon abweichend vom Bromoides-Basiskaryotyp submetazentrisch. Darüber hinaus ist der Satz dieser Herkunft von *H. gervaisii* subsp. *arundanum* (Abb. 82) durch zwei Paare submetazentrischer Nicht-Satellitenchromosomen mit breiten DAPI-Bändern in den langen Armen (MCpoly), durch ein Paar Satellitenchromosomen, sowie vier Paare metazentrischer Nicht-Satellitenchromosomen – von denen zwei 5S rDNA-Bänder enthalten – gekennzeichnet. Dieser – hier als „Basiskaryotyp II“ bezeichnete (siehe Kap. 4.4) – Karyotyp wurde in den untersuchten diploiden Taxa ebenfalls nicht gefunden, kommt aber in zahlreichen anderen polyploiden Taxa des subg. *Pratavenastrum* vor, wobei z.T. Variationen im Bänderungsmuster festzustellen sind.

Obwohl die Satellitenchromosomen des hexaploiden *H. gervaisii* subsp. *arundanum* keine 5S rDNA-Loci proximal zur NOR aufweisen (Abb. 29) 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 subtelomerischen 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. 33) 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. 30) – 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. 34) unterscheidet sich dabei gegenüber der Herkunft aus Kreta (W 20; Abb. 36) 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. 83; siehe Kap. 4.6.3).

H. marginatum-Gruppe: Die Chromosomen des tetraploiden Chromosomensatzes von *H. albinerve* (Abb. 26) 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. 84).

Der hexaploide Chromosomensatz von *H. cintranum* (Abb. 31) 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. 83).

Im hexaploiden Chromosomensatz von *H. hackelii* (Abb. 32) 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 subtelomerischen 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 subtelomerische DAPI-Bänder vor.

H. aetolicum-Gruppe: Das DAPI-Bänderungsmuster des 12x Chromosomensatzes von *H. armeniacum* (Abb. 38), 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. 83). Als konstituierende Chromosomensätze kommt am ehesten der Aetolicum-Basiskaryotyp mit einem entsprechenden Bänderungsmuster, einem submetazentrischen Nicht-Satellitenchromosomenpaar und metazentrischen Satellitenchromosomen in Frage (Abb. 37). Der 12x Chromosomensatz von *H. armeniacum* enthält allerdings nur genau die Hälfte der aufgrund des Aetolicum-

Basiskaryotyps zu erwartenden Anzahl von 24 Satellitenchromosomen. Entweder kam es bei *H. armeniacum* zu einer Reduktion bzw. Suppression von NORs in Form einer intraspezifischen "nucleolar dominance" in Polyploidien (siehe Kap. 4.2.2) – so wie in Abb. 83 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 Allopolyploidien, 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 subtelomerische DAPI-Bänder enthält, die den Markerchromosomen MSCmar des Marginatum-Basiskaryotyps (siehe Kap. 4.3.1) entsprechen. Des weiteren kommen – ebenfalls dem Marginatum-Basiskaryotyp entsprechend – je zwei submetazentrische Nicht-Satellitenchromosomen und drei metazentrische Nicht-Satellitenchromosomen mit subtelomerischen 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. 83).

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 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 subtelomerischen DAPI-Bändern (MCpoly). Des weiteren kommen jeweils ein Paar Satellitenchromosomen mit 5S rDNA in den Armen ohne Satellit und subtelomerischen DAPI-Bändern sowie vier Paare von metazentrischen Nicht-Satellitenchromosomen mit breiten subtelomerischen DAPI-Bändern vor.

Im 14x Chromosomensatz von *H. pratense* subsp. aff. *pratense* (Abb. 42) 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 anteilmäßig 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. 41), 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. 41), da sie im langen Arm die NORs, im kurzen die 5S rDNA und ein breites subtelomerisches 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 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 Rö 10568 (Abb. 43) 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 Rö 3814 (Abb. 44) 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 Rö 3774 (Abb. 45) 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* deutlich ab. Für die beiden 18x- Herkünfte der subsp. *amethysteum* (Rö 4013, Rö 3990; Abb. 46, 48) ist auf Autopolyploidie basierend auf Vervielfachung des Albinerve-Basiskaryotyps zu schließen (Abb. 84), 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. 84). Diese sind jeweils durch ein Paar Satellitenchromosomen mit 5S rDNA in den Armen ohne Satellit und subtelomerischen DAPI-Bändern (MSCmar) sowie dem Vorkommen von drei Paaren von Nicht-Satellitenchromosomen mit breiten subtelomerischen DAPI-Bändern gekennzeichnet.

Die beiden Herkünfte von *H. praeustum* (Rö 10232, W 10; Abb. 51, 52) besitzen zu fast gleichen Anteilen den Albinerve-Basiskaryotyp und den Basiskaryotyp II (Abb. 85). Der 18x Chromosomensatz der Herkunft Rö 10232 enthält 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 auf Allopolyploidie zurück. Der 18x Chromosomensatz von *H. adsurgens* (Abb. 49) 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. 50) 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 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 subteleromischen 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-Basiskaryotypen 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. 54) ist autotetraploid (vgl. auch Baum & Rajhathy 1976). Ableitbare diploide Sätze enthalten unter 14 Chromosomen 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. 59) ist tetraploid. Der Satz setzt sich ebenfalls aus weitgehend identischen Chromosomensätzen zusammen, so dass auf Autopolyploidie zu schließen ist. Re-

konstruierte 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. 64) 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 $2n = 56$ oktoploide Chromosomensatz einer balkanischen Herkunft der nordhemisphärisch-temperat verbreiteten *Koeleria cristata* subsp. *cristata* (Abb. 63) 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 einzelnen 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 Mitteldeutschland (Abb. 61) 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 submeta- 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. 55) 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. 60), die mediterrane Unterart einer europäisch verbreiteten Pflanze der Küstendünen, ist aufgrund der vier vorkommenden Paare von Satellitenchromosomen, die sich voneinander sehr deutlich unterscheiden, ebenfalls allopoloide 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. 62) 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: Poeae: Aus dem hexaploiden Satz von *Festuca rubra* subsp. *rubra* (Abb. 65) lassen sich drei hypothetische diploide Sätze rekonstruieren, die untereinander weitestge-

hend 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 subtelomerische DAPI- und CON2-Bänder, eines subtelomerische DAPI-Bänder in beiden Armen und eines subtelomerische 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 subtelomerischen 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-Grases *Elymus farctus* subsp. *farctus* (Abb. 69) 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 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. 67) 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. 72-75). 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. 71) mit denen der Gattung *Danthonia* werden durch die ebenfalls kleinen Chromosomen deutlich. Die Basischromoso-

menzahl 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 subtelomerischen Bereich von 17 Chromosomen vorkommt.

Stipoideae: Stipeae: Der heptaploide Chromosomensatz von $2n = 84$ in der untersuchten Herkunft der westmediterranen *Stipa gigantea* (Abb. 66) 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 balkanisch-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 subtelomerischen 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-positives Heterochromatinbänder im zentromernahen Bereich mehrerer Chromosomen vor. Die Satelliten-DNAs CON1, CON2 und COM2 fehlen. Die Chromosomensätze zweier Herkünfte unterscheiden sich im Vorkommen bzw. Fehlen von DAPI-positiven 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 subtelomerischen Chromosomenbereichen gekennzeichnet sind. Bezüglich der übrigen untersuchten karyolo-

gischen 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 subtelomerische 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 Karyotypdifferenzierung 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 (Greibenstein 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. Derartiges 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 gleich-

zeitig 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).

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 longifolium* 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 *Helictotrotrichon* 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) auseinander 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 (Homologie). 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 Translokationen in den nicht rDNA-enhaltenden 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. subgg. 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 subgg. *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 Basis-karyotypen; Tabelle 4), was durch Methoden nicht-differentieller Chromosomenuntersuchun-

gen 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 (Karyotyp-evolution) 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, 2). 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. sede-*

nense-, nachfolgend die der *H. parlatoresi*- 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. *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. parlatoresi*-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. 77, 93).

H. parlatoresi-Gruppe: Die Taxa der *H. parlatoresi*-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. parlatoresi* 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 Pflanzen und ihre Entstehung aus *H. parlatoresi* 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. parlatoresi*. Charakteristische Merkmale finden sich im Bänderungsmuster der Chromosomen mit 5S rDNA sowie von Satellitenchromosomen (Abb. 96).

Der Karyotyp von *H. parlatoresi*, der einen Elternart, ist durch das Vorkommen von zwei Paaren mit 5S rDNA gekennzeichnet, wovon eines durch CON1-, CON2- und DAPI-Bänder in subtelomerischen Abschnitten des Arms ohne 5S rDNA gekennzeichnet ist, während das andere ± keine Bänder an den Chromosomenenden aufweist (MCpar I und MCpar IV). Nur

eines der vier Satellitenchromosomen von *H. parlatoresi* besitzt ein DAPI-Band in subtelomerischen 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 subtelomerische 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. parlatoresi* 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. parlatoresi* 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. parlatoresi*, insbesondere der Population vom M. Baldo), so dass der Parlatoresi-Basiskaryotyp hier 3fach vorliegt (Abb. 80, 96). 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. sedenense* – 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. parlatoresi*-Gruppe besitzen (z.B. im Bänderungsmuster der 5S rDNA-enthaltenden Chromosomen; Abb. 77). 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 *arundanum* sowie *H. cantabricum*) jedoch nicht nachgewiesen. Somit ließ sich für diese Polyploiden nicht sicher angeben, welche Basiskaryotypen zusätzlich zum Parlatoresi-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. parlatoresi*-Gruppe endemisch in den Alpen, *H. convolutum*-Gruppe rein mediterran) sowie deren Morphologie (*H. parlatoresi*-Gruppe mit spezialisierter Diasporen-Bildung) ist außerdem zu schließen, dass beim Aufbau

des Polyploidkomplexes der *H. convolutum*-Gruppe in der Tat *H. convolutum*- bzw. *H. sarra-cenorum*-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, 77). 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. 77). 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* vorkommen, 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 Karyotypdifferenzierung 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. 77, 78). 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. 94, 95). 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 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. blaui*- 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 Mediterrangebiet 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).

Ein möglicher Differenzierungsweg des Agropyroides-Basiskaryotyps könnte zum Bromoides-Karyotyp geführt haben, denn chromosomenmorphologisch sind beide einander ähnlich (Abb. 95). 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

einigen zentralmediterranen Art der *H. bromoides*-Gruppe, dem allotetraploiden *H. cincinnatum* (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. 95, 97). Da der Bromoides-Basiskaryotyp außer in *H. bromoides* (weitestverbreitete diploide Art des subg. *Pratavenastrum* in der Mediterraneis) auch noch in einigen Polyploiden (*H. cincinnatum*, *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 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 hexaploidem *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. pruinatum*, 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. 78). 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 „retikulate 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. 95) 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. 78) 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 Amplifizierung entsprechender Sequenzen im Heterochromatin wahrscheinlich macht (Abb. 95).

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 chromosomalen Daten aber auszuschließen ist.

Während die westmediterran verbreiteten Diploiden der *H. marginatum*-Gruppe, *H. leve*, *H. albinerve* und *H. marginatum* Ähnlichkeiten ihrer Chromosomensätze aufweisen (Albinerve-, Marginatum-Basiskaryotyp), unterscheidet sich das geographisch isolierte stehende pannonisch-pontische Element *H. compressum* (Compressum-Basiskaryotyp) chromosomal deutlich von diesen drei Arten. Dies zeigte sich auch in Restriktionsstellenkartierungen der 18S-26S rDNA (Greibenstein 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. 94). *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 (Greibenstein 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 Bänderungsmuster von *H. versicolor*, nämlich subtelomerische 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; Kerguelen 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. cincinnatum* 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), zeigten 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. blau*- 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 blau subsp. *blau* repräsentiert mit seiner endemisch nordbalkanischen Verbreitung ein geographisch isoliertes „Absprengsel“ dieses Formenkreis, 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. 83). Hier sind nach erfolgter Polyploidisierung keine oder nur geringe chromosomenmorphologische Veränderungen in Form von Translokationen oder anderen Chromosomenumbauten eingetreten. Auch bezüglich der 5S rDNA-Spacer besitzt *H. blau* subsp. *blau* 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. blau* – 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 (Pyrénées-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. 84). 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 Rachillahaare 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 angesehener 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 (Greibenstein, 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 Annualen 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 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 entwicklungsgeschichtlich 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, 54; 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 autopolyploide, weitverbreitete *Arrhenatherum*

elatius (Abb. 59) 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 Annuellen *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 des 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 berück-

sichtigt. 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 (Greibenstein 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-DNA-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 subgg. *Tricholemma* und *Pubavenastrum* 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. 94, 95).

Das Vorkommen der Satelliten-DNA CON2 in weiteren Taxa der Aveneae (z.B. *Trisetum flavescens*, *Koeleria cristata*, *Holcus mollis*, *Agrostis capillaris*, *Deschampsia cespitosa*) so-

wie 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-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 *Helictotrichon sempervirens* (Abb. 9 und 65) 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. Die selbe 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 molekularsystematische 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 sei-

ner 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 ($\leq 2,0 \mu\text{m}$). 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 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.