

Schriftenreihe für Vegetationskunde	H. 38	2002	57–73	Bundesamt für Naturschutz, Bonn
-------------------------------------	-------	------	-------	---------------------------------

## Chromosomenzahlen, Ploidiestufen und DNA-Gehalt

WALTER DURKA

### Summary: Chromosome numbers, ploidy levels, and DNA contents

Chromosome numbers, ploidy levels and DNA content are presented for the fern and flowering plant flora of Germany. For each species data were compiled from floras, chromosome atlases and primary sources for basic chromosome number, chromosome number, chromosome number of specimen from Germany, abundance of chromosome races if more than one number exists within species, ploidy level based on chromosome number and basic number, and ploidy type with respect to di- poly- or palaeopolyploidy. Each data set is referenced with literature source from which data were compiled.

In total, 4 031 values for 3 203 taxa are listed. Additionally 859 unreliable or doubtful values are presented in brackets which should not be used in analyses. Chromosome number are unknown for 486 taxa most of which are apomictic (*Rubus* sect. *Rubus* (214), *Ranunculus auricomus* agg. (38), *Hieracium* (72), *Alchemilla* (24), *Sorbus* (10), 61 hybrids, 18 *Oenothera*-spp. and 49 other species). From German specimen 2256 values from 1985 species are present, i.e. 1 674 species have no data from specimen sampled within Germany. In 2 620 species (81.8 %) only one chromosome number is known, whereas in 433 (13.5 %) there are two and in 150 species (4.7 %) there are more than two chromosome numbers. The smallest chromosome number is  $2n = 6$  (*Callitriche hermaphroditica* and *Crepis capillaris*), the largest accounts to  $2n = 480$  (*Ophioglossum vulgatum*). 31.4 % of the German species are diploid with haploid basic number, 64.5 % are polyploid or palaeopolyploid and in 4.1 % there are diploid and polyploid chromosome races.

For genome size, data were compiled on DNA content (pg/2C-nucleus), chromosome number of specimen on which DNA value was investigated, quality of data on chromosome number, authorisation by Bennett in species in which several values are published. Data are referenced by literature source.

Genome size is known for 684 species (18.6 % of the total species number) with 1 255 published values. DNA content ranges from  $2C = 0.11$  pg (*Cardamine amara*) and  $2C = 0.15$  pg (*Arabidopsis thaliana*) to  $2C = 141$  pg (*Fritillaria meleagris*) and  $2C = 163$  pg (*Viscum album*).

## 1 Einführung

Das Genom ist in Chromosomen organisiert. Diese werden über die Chromosomenzahl, die Grundzahl, die Ploidiestufe, den Karyotyp und den DNA-Gehalt, den sie aufbringen, zu einfachen beschreibenden Parametern der Pflanzensippen und Arten. Sowohl drastische Evolutionsschritte wie Polyploidisierung oder Aneuploidie, wie auch kleine selektionsbedingte Veränderungen am DNA-Gehalt wirken sich auf diese Parameter aus. Ihre Kenntnis ist wichtig für die taxonomische Einordnung und das Verständnis der Evolution und Ökologie von Arten oder biogeographischer Prozesse. Im Folgenden werden die wichtigsten Ursachen und

Folgen der Veränderung von Chromosomenzahl und DNA-Gehalt dargestellt (vgl. BRETAGNOLLE et al. 1998, CAVALIER-SMITH 1985, EHRENDORFER 1980, LEVIN 1983, 2001, LEWIS 1980B, RAMSEY & SCHEMSKE 1998, STEBBINS 1971, 1985, STEBBINS & DAWE 1987).

Die Analyse der Bedeutung der Polyploidie für Ökologie und Verbreitung erfolgte in zwei unterschiedlichen Richtungen: einerseits wurde das Verhältnis der Ploidiestufen innerhalb von eng verwandten Taxa untersucht (z. B. EHRENDORFER 1956, MANTON 1934), andererseits wurden Ploidiespektren ganzer Floren oder Vegetationstypen verglichen (HAGERUP 1932, REESE 1958, TISCHLER 1934). Während die erste Richtung in der Regel auf neu erhobenen Chromosomenzahlen und genauen Daten zu Verbreitung und Ökologie beruht, basiert die zweite Richtung auf der Auswertung von Gebietsfloren oder Datenbanken. Im ersten Fall besteht die Gefahr, nicht verallgemeinerbare Aussagen zum Einzelfall zu erzielen, im zweiten Fall das Problem der Qualität der Daten und die Gefahr, keine Muster mehr zu finden (EHRENDORFER 1980). Schon früh wurde eine Zunahme des Anteils Polyploider von Süden nach Norden in Europa festgestellt (HAGERUP 1932, REESE 1958, TISCHLER 1934). Die ursprüngliche Interpretation, dass dies auf eine größere Resistenz polyploider Taxa gegen extreme Umweltbedingungen zurückzuführen ist (HAGERUP 1932, LÖVE & LÖVE 1949, TISCHLER 1934), wurde heftig kritisiert (STEBBINS 1985) und abgelöst von der Ansicht, dass der höhere Anteil Polyploider das Ergebnis der unterschiedlichen Häufigkeit der Lebensformen (KNAPP 1953), einer besseren Kolonisierungsfähigkeit der Polyploiden (MANTON 1934), bzw. einer späteren Besiedlung der nördlicheren Gebiete ist (REESE 1958). Inwieweit Unterschiede in der Fitness zwischen Polyploiden und Diploiden bestehen, oder ob rein historische Effekte die Ursache für cytobiogeographische Differenzierungen sind, muss im Einzelfall geklärt werden (z. B. FAVARGER 1984, VAN DIJK & BAKX-SCHOTMAN 1997).

Über die generelle Verbreitung von Diploiden und Polyploiden liegen widersprüchliche Aussagen vor. Polyploide mit lebenden diploiden Verwandten in derselben Gattung haben nach HODGSON (1987) mehr weit verbreitete Arten als diploide oder paläopolyploide (STEBBINS 1971). Andererseits sind Polyploide Taxa nicht weiter verbreitet als diploide (STEBBINS & DAWE 1987).

### **1.1 Polyploidie – Ursprung/Entstehung**

Nach dem Ursprung der Polyploiden unterscheidet man Autopolyploide, die innerhalb einer Art und Allopolyploide oder Amphiploide, die zwischen verschiedenen Arten entstehen. Die meisten Polyploiden entstehen durch Fusion nicht reduzierter Gameten, d. h. diploide Pollen und vor allem diploide Eizellen. Dabei können neben direkter Polyploidisierung auch triploide Zwischenstufen eine Rolle spielen, vor allem bei der Entstehung von Autopolyploiden (RAMSEY & SCHEMSKE 1998). Die höchste Rate der Entstehung von Allopolyploiden wird bei Pflanzen mit gemischten Befruchtungssystemen erwartet, da sie nach Hybridisierung zur Selbstbestäubung fähig sind, die im Falle der Fusion von nicht reduzierten Gameten zu Polyploidisierung führt (RAMSEY & SCHEMSKE 1998). Die Rate der Polyploidisierung hängt damit vor allem von der Häufigkeit nicht reduzierter Gameten und der Hybridisierungshäufigkeit ab. Da bei der Endospermentwicklung die Ploidieverhältnisse eine besondere Rolle spielen, tritt in Familien, die Samen ohne Endosperm bilden, Polyploidie besonders häufig auf (z. B. Asteraceae, Crassulaceae, Rosaceae).

### **1.2 Folgen der Polyploidie**

Unterschiede zwischen Diploiden und Polyploiden können durch drei grundsätzlich verschiedene Mechanismen zustande kommen: 1. durch nukleotypische Effekte, d. h. allein

durch die mit der Verdoppelung der Chromosomenzahl einhergehende Erhöhung des DNA-Gehaltes pro Zelle; 2. durch genetische Effekte der erhöhten Anzahl und Variabilität der Genkopien; 3. durch die Wirkungen der Selektion in der Phase der Etablierung und Ausbreitung von Polyploidien, wobei bestimmte ökologisch relevante Merkmale eine höhere Etablierungswahrscheinlichkeit nach sich ziehen.

### 1.2.1 Nukleotyp – Effekte des DNA-Gehaltes

Die Auswirkungen der Veränderung des DNA-Gehaltes auf Zelle und Organismus unabhängig vom genetischen Informationsgehalt der DNA wird als „Nukleotyp“ bezeichnet (BENNETT 1972). Polyploidisierung führt zu ungefähr proportionaler Erhöhung des DNA-Gehaltes. Somit kann die Ploidiestufe über DNA-Gehalte ermittelt werden (z. B. AYELE et al. 1996, BRÄUTIGAM & BRÄUTIGAM 1996, BRUTOVSKA et al. 1998, VAN DUREN et al. 1996). Allerdings ist der DNA-Gehalt bei Polyploidien häufig etwas geringer als von den Ausgangsarten zu erwarten, da offensichtlich „überflüssige“ DNA verloren gehen kann (z. B. BOSCAIU et al. 1999). Der größte Teil des Genoms von Pflanzen besteht aus nicht kodierenden, repetitiven Sequenzen, deren quantitative Veränderung zu intra- und interspezifischen Veränderungen der DNA-Gehalte führt (FLAVELL 1980, KUBIS et al. 1998).

Innerhalb von Arten oder innerhalb eng verwandter Taxa ist der DNA-Gehalt mit der Chromosomenzahl linear korreliert. Aneuploidie oder extra-Chromosomen führten z. B. bei *Quercus petraea* zu einer Erhöhung des DNA-Gehaltes (ZOLDOS et al. 1998). Arten mit Geschlechtschromosom zeigen geschlechtsspezifische Unterschiede im DNA-Gehalt (z. B. *Silene latifolia*, VAGERA et al. 1994).

Der DNA-Gehalt wird als „C-value“ bezeichnet, weil er grundsätzlich als für jede Art konstant betrachtet wird. Jedoch unterliegt der DNA-Gehalt auch innerhalb einer Art den gleichen Selektionskräften wie zwischen den Arten, so dass intraspezifische Variation zu erwarten ist bei weitverbreiteten Arten oder bei Arten, die verschiedene Nischen besetzen oder Ökotypen ausbilden (z. B. CECCARELLI et al. 1992, MOWFORTH & GRIME 1989). Inwieweit wirklich intraspezifische Variation auftritt, ist umstritten, da immer wieder auch methodische Ursachen für die beobachteten Phänomene verantwortlich gemacht werden (GREILHUBER 1998).

Wichtige direkte **nukleotypische Effekte** einer Zunahme des DNA-Gehaltes sind (BENNETT 1972, BENNETT et al. 2000, BENNETT & LEITCH 1995, BENNETT & SMITH 1976, 1991, CAVALIER-SMITH 1985, LEVIN 1983):

- Erhöhung der Zellgröße (STEBBINS 1971): Einfache Polyploidisierung führt zur Verdoppelung der Zellgröße und zur Volumenvergrößerung um Faktor 1.58. Daraus folgt eine Verringerung des Oberflächen/Volumenverhältnisses (z. B. Vergrößerung des Pollenvolumens (VEKEMANS et al. 1996), eine Veränderung der Leitgewebe (WAKAMIYA et al. 1996) und allgemeiner „Gigantismus“ (MÜNTZING 1936).
- Verlängerung des minimalen mitotischen Zellzyklus, der Meiose, der Rate und Dauer der DNA-Synthese, verringerte Wachstumsrate und letztendlich Verlängerung der minimalen Generationszeit (BENNETT 1972).
- Erhöhung der Radiosensitivität und strahlungsbedingten Mutationsrate

Darüber hinaus gibt es eine Vielzahl von **intra- und interspezifischen Korrelationen** des DNA-Gehaltes mit phylogenetischen, biologischen, ökologischen oder phänologischen Parametern:

- In Angiospermen sind kleine DNA-Gehalte ursprünglich, große DNA-Gehalte haben sich mehrfach unabhängig entwickelt (LEITCH et al. 1998)

- Monokotyle haben im Mittel höhere DNA-Gehalte als Dikotyle (GRIME & MOWFORTH 1982)
- DNA-Gehalt ist negativ korreliert mit Chromosomen-Grundzahl (VINOGRADOV 2001)
- Typ der Mikrosporen- und Megasporenentwicklung verändert sich mit DNA-Gehalt (BHARATHAN 1996)
- Wachstumsrate sinkt mit steigendem DNA-Gehalt: *Poa annua* (MOWFORTH & GRIME 1989)
- Zellteilung und Zellausdehnung sind unterschiedlich von DNA-Gehalt abhängig: bei Pflanzen unter kühlen Bedingungen dominiert Wachstum durch Zellausdehnung und hohe DNA-Gehalte; unter warmen Bedingungen dominiert Wachstum durch Zellteilung mit geringen DNA-Gehalten (GRIME 1983)
- Minimale Keimungstemperatur sinkt bei steigendem DNA-Gehalt (THOMPSON 1990)
- Samengröße steigt mit DNA-Gehalt (CHUNG et al. 1998, GOTTSCHALK 1976, THOMPSON 1990)
- Annuelle in zeitlich limitierten Habitaten benötigen geringe DNA-Gehalte um sich reproduzieren zu können (BENNETT 1972)
- Unkräuter haben geringere DNA-Gehalte als andere Arten (BENNETT et al. 1998)
- Befruchtungssystem: Selbstbestäubte haben geringere DNA-Gehalte als auskreuzende Arten (GOVINDARAJU & CULLEN 1991)
- Phänologie: Zeitpunkt des maximalen Blatt-Wachstums in einer Artengemeinschaft ist negativ korreliert mit DNA-Gehalt (GRIME et al. 1985)
- Biogeographie: Zunahme des DNA-Gehaltes mit Meereshöhe und nördlicher Breite bei Nutzpflanzen als Ergebnis der Selektion auf höhere Erträge (BENNETT 1976)
- Ploidiestufen und DNA-Gehalt variieren mit Habitat: *Berberis* (BOTTINI et al. 2000)
- DNA-Gehalt variiert zwischen Lebens- und Wuchsformen: Annuelle < Perenne (REES & NARAYAN 1981); Geophyten >> Nicht-Geophyten (GRIME & MOWFORTH 1982); Strauch < kleiner Baum < Baum (Gymnospermen: MURRAY 1998)
- Invasivität nimmt mit DNA-Gehalt zu (Scheinkorrelation mit Samenmasse ?) (REJMANEK 1996)
- DNA-Gehalt korreliert intraspezifisch mit geographischer Verbreitung, Höhenverbreitung, Jahresmitteltemperatur: *Festuca arundinacea* (CECCARELLI et al. 1992), *Dactylis glomerata* (CREBER et al. 1994).
- DNA-Gehalt positiv korreliert mit Januar-Temperatur: *Hordeum spontaneum* (TURPEINEN et al. 1999)
- DNA-Gehalt negativ korreliert mit Niederschlag: *Pinus* (WAKAMIYA et al. 1993)
- DNA-Gehalt sinkt am Arealrand, wenn Pflanzen auf stressreiche/zeitlimitierte Standorte ausweichen: *Microseris* (PRICE et al. 1981)
- Pflanzen mit kleinem DNA-Gehalt sind überall verbreitet, solche mit hohem DNA-Gehalt sind beschränkt auf Gebiete mit teilweise kühlen Vegetationsperioden (GRIME 1983)

### 1.2.2 Genetische Effekte

Polyploidie führt direkt zu einer Erhöhung der Anzahl von Kopien eines locus. Im Fall der Autopolyploidie resultiert eine Verdoppelung der Kopien, bei der Allopolyploidie kommt es zur Hybridisierung der Genome mit neuen Allelen. Es werden drei grundsätzliche Hypothesen über den genetischen Vorteil von Polyploiden diskutiert (BRETAGNOLLE et al. 1998, SOLTIS & SOLTIS 2000):

**Dosis-Effekt:** Erhöhung der Kopienzahl eines locus. Damit erhöht sich die Produktionsrate, Quantität und Aktivität von Enzymen und die physiologische Umsatzrate. Allerdings können Regulationsschwierigkeiten auftreten.

**Maskierung schädlicher Allele:** Eine weitere Konsequenz der Polyploidie ist die Erhöhung der Heterozygotie. Schädliche rezessive Allele kommen daher in Polyploiden seltener zur Wirkung.

**Allelische Diversität:** Polyploide besitzen höhere allelische Diversität. Die verschiedenen Allele können unterschiedliche physikalisch-chemische Reaktionsoptima besitzen und damit auch ökologische Konsequenzen haben. Mögliche Folgen sind eine verringerte Inzuchtdepression und geringere genetische Drift, eine weitere biochemisch-physiologische Amplitude, wodurch Polyploiden besser angepasst an Umweltveränderungen und weitere Standortbereiche sind.

### 1.2.3 Selektionseffekte während der Etablierung

Neu entstandene Polyploide zeigen häufig geringere Fitness als die diploiden Ursprungsarten (z. B. BURTON & HUSBAND 2000). Darüber hinaus ist die Etablierung von Tetraploiden, die in diploiden Populationen entstehen, beschränkt durch frequenz-abhängigen Nachteil bei der Fortpflanzung, da sie meist Pollen von diploiden Pflanzen empfangen und sich so nur sehr ineffektiv fortpflanzen können (minority cytotype exclusion) (FELBER & BEVER 1997). Die Etablierungswahrscheinlichkeit von neu entstandenen Tetraploiden kann sich durch verschiedene Mechanismen erhöhen. (1) Am Entstehungsort sind erhöhte Selbstbestäubung oder vegetative Fortpflanzung oder eine erhöhte Produktion unreduzierter Gameten förderlich (BURTON & HUSBAND 2000), um die Fortpflanzung der neuen Sippe im direkten Kontakt der Ausgangsart zu gewährleisten. (2) Um in räumliche Entfernung oder andere ökologische Nische als die Ausgangssippen zu gelangen, ist eine erhöhte Kolonisierungsfähigkeit von nicht besiedelten Habitaten und Regionen oder ökologische oder phänologische Nischendifferenzierung zwischen den Cytotypen förderlich.

#### 1.2.3.1 Asexuelle Reproduktion und Selbstbestäubung

Polyploidie ist häufig assoziiert mit asexueller Reproduktion und Selbstbestäubung (LEVIN 1983, RAMSEY & SCHEMSKE 1998, STEBBINS 1957, THOMPSON & LUMARET 1992), da die Etablierungswahrscheinlichkeit von neu entstandenen Polyploiden durch evolutive Veränderungen im Reproduktionsverhalten erhöht wird: Autogamie (HUSBAND & SCHEMSKE 1997), assortative Fortpflanzung (LUMARET et al. 1987), Apomixis oder vegetative Vermehrung sind wichtig für die Etablierung, das Überleben und die Ausbreitung neu entstehender Cytotypen. Auch morphologischen Anpassungen an Selbstbestäubung, oder der Zusammenbruch des Selbstinkompatibilitäts-Systems bieten hier selektive Vorteile. Einen weiteren Vorteil bietet dabei die verringerte oder fehlende Inzuchtdepression im Vergleich zu Diploiden.

Bei Arten, die sich vegetativ fortpflanzen können, wird eine Verschiebung hin zu stärkerer asexueller Reproduktion beobachtet (*Ranunculus ficaria*, *Poa bulbosa*, *Festuca ovina*, *Allium spp.*, *Biscutella laevigata*). Bei apomiktischen Taxa sind diploide Cytotypen häufig noch sexuell, während tetraploide Cytotypen fakultativ apomiktisch und höher polyploide häufig obligat apomiktisch sind (LEVIN 1983). Apomikten mit unreduzierten parthenogenetischen Eizellen sind generell polyploid, insofern ist Polyploidie die Voraussetzung für diese weit verbreitete Art der Apomixis (z. B. *Taraxacum*, *Hieracium*, *Eragrostis*, *Antennaria*, CARMAN 1997).

Polyploidie führt oft zu einer Veränderung von Blütenarchitektur, des Blühzeitpunktes und der Blühdauer (LEVIN 1983). Bei der Veränderung der Blütenanzahl wurde allerdings sowohl die Erhöhung wie eine Verringerung der Blütenanzahl beobachtet. Bei *Trifolium repens* wird die Kronröhre länger und breiter, was zur Verschiebung des Bestäuberspektrums von Bienen zu Hummeln führt. Bei *Lamium amplexicaule* wurde eine Verschiebung des Anteils chasmogamer zu kleistogamen Blüten festgestellt (LEVIN 1983). Bei *Corydalis* wird die Vergrößerung der Blüten, Pollen und Eizellen und die Verringerung der Blütenzahl und der pollen-ovule ratio beobachtet (FUKUHARA 2000).

### ***1.2.3.2 Nischendifferenzierung von Cytotypen***

Mit der Polyploidisierung ist häufig eine Veränderung der Lebensform oder autökologischer Parameter verbunden, die zu einer ökologischen Nischendifferenzierung der Cytotypen führt. So wird ein Wechsel von annuellem zu perennem Lebenszyklus (z. B. *Zea*, *Eragrostis*, *Nasturtium*) oder eine erhöhte Lebensdauer (*Trifolium*, *Medicago*) beobachtet (GUSTAFSSON 1948, LEVIN 1983).

Aufgrund der bei Polyploiden vergrößerten Samen und der damit verbundenen stärkeren Dormanz, langsameren Keimung, die zu größeren Keimlingen führt (GOTTSCHALK 1976) und der insgesamt geringeren Wachstumsrate (LEVIN 1983) ergeben sich ebenfalls Möglichkeiten der Nischendifferenzierung.

Als Folge der ökologischen Nischendifferenzierung der Cytotypen wird dann eine unterschiedliche Verteilung der Ploidiestufen auf Strategietypen beobachtet. So sind z. B. nur wenige Diploide unter den Konkurrenzstarken und der Anteil Polyploider ist bei monokarpen Pflanzen kleiner als bei polykarpen (HODGSON 1987). Andererseits wird festgestellt, dass diploide Arten eine breitere ökologische Nische als polyploide haben, allerdings erhöht Polyploidisierung aber über höhere taxonomische Diversität die ökologische Diversität von Gattungen (PETIT & THOMPSON 1999).

## **2 Chromosomenzahlen und Ploidiestufen**

### **2.1 Datenfelder – Inhalte und Quellen**

#### **2.1.1 Chromosomen-Grundzahl**

Die Chromosomen-Grundzahl  $x$  ist die Chromosomenzahl eines haploiden Genoms. Sie wurden vor allem entnommen aus DARLINGTON & WYLIE 1955, GOLDBLATT 1980, LEWIS 1980A, RAVEN 1975; weitere stammen aus KNOUSE 1996, KRAMER & GREEN 1990, KUBITZKI et al. 1993, KUBITZKI 1998, T'HART 1991. Zum Teil geht die Einschätzung über die Grundzahl bei verschiedenen Autoren auseinander: während etwa LEWIS (1980a) für *Epilobium*  $x=18$  angibt (palaeopolyploid), hält RAVEN (1988)  $x=9$  für gültig. Der genetische Befund bestätigt  $x=18$  (HUSBAND & SCHEMSKE 1997).

#### **2.1.2 Chromosomenzahlen**

Die Chromosomenzahlen ( $2n$ ) wurden aus Floren und Chromosomenatlanten kompiliert: OBERDORFER 1983 (= LÖVE & LÖVE 1961), ROTHMALER 1990; fehlende Zahlen wurden aus diversen Quellen nachgetragen (ALBERS 1998, DABROWSKA 1992, DARLINGTON & WYLIE 1955, DOBES & VITEK 2000, FEDOROV 1969, GOLDBLATT 1981, 1984, 1985, 1988, GOLDBLATT & JOHNSON 1990, 1991, 1994, HEGI 1939, LAUTENSCHLAGER-FLEURY &

**Tab. 1:** Datenbankinhalte zu Chromosomenzahlen  
Data base fields for chromosome numbers

Feld	Legende	legend	Bemerkung
ART_X	Chromosomen-Grundzahl $x$	basic chromosome number $x$	
2N	Chromosomenzahl	chromosome number	<b>In Klammern (...):</b> einmalige Ausnahmen oder unglaubwürdige Angaben
2ND	= JA, wenn Chromosomenzahl auch in Deutschland nachgewiesen	= YES when chromosome number is reported from German specimen	
2N_ABU	= JA für die häufigste Chromosomenzahl bei Arten mit mehreren Chr.-zahlen	= YES for the most common number in species with several chr. numbers	
P1	Ploidie-Stufe	ploidy level	2: diploid, 3: triploid, ...
P2	Ploidie-Typ	ploidy type	<b>D:</b> diploid, <b>P:</b> polyploid, <b>R:</b> palaeopolyploid [ $x > 10$ ]
SOI	Literaturquelle	reference	

LAUTENSCHLAGER 1994, LÖVE & LÖVE 1974, 1975, MESICEK & JAVURKOVA-JAROLIMOVA 1992, MISSOURI BOTANICAL GARDEN 1998, MOORE 1973, 1974, 1977, ROTHMALER 1990, VAN LOON 1987). Einzelne Werte wurden aus weiterer Primärliteratur übernommen. In der Datenbank ist für jede Chromosomenzahl angegeben, aus welcher Quelle der jeweilige Wert entnommen wurde.

Einige Gruppen wurden von Gattungs-Spezialisten bearbeitet:

*Alchemilla*: S. Fröhner, Nossen (vgl. FRÖHNER 1995).

*Rubus*: H.E. Weber, Bramsche, unter Verwendung von WEBER in OBERDORFER 1983, WEBER 1995, IWATSUBO et al. 1995 und KRAHULCOVA & HOLUB 1997.

*Hieracium*: S. Bräutigam, Görlitz, unter Verwendung eigener unpublizierter Ergebnisse und Auswertung von ALBERS 1998, BRÄUTIGAM & BRÄUTIGAM 1996, GADELLA 1972, GOTTSCHLICH 1987, LETZ et al. 1999, LIPPERT 1987, SCHUHWERK & LIPPERT 1997, WULF 1950.

Die Anzahl so genannter B-Chromosomen, d. h. überzählige Chromosomen, die nicht Teil des regulären Chromosomenkomplementes sind, wurden **nicht** übernommen.

Chromosomenzahlen, die als unzuverlässig, als einmalige Ausnahmewerte oder für die Region nicht zutreffend gelten, werden eingeklammert dargestellt z. B. „*Achillea roseoalba* (36)“. Diese Werte sollten in Auswertungen unberücksichtigt bleiben.

### 2.1.3 Chromosomenzahlen von deutschem Material

Chromosomenzahlen, die an in Deutschland gewachsenem Pflanzenmaterial bestimmt wurden, oder für die solche bekannt sind, werden mit diesem Feld gekennzeichnet. Hier wurden alle in ALBERS 1998 enthaltenen Werte berücksichtigt.

### 2.1.4 Häufigkeit von Chromosomenrassen

In vielen Fällen liegen pro Taxon mehrere Chromosomenzahlen vor. Es ist wünschenswert, eine Einschätzung über die relative Häufigkeit der einzelnen Chromosomenzahlen zu erhalten. Hier wurde, wenn möglich die häufigste Chromosomenzahl gekennzeichnet. Diese Einschätzung beruht im Wesentlichen auf den Angaben von FEDOROV (1969) und LÖVE in ROTHMALER (1990). Aufgrund des relativ schlechten Bearbeitungsstandes in Deutschland muß diese Häufigkeitsangabe allerdings als vorläufige Einschätzung angesehen werden.

### 2.1.5 Ploidiestufen

Ploidiestufen wurden anhand der Chromosomenzahl und der Chromosomen-Grundzahl ( $x$ ) ermittelt und als „2“ (=2 $x$ , diploid), „3“ (=3 $x$ , triploid), „4“ (4 $x$ , tetraploid), usw. angegeben. Bei Gattungen, die Agmatoploidie (Zerbrechen oder Vereinigen von Chromosomen mit diffusen Centromeren, dadurch hohe und variable Chromosomenzahlen) aufweisen, wurden keine Ploidiestufen angegeben (*Carex*, *Alchemilla*).

### 2.1.6 Ploidietyp

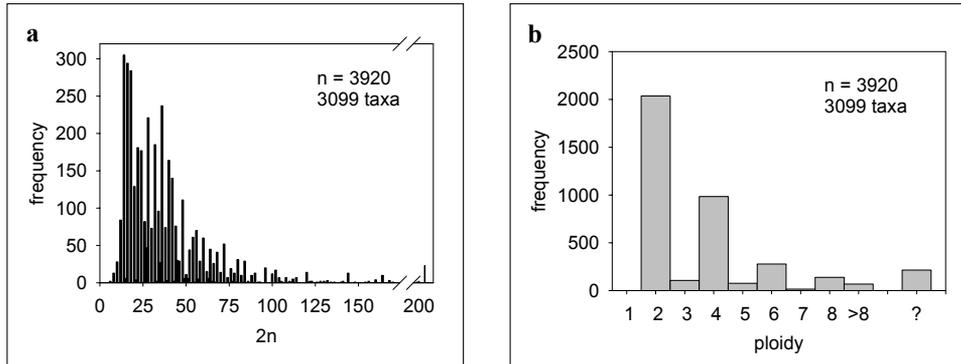
In Abhängigkeit von Chromosomen-Grundzahl und der Ploidiestufen lassen sich Taxa als (1) diploid, (2) polyploid mit haploider Grundzahl oder (3) diploid oder polyploid mit polyploider Grundzahl (= relikitär polyploid oder paläopolyploid) charakterisieren. Die Frage, welche Grundzahlen polyploiden Ursprungs sind, kann im Einzelfall nicht mit Sicherheit beantwortet werden. Wir folgen der Einschätzung von SOLTIS & SOLTIS (1990) und GOLDBLATT (1980), dass haploide Grundzahlen  $x > 10$  polyploiden Ursprungs sind. Alle Arten mit  $x > 10$  wurden somit als relikitär polyploid gewertet (vgl. LEWIS 1980b, LUMARET et al. 1997, MASTERSON 1994).

## 2.2 Übersicht über die Chromosomenzahlen der deutschen Flora

Die aktuelle Zusammenstellung der Chromosomenzahlen enthält 4031 Werte für 3203 Arten. Weitere 859 ungläubwürdige oder zweifelhafte Werte „in Klammern“ sind in der Datenbank enthalten, wurden aber für folgende Übersicht nicht weiter berücksichtigt. Von insgesamt 456 Taxa liegen keine Chromosomenzahlen vor. Die meisten davon sind apomiktische Taxa: *Rubus* sect. *Rubus* (195), *Ranunculus auricomus* agg. (38), *Hieracium* (66), *Alchemilla* (18), *Sorbus* (12), des Weiteren 54 Hybride, 22 *Oenothera*-Arten und 52 andere Arten. An deutschem Material wurden 2256 Werte von 1985 Arten bestimmt, von 1674 Arten liegen keinerlei Werte aus Deutschland vor.

Bei 2620 Arten (81,8 %) ist nur eine Chromosomenzahl bekannt, bei 433 (13,5 %) zwei und bei 150 (4,7 %) Taxa liegen mehr als zwei Chromosomenzahlen vor. Bei den an deutschem Material erhobenen Werten betragen diese Anteile 1690 (89,3 %), 157 (8,3 %) und 45 (2,4 %).

Die niedrigste Chromosomenzahl beträgt  $2n = 6$  (*Callitriche hermaphroditica* und *Crepis capillaris*), die höchste beträgt  $2n = 480$  (*Ophioglossum vulgatum*). Die Verteilung der Chromosomenzahlen und Ploidiestufen zeigt Abb. 1. Die Verteilung der Arten auf Diploide, Polyploide und Paläopolyploide ist in Tab. 2 dargestellt. Danach sind 30,2 % diploid mit haploider Grundzahl, 64,9 % polyploid oder paläopolyploid und 4,8 % haben sowohl diploide wie polyploide Chromosomenrassen.



**Abb. 1:** Häufigkeitsverteilung der **a:** Chromosomenzahlen und **b:** Ploidiestufen der deutschen Flora  
Frequency distribution of **a:** chromosome numbers and **b:** ploidy levels of the German flora

**Tab. 2:** Polyploidie in der deutschen Flora (3 099 Arten, ohne agmatoploide Gattungen)  
Polyploidy in the German flora (3 099 species, agmatoploid species excluded)

Ploidie	n	%
diploid mit haploider Grundzahl	937	30.2
diploid + polyploid mit haploider Grundzahl	149	4.8
polyploid mit haploider Grundzahl	863	27.8
paläopolyploid	1 150	37.1

### 3 DNA-Gehalt

#### 3.1 Einführung

Der DNA-Gehalt pro Genom ist in der Regel konstant und damit charakteristisch für eine Art (BENNETT & SMITH 1976). Interspezifisch variiert der DNA-Gehalt jedoch sehr stark. Diese Variation kann für cytotaxonomische, evolutionsbiologische und ökologische Fragen genutzt werden (CAVALIER-SMITH 1985).

DNA-Gehalte werden als „C-Werte“ („c-value“) bezeichnet. „C“ steht für „konstant“ (BENNETT & SMITH 1976). Der C-Wert (1C-Wert) eines Genotyps ist die DNA-Menge des unreplizierten haploiden Chromosomensatzes. Ein diploider Nucleus ( $2n = 2x$ ) zu Beginn der Prophase und ein tetraploider Nucleus ( $2n = 4x$ ) in der frühen Interphase enthalten beide eine DNA-Menge von  $4C$ . DNA-Gehalte werden in der Regel als  $2C$  oder  $4C$ -Werte in pg angegeben; hier und in der Datenbank wird der DNA-Gehalt, wenn nicht anders angegeben, als  $2C$ -Wert in pg dargestellt.  $1 \text{ pg DNA} = 0,965 \times 10^9$  Basenpaare.

Der DNA-Gehalt pro Genom variiert stark innerhalb von Pflanzen und Tieren; allerdings ist keine allgemeine Korrelation zwischen DNA-Gehalt und struktureller oder genetischer Komplexität vorhanden. Dieses Phänomen wird als „DNA c-value paradox“ bezeichnet (PETROV 2001, THOMAS 1971). So liegt der DNA Gehalt bei den großen Pflanzengruppen im selben Bereich: Moose: 0.174 – 2.16 pg/1C (VOGLMAYR 2000), Farne: 0.055 pg (*Selaginella*) – 55 pg/1C (*Ophioglossum*) (BENNETT & LEITCH 2001a), Gymnospermen: 6.48 pg/1C (*Metasequoia glyptostroboides*) – 31.7 pg/1C (*Pinus lambertiana*) (MURRAY 1998), Angiospermen: 0.06 pg/1C (*Cardamine amara*) – 127.4 pg/1C (*Fritillaria assyriaca*) (BENNETT & LEITCH 2001b). Die Ursache für diesen fehlenden Zusammenhang liegt darin, dass der größte Teil des Genoms aus nicht kodierenden, repetitiven Sequenzen besteht und die Strukturvielfalt nur von einem geringen Teil des Genoms verursacht wird (KUBIS et al. 1998, NARAYAN 1998). Andererseits gibt es eine Vielzahl von physiologischen und ökologischen Parametern, die innerhalb und zwischen Arten mit dem DNA-Gehalt korrelieren (siehe Kapitel 1.2.1).

Einen guten Überblick über den jeweiligen Stand der Methoden und Interpretationen liefern die Arbeiten von BENNETT und Mitarbeitern (BENNETT et al. 1982, BENNETT & LEITCH 1995, 1997, BENNETT & SMITH 1976, 1991) und PRICE & JOHNSTON (1996). Einen schnellen Überblick zur Methodik der Durchfluss-Cytometrie gibt DOLEZEL (1997).

**Tab. 3:** Datenbankfelder zum DNA-Gehalt  
Data base fields for DNA-content

Feldname	Definition	definition
2CDNA	DNA-Gehalt (pg/2C-Nucleus)	DNA content (pg/2C-nucleus)
2CDNA_2n	Chromosomenzahl der untersuchten Probe; „?“ wenn unbekannt	Chromosome number of investigated specimen; „?“ if unknown
2CDNA_2nQ	Qualität der Angaben zur Chromosomenzahl: „b“: Chromosomenzahl bekannt und in Deutschland vorkommend „f“: Chromosomenzahl fehlt in Originalquelle, die häufigste Zahl des Taxon wurde ergänzt „n“: Chromosomenzahl bekannt; diese kommt aber in Deutschland nicht vor	Quality of chromosome number: „b“: chromosome number known and occurring in Germany „f“: chromosome number missing in original source; the most common number was added „n“: chromosome number known, but does not occur in Germany
Autorisiert durch Bennett	Bei Arten, für die mehrere Werte vorliegen derjenige, der in der Datenbank von BENNETT & LEITCH 2001 b genannt wird.	In species for which several values where published the value that is listed in BENNETT & LEITCH 2001 b.
SOI	Literaturquelle	reference

## 3.2 Datenfelder – Inhalte und Quellen

### 3.2.1 DNA-Gehalt

Die DNA-Gehalte sind in pg/2C-Nucleus angegeben („2C-value“). Die Literaturquelle ist bei jedem Wert angegeben. Die meisten Werte wurden übernommen aus den Zusammenstellungen der DNA-Gehalte von Angiospermen von Bennett und Mitarbeitern (BENNETT et al. 1982, 2000, BENNETT & LEITCH 1995, 1997, BENNETT & SMITH 1976, 1991). Dabei wurden Synonyme so weit als möglich berücksichtigt. Relativ wenige Daten liegen für Farne (MURRAY 1998, OHRI & KHOSHOO 1986) und Gymnospermen (BENNETT & LEITCH 2001a, GRIME et al. 1988, MURRAY 1985) vor.

Für die Jahre ab 1996 wurde eine Literaturrecherche durchgeführt, um aktuelle Originalarbeiten zu erfassen (AYELE et al. 1996, BARANYI & GREILHUBER 1999, BENNETT et al. 1998, CERBAH et al. 1999, DIMITROVA et al. 1999, DIMITROVA & GREILHUBER 2000, FAVRE & BROWN 1996, KOOPMAN 2000, LE THIERRY D'ENNEQUIN et al. 1998, LYSAK & DOLEZEL 1998, MURRAY 1998, MYSORE & BAIRD 1997, NANDINI et al. 1997, OBERMAYER & GREILHUBER 2000, THIBAUT 1998, TORRELL & VALLES 2001, VOGEL et al. 1999, YOKOYA et al. 2000, ZOLDOS et al. 1998). Weitere Angaben wurden DABROWSKA 1992 (*Achillea*), THART 1991 (*Sedum*) und anderen Arbeiten entnommen.

#### 1.1.1 Autorisierung durch Bennett

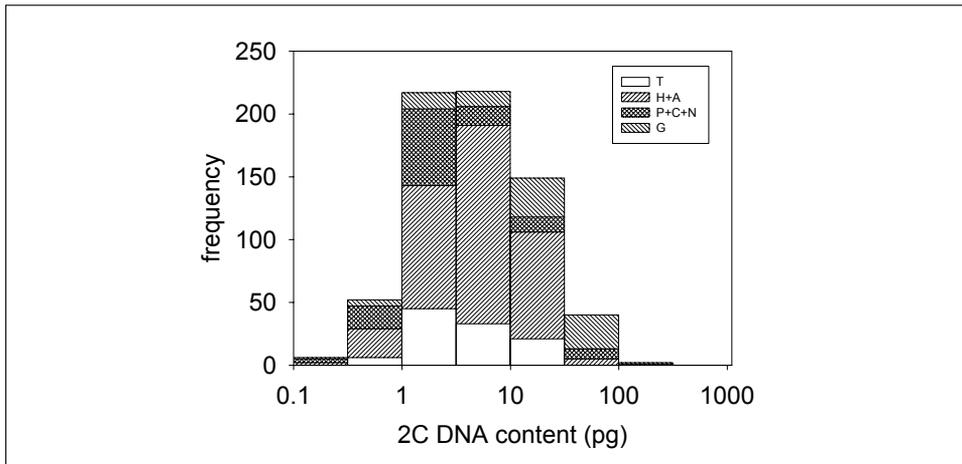
Für einige Arten liegen mehrere Messwerte verschiedener Autoren vor. Die Unterschiede sind entweder methodisch bedingt oder können auch auf echter Variation innerhalb von Taxa beruhen. BENNETT und Mitarbeiter nennen in ihren Datenbanken (BENNETT & LEITCH 2001 b) jeweils nur einen Wert, der von ihnen aufgrund der verwendeten Mess- und Kalibrier-Methodik als vertrauenswürdig erachtet wird. Diese Angabe wird hier übernommen. Allerdings liegt diese Einschätzung nicht für alle Taxa vor, da manche Arten in den Datenbanken fehlen.

### 3.2.2 Chromosomenzahl der untersuchten Probe

Da der DNA-Gehalt von der Ploidiestufe abhängt, müssen auch Chromosomenrassen berücksichtigt werden. Deshalb ist hier die Chromosomenzahl des Taxons angegeben, bei dem der DNA-Gehalt gemessen wurde. Bei bekannter Chromosomenzahl, die gleichzeitig in Deutschland vorkommt, ist gleichzeitig im Feld zur Qualität der Chromosomenzahl „b“ wie „bekannt“ angegeben. Wenn bei den DNA-Gehalten keine Angaben zur Chromosomenzahl vorlagen, wurde wie folgt verfahren: (1) wenn nur eine Chromosomenrasse des Taxons bekannt ist, wurde angenommen, dass diese auch bei der Messung der DNA-Gehalte vorlag. Im Feld zur Qualität der Chromosomenzahl wurde dies durch ein „f“ wie „fehlt“ kenntlich gemacht. (2) Wenn mehrere Chromosomenrassen bekannt sind, war keine eindeutige Zuordnung der DNA-Gehalte zu den Taxa möglich. Hier wurde bei den Chromosomenzahlen ein Fragezeichen „?“ gesetzt; als Qualität ebenfalls ein „f“. DNA-Gehalte von Chromosomenrassen, die in Deutschland (bisher) nicht nachgewiesen wurden, sind im Feld zur Qualität der Chromosomenzahl durch ein „n“ gekennzeichnet.

## 3.3 Übersicht der bisher bekannten DNA-Gehalte der deutschen Flora

Es liegen von 684 Arten (18,6 % aller Arten) insgesamt 1255 Werte zum DNA-Gehalt vor. Die kleinsten 2C-Werte haben *Cardamine amara* (2C = 0,11 pg) und *Arabidopsis thaliana*



**Abb. 2:** Häufigkeitsverteilung der bisher bekannten DNA-Gehalte der deutschen Flora in Abhängigkeit von der Lebensform (T=Therophyt, H=Hemikryptophyt, A=Hydrophyt, P=Phanerophyt, C=Chamaephyt, N=Nanophanerophyt, G=Geophyt) (n = 684; bei Mehrfachangaben wurden Mittelwerte berechnet)

Frequency distribution of DNA content of the German flora (n = 684 taxa; means were calculated if multiple data were present)

(2C = 0.15 pg). Die größten Werte weisen *Fritillaria meleagris* (2C = 141 pg) und *Viscum album* (2C = 163 pg) auf. Die Gesamtverteilung der DNA-Gehalte und die Verteilung auf die Lebensformen zeigt Abb. 2.

## Literatur:

- ALBERS, F. (1998): Chromosomenzahlen der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. In: WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. [Hrsg.]: Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Stuttgart (Ulmer) S. 562-616
- AYELE, M.; DOLEZEL, J.; VAN DUREN, M.; BRUNNER, H. & ZAPATA-ARIAS, F.J. (1996): Flow cytometric analysis of nuclear genome of the Ethiopian cereal Tef [*Eragrostis tef* (Zucc.) Trotter]. – *Genetica* **98**: S. 211-215
- BARANYI, M. & GREILHUBER, J. (1999): Genome size in *Allium*: In quest of reproducible data. – *Ann. Bot.* **83**: S. 687-695
- BENNETT, M.D. (1972): Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. – *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B* **181**: S. 109-135
- BENNETT, M.D. (1976): DNA amount, latitude and crop plant distribution. – *Environ. Exp. Bot.* **16**: S. 93-108
- BENNETT, M.D.; BHANDOL, P. & LEITCH, I.J. (2000): Nuclear DNA amounts in angiosperms and their modern uses – 807 new estimates. – *Ann. Bot.* **86**: S. 859-909
- BENNETT, M.D. & LEITCH, I.J. (1995): Nuclear DNA amounts in angiosperms. – *Ann. Bot.* **76**: S. 113-176
- BENNETT, M.D. & LEITCH, I.J. (1997): Nuclear DNA amounts in angiosperms – 583 new estimates. – *Ann. Bot.* **80**: S. 169-196
- BENNETT, M.D. & LEITCH, I.J. (2001a): Nuclear DNA amounts in pteridophytes. – *Ann. Bot.* **87**: S. 335-345
- BENNETT, M. D. AND LEITCH, I. J. (2001b): Plant DNA C-values database (release 1.0, Sept. 2001). [HTTP://WWW.RBKEW.ORG.UK/CVAL/HOME PAGE.HTML](http://www.rbkew.org.uk/cval/homepage.html)
- BENNETT, M.D.; LEITCH, I.J. & HANSON, L. (1998): DNA amounts in two samples of angiosperm weeds. – *Ann. Bot.* **82** Supplement A: S. 121-134

- BENNETT, M.D.; SMITH, J.P. & HESLOP-HARRISON, J.S. (1982): Nuclear DNA amounts in angiosperms. – Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B **216**: S. 179-199
- BENNETT, M.D. & SMITH, J.S. (1976): Nuclear DNA amounts in angiosperms. – Phil. Trans. R. Soc. London B **274**: S. 227-274
- BENNETT, M.D. & SMITH, J.S. (1991): Nuclear DNA amounts in angiosperms. – Phil. Trans. R. Soc. London B **334**: S. 309-345
- BHARATHAN, G. (1996): Reproductive development and nuclear DNA content in angiosperms. – Amer. J. Bot. **83**: S. 440-451
- BOSCAIU, M.; VICENTE, O. & EHRENDORFER, F. (1999): Chromosome numbers, karyotypes and nuclear DNA contents from perennial polyploid groups of *Cerastium* (Caryophyllaceae). – Plant Syst. Evol. **218**: S. 13-21
- BOTTINI, M.C.J.; GREIZERSTEIN, E.J.; AULICINO, M.B. & POGGIO, L. (2000): Relationships among genome size, environmental conditions and geographical distribution in natural populations of NW Patagonian species of *Berberis* L. (Berberidaceae). – Ann. Bot. **86**: S. 565-573
- BRÄUTIGAM, S. & BRÄUTIGAM, E. (1996): Determination of the ploidy level in the genus *Hieracium* subgenus *Pilosella* (Hill) S.F. Gray by flow cytometric DNA analysis. – Folia Geobot. Phytotax. **31**: S. 315-321
- BRETAGNOLLE, F.; FELBER, F.; CALAME, F.G. & KÜPFER, P. (1998): Polyploidy in plants. – Bot. Helv. **108**: S. 5-37
- BRUTOVSKA, R.; CELLAROVA, E. & DOLEZEL, J. (1998): Cytogenetic variability of in vitro regenerated *Hypericum perforatum* L. plants and their seed progenies. – Plant Sci. **133**: S. 221-229
- BURTON, T.L. & HUSBAND, B.C. (2000): Fitness differences among diploids, tetraploids, and their triploid progeny in *Chamerion angustifolium*: Mechanisms of inviability and implications for polyploid evolution. – Evolution **54**: S. 1182-1191
- CARMAN, J.G. (1997): Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony. – Biol. J. Linn. Soc. **61**: S. 51-94
- CAVALIER-SMITH, T. (1985): The evolution of genome size. – Chichester (John Wiley & Sons)
- CECCARELLI, M.; FALISTOCCO, E. & CIONINI, P.G. (1992): Variation of genome size and organization within hexaploid *Festuca arundinacea*. – Theor. Appl. Genet. **83**: S. 273-278
- CERBAH, M.; COULAUD, J.; BROWN, S.C. & SILJAK-YAKOVLEV, S. (1999): Evolutionary DNA variation in the genus *Hypochaeris*. – Heredity **82**: S. 261-266
- CHUNG, J.; LEE, J.H.; ARUMUGANATHAN, K.; GRAEF, G.L. & SPECHT, J.E. (1998): Relationships between nuclear DNA content and seed and leaf size in soybean. – Theor. Appl. Genet. **96**: S. 1064-1068
- CREBER, H.M.C.; DAVIEW, M.S.; FRANCIS, D. & WALKER, H.D. (1994): Variation in DNA C value in natural populations of *Dactylis glomerata* L. – New Phytol. **128**: S. 555-561
- DABROWSKA, J. (1992): Chromosome number and DNA content in taxa of *Alchemilla* L. in relation to the distribution of the genus. – Prace Bot. Univ. Wroclawsk. **49**: S. 1-84
- DARLINGTON, C.D. & WYLIE, A.P. (1955): Chromosome atlas of flowering plants. 2. Aufl. – London (Georg Allen & Unwin) 432 S.
- DIMITROVA, D.; EBERT, I.; GREILHUBER, J. & KOZHUHAROV, S. (1999): Karyotype constancy and genome size variation in Bulgarian *Crepis foetida* s. l. (Asteraceae). – Plant Syst. Evol. **217**: S. 245-257
- DIMITROVA, D. & GREILHUBER, J. (2000): Karyotype and DNA-content evolution in ten species of *Crepis* (Asteraceae) distributed in Bulgaria. – Bot. J. Linn. Soc. **132**: S. 281-297
- DOBES, C. & VITEK, E. (2000): Documented chromosome number checklist of Austrian vascular plants. – Wien (Verlag des Naturhistorischen Museums Wien) 642 S.
- DOLEZEL, J. (1997): DNA flow cytometry. Principles and applications. – [HTTP://WWW. upol. cz/lcgcm/flowcyt/flowcyto. html](http://www.upol.cz/lcgcm/flowcyt/flowcyto.html)
- EHRENDORFER, F. (1956): Struktur, Verbreitung und Geschichte der Sippen von *Lepto-Galium* in Bayern. – Ber. Bayer. Bot. Ges. **31**: S. 5-12
- EHRENDORFER, F. (1980): Polyploidy and distribution. In: LEWIS, W.H. [Hrsg.]: Polyploidy. Biological relevance. – New York, London (Plenum Press) S. 45-59
- FAVARGER, C. (1984): Cytogeography and biosystematics. In: GRANT, F.W. [Hrsg.]: Plant Biosystematics. – Toronto (Academic Press Canada) S. 453-476
- FAVRE, A.U. & BROWN, S. (1996): A flow cytometric evaluation of the nuclear DNA content and GC percent in genomes of european oak species. – Ann. Sci. Forest. **53**: S. 915-917
- FEDOROV, A.N. (1969): Chromosome numbers of Flowering Plants. – Leningrad (Acad. Nauk) 926 S.

- FELBER, F. & BEVER, J.D. (1997): Effect of triploid fitness on the coexistence of diploids and tetraploids. – *Biol. J. Linn. Soc.* **60**: S. 95-106
- FLAVELL, R.B. (1980): The molecular characteristics and organisation of plant chromosome DNA sequences. – *Annu. Rev. Pl. Physiol.* **31**: S. 569-596
- FRÖHNER, S. (1995): *Alchemilla, Aphanes*. In: HEGI, G.B. [Hrsg.]: *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Vol. 4(2b) – Berlin (Blackwell) S. 13-249
- FUKUHARA, T. (2000): Variation of pollen and ovule parameters among different ploidy levels of *Corydalis* (Fumariaceae). – *Plant Syst. Evol.* **224**: S. 1-12
- GADELLA, T.W.J. (1972): Biosystematic studies in *Hieracium pilosella* L. and some related species of the subgenus *Pilosella*. – *Bot. Not.* **125**: S. 361-369
- GOLDBLATT, P. (1980): Polyploidy in angiosperms: monocotyledons. In: LEWIS, W.H. [Hrsg.]: *Polyploidy. Biological relevance*. – New York, London (Plenum Press) S. 219-239
- GOLDBLATT, P. (1981): Index to plant chromosome numbers 1975-1978. – *Monographs in Systematic Botany* **5**: S. 1-553
- GOLDBLATT, P. (1984): Index to plant chromosome numbers 1979-1981. – *Monographs in Systematic Botany* **8**: S. 1-447
- GOLDBLATT, P. (1985): Index to plant chromosome numbers 1982-1983. – *Monographs in Systematic Botany* **13**: S. 1-224
- GOLDBLATT, P. (1988): Index to plant chromosome numbers 1984-1985. – *Monographs in Systematic Botany* **23**: S. 1-264
- GOLDBLATT, P. & JOHNSON, D.E. (1990): Index to plant chromosome numbers 1986-1987. – *Monographs in Systematic Botany* **30**: S. 1-243
- GOLDBLATT, P. & JOHNSON, D.E. (1991): Index to plant chromosome numbers 1988-1989. – *Monographs in Systematic Botany* **40**: S. 1-238
- GOLDBLATT, P. & JOHNSON, D.E. (1994): Index to plant chromosome numbers 1990-1991. – *Monographs in Systematic Botany* **51**: S. 1-280
- GOTTSCALK, W. (1976): Die Bedeutung der Polyploidie für die Evolution der Pflanzen. *Fortschritte der Evolutionsforschung* Vol. 7 – Stuttgart (Fischer)
- GOTTSCHECH, G. (1987): Nachträge zu *Hieracium*. In: G. Hegi, *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. – Berlin (Blackwell Wissenschafts-Verlag) S. 1437-1451
- GOVINDARAJU, D.R. & CULLEN, A. (1991): Modulation of genome size in plants: the influence of breeding systems and neighbourhood size. – *Evolutionary Trends in Plants* **5**: S. 43-51
- GREILHUBER, J. (1998): Intraspecific variation in genome size: A critical reassessment. – *Ann. Bot.* **82** Supplement A: S. 27-35
- GRIME, J.P. (1983): Prediction of weed and crop response to climate based upon measurements of nuclear DNA content. – *Aspects of Applied Biology* **4**: S. 1-12
- GRIME, J.P.; HODGSON, J.G. & HUNT, R. (1988): *Comparative Plant Ecology*. – London (Unwin Hyman)
- GRIME, J.P. & MOWFORTH, M.A. (1982): Variation in genome size – an ecological interpretation. – *Nature* **299**: S. 151-153
- GRIME, J.P.; SHACKLOCK, J.M.L. & BAND, S.R. (1985): Nuclear DNA contents, shoot phenology and species co-existence in a limestone grassland community. – *New Phytol.* **100**: S. 435-445
- GUSTAFSSON, A. (1948): Polyploidy, life-form and vegetative reproduction. – *Hereditas* **34**: S. 1-22
- HAGERUP, O. (1932): Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. – *Hereditas* **16**: S. 19-40
- HEGI, G. (1939ff): *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Vol I-VI. 1.-3. Aufl. – Berlin, Hamburg (Paul Parey/Blackwell)
- HODGSON, J.G. (1987): Why do so few plant species exploit productive habitats? An investigation into cytology, plant strategies and abundance within a local flora. – *Funct. Ecol.* **1**: S. 243-250
- HUSBAND, B.C. & SCHEMSKE, D.W. (1997): The effect of inbreeding in diploid and tetraploid populations of *Epilobium angustifolium* (Onagraceae): Implications for the genetic basis of inbreeding depression. – *Evolution* **51**: S. 737-746
- IWATSUBO, Y.; NARUHASHI, N. & WEBER, H.E. (1995): Chromosome numbers of European blackberries. – *Plant Syst. Evol.* **198**: S. 143-149
- KNAPP, R. (1953): Über Zusammenhänge zwischen Polyploidie, Verbreitung, systematischer und soziologischer Stellung von Pflanzenarten in Mitteleuropa. – *Zeitschr. indukt. Abst. – u. Vererbungsl.* **85**: S. 163-179

- KNOUSE, J.A. (1996): Pteridophytes: ferns and fern allies. – [HTTP://WWW.frognet.net/~jaknouse/ferns.html](http://www.frognet.net/~jaknouse/ferns.html)
- KOOPMAN, W.J.M. (2000): Identifying lettuce species (*Lactuca* subsect. *Lactuca*, Asteraceae): A practical application of flow cytometry. – *Euphytica* **116**: S. 151-159
- KRAHULCOVA, A. & HOLUB, J. (1997): Chromosome number variation in the genus *Rubus* in the Czech Republic. I. – *Preslia* **68**: S. 241-255
- KRAMER, K.U. & GREEN, P.S. (1990): Pteridophytes and Gymnospermes. The Families and Genera of Vascular Plants – Berlin (Springer) 404 S.
- KUBIS, S.; SCHMIDT, T. & HESLOP-HARRISON, J.S. (1998): Repetitive DNA elements as a major component of plant genomes. – *Ann. Bot.* **82** Supplement A: S. 45-55
- KUBITZKI, K. [HRSG.] (1998): Flowering plants. Monocotyledones. The Families and Genera of Vascular Plants Vol. III – Berlin (Springer)
- KUBITZKI, K.; ROHWER, J.G. & BITTRICH, V. (1993): Flowering plants. Dicotyledones. The Families and Genera of Vascular Plants Vol. II – Berlin (Springer) 653 S.
- LAUTENSCHLAGER-FLEURY, D. & LAUTENSCHLAGER, E. (1994): Die Weiden von Mittel- und Nordeuropa. – Base (Birkhäuser) 171 S.
- LE THIERRY D'ENNEQUIN, M.L.; PANAUD, O.; BROWN, S.; SILJAK-YAKOVLEV, S. & SARR, A. (1998): First evaluation of nuclear DNA content in *Setaria* genus by flow cytometry. – *J. Hered.* **89**: S. 556-559
- LEITCH, I.J.; CHASE, M.W. & BENNETT, M.D. (1998): Phylogenetic analysis of DNA C-values provides evidence for a small ancestral genome size in flowering plants. – *Ann. Bot.* **82** Supplement A: S. 85-94
- LETZ, R.; UHRIKOVA, A. & MAJOVSKY, J. (1999): Chromosome numbers of several interesting taxa of the flora of Slovakia. – *Biologia* **54**: S. 43-49
- LEVIN, D.A. (1983): Polyploidy and novelty in flowering plants. – *Amer. Naturalist* **122**: S. 1-25
- LEVIN, D.A. (2001): 50 years of plant speciation. – *Taxon* **50**: S. 69-91
- LEWIS, W.H. (1980a): Polyploidy in angiosperms: dicotyledons. In: LEWIS, W.H. [Hrsg.]: Polyploidy. Biological relevance. – New York, London (Plenum Press) S. 241-268
- LEWIS, W.H. [HRSG.] (1980b): Polyploidy. Biological relevance. – New York (Plenum Press)
- LIPPERT, W. (1987): Nachträge zu *Hieracium*. In: G. Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Vol. VI/4. – Berlin (Blackwell Wissenschafts-Verlag) S. 1437-1451
- LÖVE, A. & LÖVE, D. (1949): The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. – *Portugaliae Acta Biol. Ser. A, Special Vol. R. B. Goldschmidt* S. 273-352
- LÖVE, A. & LÖVE, D. (1961): Chromosome numbers of central and northwest European species. – Stockholm (Almqvist & Wiksell)
- LÖVE, A. & LÖVE, D. (1974): Cytotaxonomical Atlas of the Slovenian Flora. – Lehre (Cramer) 1241 S.
- LÖVE, A. & LÖVE, D. (1975): Cytotaxonomical Atlas of the Arctic Flora. – Vaduz (Cramer) 598 S.
- LUMARET, R.; GUILLERM, J.L.; DELAY, J.; AITJHAJ LOUFTI, A. & IZCO, J. (1987): Polyploidy and habitat differentiation in *Dactylis glomerata* L. in Galicia (Spain). – *Oecologia* (Berlin) **73**: S. 436-446
- LUMARET, R.; GUILLERM, J.L.; MAILLET, J. & VERLAQUE, R. (1997): Plant species diversity and polyploidy in islands of natural vegetation isolated in extensive cultivated lands. – *Biodivers. Conserv.* **6**: S. 591-613
- LYSAK, M.A. & DOLEZEL, J. (1998): Estimation of nuclear DNA content in *Sesleria* (Poaceae). – *Caryologia* **51**: S. 123-132
- MANTON, I. (1934): The problem of *Biscutella laevigata* L. – *Zeitschr. induct. Abst. – u. Vererbungsl.* **67**: S. 41-57
- MASTERSON, J. (1994): Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms. – *Science* **264**: S. 421-424
- MESICEK, J. & JAVURKOVA-JAROLIMOVA, V. (1992): List of chromosome numbers of the Czech vascular plants. – Praha (Academia) 144 S.
- MISSOURI BOTANICAL GARDEN (1998): Plant chromosome numbers. [gopher://CISSUS.MOBOT.ORG/771.CHROMO/INDEX/CHROMO](http://gopher://CISSUS.MOBOT.ORG/771.CHROMO/INDEX/CHROMO)
- MOORE, R.J. (1973): Index to plant chromosome numbers: 1967-1971. – *Regnum Vegetabile* **90**: S. 1-539
- MOORE, R.J. (1974): Index to plant chromosome numbers: 1972. – *Regnum Vegetabile* **91**: S. 1-108
- MOORE, R.J. (1977): Index to plant chromosome numbers: 1973-1974. – *Regnum Vegetabile* **96**: S. 1-256
- MOWFORTH, M.A. & GRIME, J.P. (1989): Intra-population variation in nuclear DNA amount, cell size and growth rate in *Poa annua* L. – *Funct. Ecol.* **3**: S. 289-295

- MÜNTZING, A. (1936): The evolutionary significance of autopolyploidy. – *Hereditas* **21**: S. 263-378
- MURRAY, B.G. (1985): Karyotypes and nuclear DNA amounts in *Polypodium* L. (Polypodiaceae). – *Bot. J. Linn. Soc.* **90**: S. 209-216
- MURRAY, B.G. (1998): Nuclear DNA amounts in Gymnosperms. – *Ann. Bot.* **82** Supplement A: S. 3-15
- MYSORE, K.S. & BAIRD, V. (1997): Nuclear DNA content in species of *Eleusine* (Gramineae): a critical re-evaluation using laser flow cytometry. – *Plant Syst. Evol.* **207**: S. 1-11
- NANDINI, A.V.; MURRAY, B.G.; O'BRIEN, I.E.W. & HAMMETT, K.R.W. (1997): Intra- and interspecific variation in genome size in *Lathyrus* (Leguminosae). – *Bot. J. Linn. Soc.* **125**: S. 359-366
- NARAYAN, R.K. (1998): The role of genomic constraints upon evolutionary changes in genome size and chromosome organization. – *Ann. Bot.* **82** Supplement A: S. 57-66
- OBERDORFER, E. (1983): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. – Stuttgart (Ulmer) 1051 S.
- OBERMAYER, R. & GREILHUBER, J. (2000): Genome size in *Hedera helix* L. – a clarification. – *Caryologia* **53**: S. 1-4
- OHRI, D. & KHOSHOO, T.N. (1986): Genome Size in Gymnosperms. – *Plant Syst. Evol.* **153**: S. 119-132
- PETTIT, C. & THOMPSON, J.D. (1999): Species diversity and ecological range in relation to ploidy level in the flora of the Pyrenees. – *Evol. Ecol.* **13**: S. 45-66
- PETROV, D.A. (2001): Evolution of genome size: new approaches to an old problem. – *Trends Genet.* **17**: S. 23-28
- PRICE, H.J.; CHAMBERS, K.L. & BACHMANN, K. (1981): Geographical and ecological distribution of genomic DNA content variation in *Microseris douglasii* (Asteraceae). – *Bot. Gaz.* **142**: S. 415-426
- PRICE, H.J. & JOHNSTON, J.S. (1996): Analysis of plant DNA content by feulgen microspectrophotometry and flow cytometry. In: JAUHAR, P.P. [Hrsg.]: *Methods of Genome Analysis in Plants*. – Boca Raton (CRC Press Inc) S. 115-132
- RAMSEY, J. & SCHEMSKE, D.W. (1998): Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **29**: S. 467-501
- RAVEN, P.H. (1975): The bases of angiosperm phylogeny: cytology. – *Ann. Mo. Bot. Gard.* **62**: S. 724-764
- RAVEN, P.H. (1988): Onagraceae as a model of plant evolution. In: GOTTLIEB, L.D. & JAIN, S.K. [Hrsg.]: *Plant Evolutionary Biology*. – London (Chapman and Hall) S. 85-107
- REES, H. & NARAYAN, R.K.J. (1981): Chromosomal DNA in higher plants. – *Phil. Trans. R. Soc. London B* **292**: S. 569-578
- REESE, G. (1958): Polyploidie und Verbreitung. – *Z. Botanik* **46**: S. 339-354
- REJMANEK, M. (1996): A theory of seed plant invasiveness: The first sketch. – *Biol. Conserv.* **78**: S. 171-181
- ROTHMALER, W. (1990): Exkursionsflora. Band 4, Kritischer Band. 8. Aufl. – Berlin (Verlag Volk und Wissen) 811 S.
- SCHUHWERK, F. & LIPPERT, W. (1997): Chromosomenzahlen von *Hieracium* (Compositae, Lactuceae). Teil 1. – *Sendtnera* **4**: S. 181-206
- SOLTIS, D.E. & SOLTIS, P.S. (1990): Isozyme evidence for ancient polyploidy in primitive angiosperms. – *Syst. Bot.* **15**: S. 328-337
- SOLTIS, P.S. & SOLTIS, D.E. (2000): The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **97**: S. 7051-7057
- STEBBINS, G.L. (1957): Self fertilization and population variability in the higher plants. – *Amer. Naturalist* **91**: S. 337-354
- STEBBINS, G.L. (1971): Chromosomal evolution in higher plants. – London (Edward Arnold)
- STEBBINS, G.L. (1985): Polyploidy, hybridization, and the invasion of new habitats. – *Ann. Mo. Bot. Gard.* **72**: S. 824-832
- STEBBINS, G.L. & DAWE, J.C. (1987): Polyploidy and distribution in the European flora: A reappraisal. – *Bot. Jahrb. Syst.* **108**: S. 343-354
- THIBAUT, J. (1998): Nuclear DNA amount in pure species and hybrid willows (*Salix*): a flow cytometric investigation. – *Can. J. Bot.* **76**: S. 157-165
- THOMAS, C.A. (1971): The genetic organization of chromosomes. – *Annual Review of Genetics* **5**: S. 237-256
- THOMPSON, J.D. & LUMARET, R. (1992): The evolutionary dynamics of polyploid plants: origins, establishment and persistence. – *Trends Ecol. Evol.* **7**: S. 302-307

- THOMPSON, K. (1990): Genome size, seed and germination temperature in herbaceous angiosperms. – *Evolutionary Trends in Plants* **42**: S. 113-116
- TISCHLER, G. (1934): Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins, mit Ausblicken auf andere Florengebiete. – *Botanische Jahrbücher* **67**: S. 1-36
- TORRELL, M. & VALLES, J. (2001): Genome size in 21 *Artemisia* L. species (Asteraceae, Anthemideae): Systematic, evolutionary, and ecological implications. – *Genome* **44**: S. 231-238
- TURPEINEN, T.; KULMALA, J. & NEVO, E. (1999): Genome size variation in *Hordeum spontaneum* populations. – *Genome* **42**: S. 1094-1099
- T'HART, H. (1991): Evolution and classification of the European *Sedum* species (Crassulaceae). – *Flora Mediterranea* **2**: S. 31-61
- VAGERA, J.; PAULIKOVA, D. & DOLEZEL, J. (1994): The development of male and female regenerants by in vitro androgenesis in dioecious plant *Melandrium album*. – *Ann. Bot.* **73**: S. 455-459
- VAN DIJK, P. & BAKX-SCHOTMAN, J.M.T. (1997): Chloroplast DNA phylogeography and cytotype geography in autotetraploid *Plantago media*. – *Mol. Ecol.* **6**: S. 345-352
- VAN DUREN, M.; MORPURGO, R.; DOLEZEL, J. & AFZA, R. (1996): Induction and verification of autotetraploids in diploid banana (*Musa acuminata*) by in vitro techniques. – *Euphytica* **88**: S. 25-34
- VAN LOON, J.C. (1987): A cytotoxonomical atlas of the Balkan flora. – Vaduz (Cramer) 456 S.
- VEKEMANS, X.; LEFEBVRE, C.; COULAND, J.; BLAISE, S. & SILJAK-YAKOVLEV, S. (1996): Variation in nuclear DNA content at the species level in *Armeria maritima*. – *Hereditas* **124**: S. 237-243
- VINOGRADOV, A.E. (2001): Mirrored genome size distributions in monocot and dicot plants. – *Acta Biotheoretica* **49**: S. 43-51
- VOGEL, K.P.; ARUMUGANATHAN, R. & JENSEN, K.B. (1999): Nuclear DNA content of perennial grasses of the triticeae. – *Crop Sci.* **39**: S. 661-667
- VOGLMAYR, H. (2000): Nuclear DNA amounts in mosses (Musci). – *Ann. Bot.* **85**: S. 531-546
- WAKAMIYA, I.; NEWTON, R.J.; JOHNSTON, J.S. & PRICE, H.J. (1993): Genome size and environmental factors in the genus *Pinus*. – *Amer. J. Bot.* **80**: S. 1235-1241
- WAKAMIYA, I.; PRICE, H.J.; MESSINA, M.G. & NEWTON, R.J. (1996): Pine genome size diversity and water relations. – *Physiologia Plantarum* **96**: S. 13-20
- WEBER, H.E. (1995): *Rubus* L. In: HEGI, G.B. [Hrsg.]: *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, Vol. IV/2A. – Berlin (Blackwell Wissenschafts-Verlag) S. 284-595
- WULF, H.D. (1950): Chromosomenstudien an der schleswig-holsteinischen Angiospermen-Flora. V. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **63**: S. 64-70
- YOKOYA, K.; ROBERTS, A.V.; MOTTLEY, J.; LEWIS, R. & BRANDHAM, P.E. (2000): Nuclear DNA amounts in roses. – *Ann. Bot.* **85**: S. 557-561
- ZOLDOS, V.; PAPES, D.; BROWN, S.C.; PANAUD, O. & SILJAK-YAKOVLEV, S. (1998): Genome size and base composition of seven *Quercus* species: Inter- and intra-population variation. – *Genome* **41**: S. 162-168

Danksagung: Ich danke S. Bräutigam, S. Fröhner, und H. E. Weber für die Bearbeitung der Chromosomenzahlen von *Hieracium*, *Alchemilla* und *Rubus* sect. *Rubus* und J. Dolezel, I. Leitch, und B. Murray für Literaturhinweise bei der Zusammenstellung der DNA-Gehalte.

#### **Anschrift des Verfassers:**

Dr. Walter Durka  
 UFZ-Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH  
 Sektion Biozönoseforschung  
 D-06120 Halle  
 E-Mail: walter.durka@halle.ufz.de