

Zeitschrift: Botanica Helvetica
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 93 (1983)
Heft: 2

Artikel: Karyologische und palynologische Studien zur Verwandtschaft der *Polygala chamaebuxus* L.
Autor: Merxmüller, H. / Heubl, G.R.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-65243>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 20.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Karyologische und palynologische Studien zur Verwandtschaft der *Polygala chamaebuxus* L.

von H. Merxmüller und G.R. Heubl
München

Manuskript eingegangen am 24. Mai 1983

Abstract

Merxmüller H. and G.R. Heubl (1983). Karyological and palynological studies on related species of *Polygala chamaebuxus* L. Bot. Helv. 93: 133–144. The European-North-african species of *Polygala* sect. *Chamaebuxus* (*P. munbyana*, *P. balansae*, *P. webbiana*, *P. vayredae* and *P. chamaebuxus*) have been investigated palynologically, the three last named karyologically, too. The correlation of pollen size and ploidy level suggests diploidy for *P. munbyana*, tetraploidy for the three next ones and hexaploidy for *P. chamaebuxus*.

In *P. webbiana* and *P. vayredae* $2n = 28$ has been found; the idiograms are in favour of tetraploidy on $x = 7$. The chromosome number of $2n = 44$ in *P. chamaebuxus* may therefore be interpreted as hyper-hexaploidy. The idiograms leave no doubt on their close relationship. B-chromosomes are found regularly in *P. chamaebuxus* (1–4) and often in *P. vayredae* too (1–2); their presence seems to be responsible for the appearance of univalents in the PMC-meiosis.

The evolution of the group concerned seems to have taken place in the SW-Mediterranean and to have continued on the Iberian way as far as the Alps and Central Europe.

Einleitung

Von der gänzlich fehlgehenden Zählung von $2n = 38$ durch Mattick (in Tischler 1950) abgesehen, liegen für *Polygala chamaebuxus* L. bislang nur die karyologischen Studien von Glendinning aus der Schule Favargers vor. Er fand (Glendinning 1955) in Pollenmitosen die Zahlen $n = 22$, 23 und 24, bei der einzigen von ihm beobachteten Meiose $n = 23$. Seither werden für die Art $2n = \text{ca. } 46$ angegeben. Im haploiden Satz fielen ihm zwei ungewöhnlich große Chromosomenpaare (eines mit subterminalem, das andere mit scheinbar terminalem Zentromer) auf, was von ihm als Hinweis auf Tetraploidie gedeutet wurde.

In einer weiteren Arbeit (Glendinning 1960) verglich er damit das Karyogramm der zweifellos verwandten *P. vayredae* Costa ($2n = 28$), bei der er im haploiden Satz wieder

zwei sehr große Chromosomen mit subterminalem Zentromer (und ein auch bei *P. chamaebuxus* vorhandenes, etwas kleineres mit medianem Zentromer) fand, wo jedoch die beiden großen Chromosomen mit terminalem Zentromer fehlen. Er schloß daraus, daß «while *P. vayredae* may be a parent of *P. chamaebuxus*, a second parent must have contributed these latter chromosomes».

Wir hatten uns, angeregt von einer Aufsammlung von *P. vayredae* an der Typuslokalität, schon seit einiger Zeit mit der Frage der Herkunft von *P. chamaebuxus* beschäftigt, als wir – wiederum aus der «école neuchâteloise» – von Mme Galland Fixierungen von einer dritten Art dieser Gruppe, nämlich der marokkanischen *P. webbiana* Cosson, in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt bekamen. Wir glauben, dadurch in unserem Problem etwas weitergekommen zu sein. Wenn auch von einer abschließenden Lösung noch nicht die Rede sein kann, so scheint uns doch der Bezug zu unserem verehrten Jubilar so eng, daß wir ihm gerade diesen Zwischenbericht zu seinem Festtag widmen möchten.

Methoden

Für die zytologischen Untersuchungen wurden Quetschpräparate von Wurzelspitzen und Blütenknospen angefertigt. Die Wurzelspitzen wurden 1–2 Stunden in 0,002 Mol. wässriger 8-Hydroxychinolinlösung bei 5–8 °C vorbehandelt, in Alkohol: Eisessig (3:1) fixiert und mit 1n HCl 10 Minuten im Thermostaten bei 60 °C hydrolysiert. Nach dem Überführen der Wurzelspitzen in kalte 1n Salzsäure wurde bei Raumtemperatur nach Feulgen gefärbt. Nach etwa 2 bis 3 Stunden hatten die Chromosomen ihre optimale Färbung erreicht. Durch 20minütiges Verweilen in SO₂-Wasser wurde überschüssiger Farbstoff aus dem Gewebe entfernt. Derart behandelte Wurzelspitzen wurden dann in Leitungswasser überführt und in üblicher Weise in einem Tropfen Orcein-Eisessig zu Quetschpräparaten verarbeitet. Für die Meiose-Untersuchungen wurden im September Blütenknospen fixiert, die Antheren freipräpariert und mit Karminessigsäure (KE) gefärbt.

Vollständige Metaphaseplatten im Zustand optimaler Kontraktion und Separation der Chromosomen wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates bei 2500-facher Vergrößerung dargestellt und zusätzlich mit einem Zeiss-Photomikroskop auf Kleinbildfilm (Ilford Pan-F) aufgenommen.

Für die Zuordnung homologer Chromosomen, die keine speziellen Marker besitzen (Satelliten, sek. Einschnürungen, heterochromatische Segmente) wurde der Vorschlag von Patau (1960, 1965) aufgegriffen, Chromosomen mit gleichem Index und einem Längenunterschied von weniger als 10% in Gruppen zusammenzufassen. Von den untersuchten Arten wird jeweils ein Chromosomensatz repräsentativ dargestellt, wobei zur Darstellung der Idiogramme durchschnittlich 5 bis 10 Metaphaseplatten ausgemessen und statistisch berechnet wurden.

Für pollenmorphologische Untersuchungen wurden junge Blüten von Herbarbelegen abgenommen und der Pollen kurzzeitig in KE erwärmt. Mit Hilfe des Okularmikrometers wurde der größte Außendurchmesser (Pol und Äquator) samt Exine von jeweils 25 Pollenkörnern festgestellt und die statistischen Werte errechnet. Für die lichtmikroskopische Oberflächenbetrachtung (LO-Analyse) und zur kontrastreichen Darstellung der Pollenstrukturen wurde zusätzlich mit Lactophenol-Baumwollblau gefärbt. Von allen karyologisch und palynologisch untersuchten Arten befinden sich Belegexemplare im Herbar der Botanischen Staatssammlung München (M).

Systematik und geographische Verbreitung

Polygala sect. *Chamaebuxus* wird in der Monographie Chodats (1893) in drei geographisch weit getrennte Subsektionen gegliedert, zu deren phylogenetischem Zusammenhang der Autor allerdings bereits 1896 einige verständliche Zweifel anmeldet. Die uns hier interessierenden fünf nordafrikanisch-europäischen Arten bilden die

Subsektion III, der Chodat (offensichtlich wieder mit einigem Zweifel) die nordostamerikanische *P. paucifolia* Willd. zugesellt, was uns aus geographischen, morphologischen und vor allem karyologischen ($2n = 34$, s. Löve & Löve) Gründen nicht angebracht erscheint. Wir werden auf diese letztgenannte Art nicht mehr zurückkommen.

Von unseren fünf Arten steht die im Hohen Atlas verbreitete *P. balansae* Cosson als oft in Büschen klimmender Dornenstrauch etwas isoliert; ihr näheres Studium wäre zweifellos von Interesse. Dagegen sind die restlichen vier Arten Zwergsträucher, die morphologisch derart viele Gemeinsamkeiten haben, daß in ihren engen Zusammenhang kaum ernsthafte Zweifel zu setzen sind. Von ihnen bewohnt *P. webbiana* Cosson das marokkanische Rif, *P. munbyana* Boiss. & Reuter den westalgerischen Atlas, während *P. vayredae* Costa nur in einem engbegrenzten Gebiet in den katalanischen Vorpyrenäen anzutreffen ist. Das mit Abstand größte Areal nimmt *P. chamaebuxus* L. ein, die die gesamten Alpen, einen großen Teil der Apenninen und die nordwestlichen illyrischen Gebirge besiedelt und außerdem sprungweise über die herzynischen Gebirge bis in die Karpaten vordringt. Ein früher oft genanntes isoliertes Vorkommen in den Ostpyrenäen (aus der Gegend von Ceret, im Herb. Foucaud, s. De Bolos 1946) wird in den neueren Floren nicht mehr erwähnt.

Material und Chromosomenzahlen

Polygala chamaebuxus L.

Deutschland

Bayern: An der Amper bei Unteraltling, Waldrand; ca. 600 m; leg. E. Bayer;

- | | |
|---|------------------|
| 1.6.1980 | $2n = 44 + 2-3B$ |
| — München, Isarhochufer zwischen Grünwald und Großhesselohe; ca. 580 m; leg. G. Heubl; | |
| 30.4.1981 | $2n = 44 + 2B$ |
| — Wolfratshausen, Umgebung der Aumühl, ca. 570 m; leg. E. Albertshofer; | |
| 2.6.1981 | $2n = 44 + 2-3B$ |
| — München, Garchinger Heide bei Eching, ca. 460 m; leg. W. & G. Heubl; | |
| 26.4.1981 | $2n = 44 + 2B$ |
| — München, Perlacher Forst, am Weg von Harlaching nach Deisenhofen; ca. 520 m; leg. W. & G. Heubl; 14.5.1981 | $2n = 44 + 1-3B$ |
| — Chiemgauer Alpen, Geigelstein am Abstieg zur Unteren Schreckalm; ca. 1600 m; leg. E. Albertshofer; 19.7.1980 | $2n = 44 + 2-4B$ |
| — Oberpfalz, am Keilstein bei Regensburg; ca. 450 m; leg. W. & G. Heubl; | |
| 19.5.1981 | $2n = 44 + 2B$ |
| — Bad Tölz, zwischen Lenggries und dem Walchensee, kurz vor Jachenau; ca. 760 m; leg. W. & G. Heubl; 8.9.1980 | $2n = 44 + 1-2B$ |
| — Bad Reichenhall, Unterjettenberg, am Weg zur Brunnhaus-Wirtschaft; ca. 1100 m; leg. E. Albertshofer; 3.6.1981 | $2n = 44 + 2-3B$ |

Österreich

Tirol: Lechtaler Alpen, Reutte, vom Hahnenkamm in Richtung Schneidspitze; ca. 1800 m; leg. E. Albertshofer; 28.6.1981

- | | |
|--|------------------|
| | $2n = 44 + 1-2B$ |
| — Innsbruck, an der Brennerstraße kurz vor Matrei; leg. W. & G. Heubl; 20.5.1981 | $2n = 44 + 2B$ |

Kärnten: Karawanken, zwischen Freibach und Ferlach; ca. 1500 m; leg. W. & G. Heubl;

- | | |
|-----------------|----------------|
| 13.6.1981 | $2n = 44 + 2B$ |
|-----------------|----------------|

- Vorarlberg: Arlbergpaß, zwischen Stuben und Zürs; ca. 1700 m; leg. W. & G. Heubl;
 28.6.1980 $2n = 44 + 2-3B$
 Steiermark: Gröbming, Stoderzinken-Hochstraße; kurz vor dem Steiner Haus; ca. 1500 m; leg. W.
 & G. Heubl; 5.6.1981 $2n = 44 + 2B$
 Niederösterreich: Ötscherland, zwischen Gaming und Langnau, an der Abzweigung Lackenhof;
 ca. 1300 m; leg. W. & G. Heubl; 8.6.1981 $2n = 44 + 1-3B$

Schweiz

- Graubünden: Glarner Alpen, Umgebung von Flims-Waldhaus; leg. G. Heubl;
 14.6.1982 $2n = 44 + 1-2B$

Italien:

- Südtirol: Hänge westl. von Kaltern, unterhalb des Mendel-Passes; ca. 800 m; leg. G. Heubl
 22.5.1981 $2n = 44 + 2B$
 — Meran, Verdins, Oberkirn in Richtung Lärchenheim; ca. 1800 m; leg. W. & G. Heubl;
 28.5.1981 $2n = 44 + 2-4B$
 — Bozen, Seiseralm-Gebiet, am Weg zum Schlern; ca. 1200 m; leg. W. & G. Heubl;
 8.9.1980 $2n = 44 + 2-3B$
 Südtirol: Bozen, bei Klobenstein; an der Auffahrt zum Rittener-Horn; ca. 1180 m; leg. G. Heubl;
 9.9.1980 $2n = 44 + 2B$
 Trient: Arco, an der Auffahrt zum Monte Velo; ca. 1400 m; leg. W. & G. Heubl;
 24.5.1981 $2n = 44 + 1B$
 — Carbonare, am Passo del Sommo in Richtung Lavarone, ca. 1300 m; leg. W. & G. Heubl;
 26.5.1981 $2n = 44 + 2-3B$

Polygala vayredae Costa

Spanien:

- Katalonien: Gerona, Coll Carrera, im Vall Bach NW Olot; ca. 500–650 m; leg. H. Merxmüller
 & W. Gleisner, 27.4.1973 $2n = 28 \pm 1-2B$

Polygala webbiana Cosson

Marokko:

- Tetouan: Rifatlas, Chechouen; leg. Galland; 1981 $2n = 28$

Palynologisch untersuchte Herbarbelege

- P. chamaebuxus* L. Deutschland, Bayern, München, leg. G. Heubl, 14.5.1981
 — Österreich, Tirol, Matrei, leg. G. Heubl, 20.5.1981
 — Italien, Südtirol, Meran, Verdins; leg. G. Heubl, 28.5.1981
 — Schweiz, Graubünden, Flims; leg. G. Heubl, 14.6.1982
P. vayredae Costa Spanien, Katalonien, Olot; leg. H. Merxmüller & W. Gleisner, 27.4.1973
P. webbiana Cosson Marokko, Xauen, Kalaa; leg. Font Quer, 11.5.1928
P. munbyana Boiss. & Reuter Algerien, Oran, M' Silva; leg. d'Alleizette, April 1920
P. balansae Cosson Marokko, Hoher Atlas, Tizi-n-Test; leg. H. Merxmüller & F. Oberwinkler,
 14.4.1967

Karyotyp-Analysen

Die Chromosomen der untersuchten Arten sind, wie schon Glendinning fand, von bemerkenswert verschiedener Größe. Zu ihrer Charakterisierung schließen wir uns der Terminologie von Darlington (1963) und Tschermak-Woess (1967) an, die aus Zweckmäßigkeitsgründen die Chromosomen in zwei Größenklassen einteilen und sie als L-Chromosom und, soweit ihre Zahl stabil ist, als K- bzw. S-Chromosom bezeichnen.

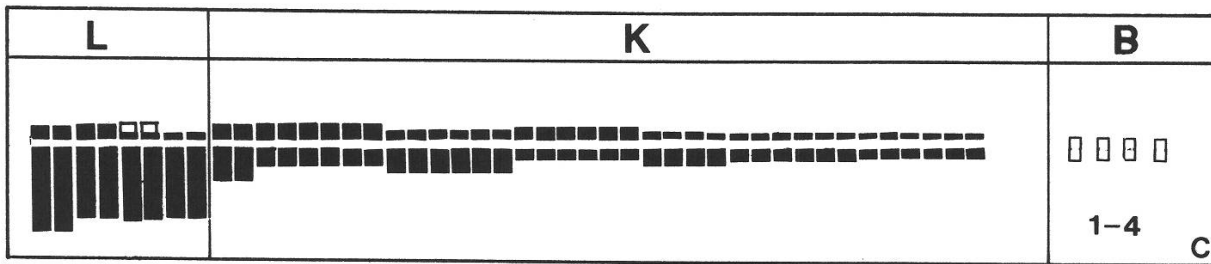
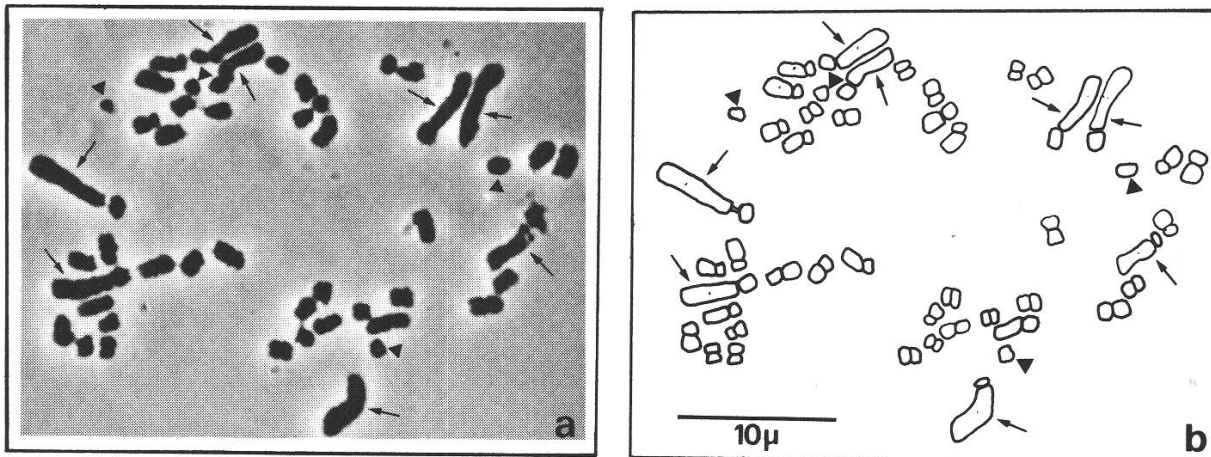


Abb.1 *Polygala chamaebuxus* L. a, b-Metaphaseplatte mit $2n = 44 + 4$ B-Chromosomen. c-Idiogramm des diploiden Satzes. L- und B-Chromosomen sind durch Signaturen gekennzeichnet.

Entsprechend dieser Einteilung und unter Berücksichtigung der üblichen Typisierung der Chromosomen nach der Lage des Zentromers (Levan et al. 1964) kann man für *P. chamaebuxus* folgende Karyotyp-Konstitution angeben: 8 auffallend großen L-Chromosomen stehen 36 K-Chromosomen gegenüber (Abb. 1). Von den L-Chromosomen besitzen 6 eine submedianen Zentromerposition, während 2 Chromosomen als deutlich akrozentrisch anzusprechen sind. Fast mit gleicher Häufigkeit beobachtet man Chromosomensätze, die nur 4 sm-Chromosomen besitzen, dafür aber 4 subtelozentrische Chromosomen aufweisen. Im Bereich der K-Chromosomen treten 6 größere metazentrische und 2 ebenfalls größere deutlich submetazentrische Chromosomen in Erscheinung. Die übrigen kleinen Chromosomen sind sehr symmetrisch gebaut, haben eine mediane bis submedianen Lage des Zentromers und lassen bestimmte Gruppierungen erkennen. Die Länge des größten Chromosoms beträgt $6,2 \mu\text{m}$, die des kleinsten dagegen nur $0,8 \mu\text{m}$. Das Verhältnis L-Chromosom : K-Chromosom wurde mit 2:1-4:1 ermittelt.

Im mitotischen Teilungsablauf wurden vereinzelt Fehlverteilungen der L-Chromosomen beobachtet. Infolge von Non-Disjunction entstehen somit Tochterkerne, die eine Genom-Konstitution von $2n \pm 1$ bzw. $2n \pm 2$ aufweisen.

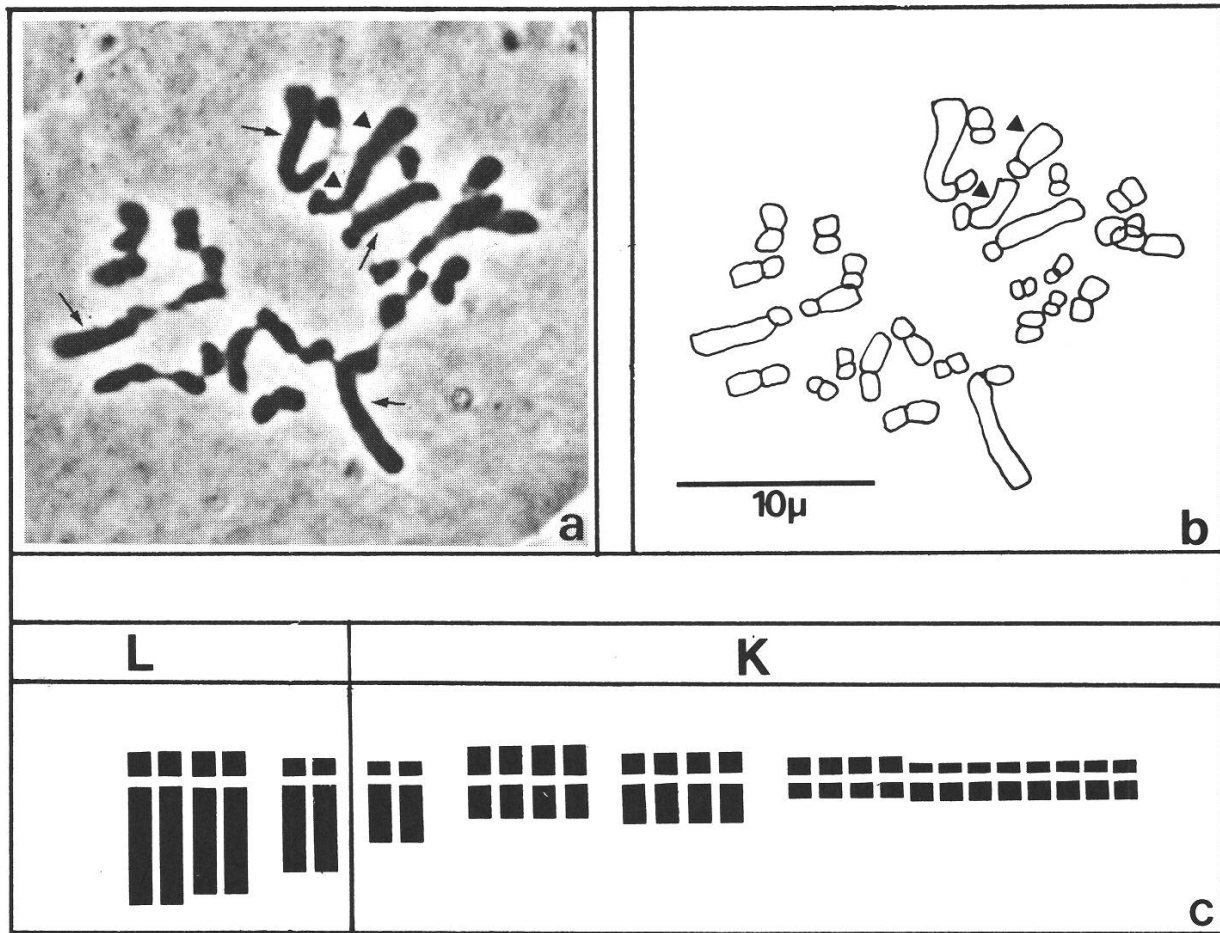
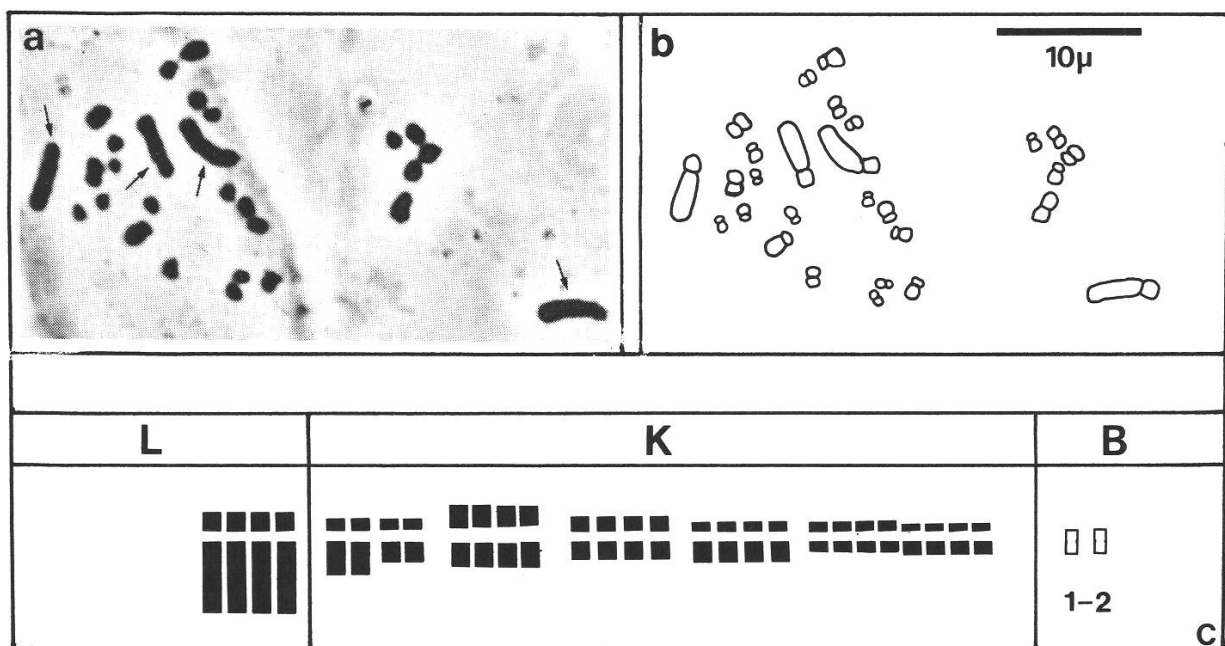


Abb.2 *Polygala webbiana* Cosson a,b-Metaphaseplatte mit $2n=28$ Chromosomen. c-Idiogramm des diploiden Satzes.

Abb.3 *Polygala vayredae* Costa a,b-Metaphaseplatte mit $2n=28$ Chromosomen. c-Idiogramm des diploiden Satzes.



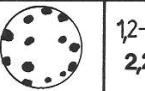
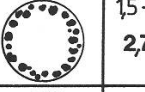

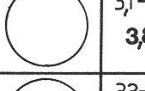

Für *Polygala webbiana* Cosson wurde eine Chromosomenzahl von $2n = 28$ ermittelt. Der Karyotyp (Abb.2) besitzt 4 auffallend heterobrachiale L-Chromosomen mit submedianer Zentromerposition. Sehr charakteristisch ist ein submetazentrisches Chromosomenpaar mittlerer Größe. Im Bereich der K-Chromosomen lassen sich 4 metazentrische Chromosomen identifizieren sowie ein Chromosomenpaar ähnlicher Größe mit eindeutig submedialer Zentromerlage. Die übrigen kleinen Chromosomen sind wenig differenziert und meta- bis submetazentrisch.

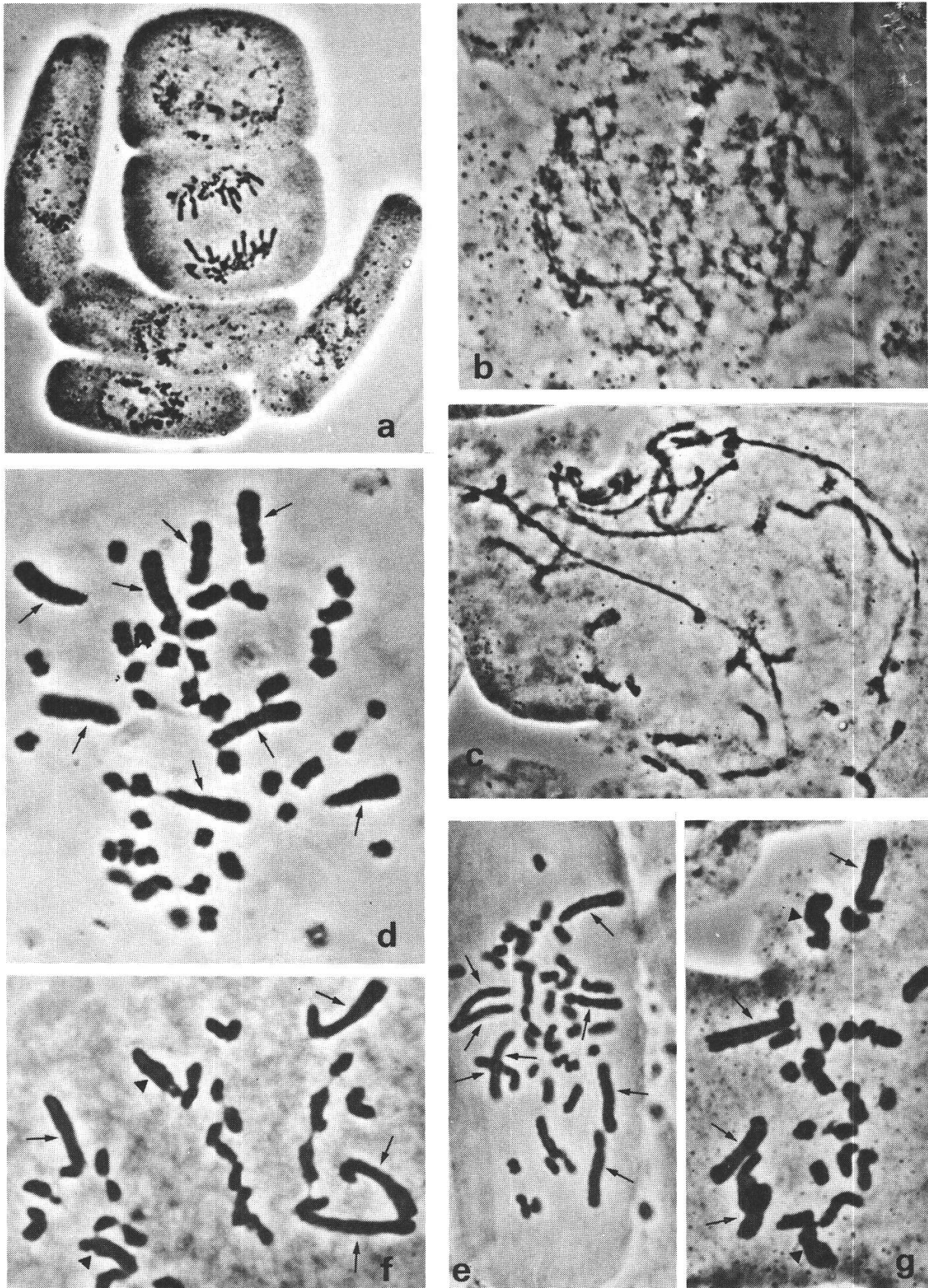
Für *Polygala vayredae* Costa wurde die frühere Zählung von Glendinning (1960) mit $2n = 28$ bestätigt. Der Karyotyp (Abb.3) läßt sich in 4 gleich große L-Chromosomen und 24 K-Chromosomen einteilen. Innerhalb der kleinen Chromosomen treten 4 metazentrische Chromosomen etwas deutlicher in Erscheinung, denen ein submetazentrisches Paar ähnlicher Größe anzuschließen wäre. Die restlichen Chromosomen sind überwiegend meta- bis submetazentrisch und verteilen sich in ähnlicher Weise wie im Karyotyp von *P. webbiana*.

In den analysierten Kernen wurde bei *P. chamaebuxus* stets eine variable Zahl von 1–4 akzessorischen Chromosomen gefunden; auch bei *P. vayredae* waren öfters bis zu 2 vorhanden. Aufgrund ihrer Größe, des Anteils an Heterochromatin und ihres untypischen Verhaltens in der Mitose und Meiose lassen sie sich als B-Chromosomen typisieren.

Die Möglichkeit ihrer Entstehung durch Fragmentation einzelner L-Chromosomen scheint zumindest bei *P. chamaebuxus* wahrscheinlich, da auffällige strukturelle Unterschiede im kurzen Arm von Chromosom 6 und 7 zu beobachten sind. Fast alle Karyotypen, die durch solche Defizienzen ausgezeichnet sind, haben eine erhöhte Frequenz an B-Chromosomen. Es ist nicht auszuschließen, daß die chromosomale Instabilität bestimmter L-Chromosomen ihre Ursache in einer optisch nicht erkennbaren Satelliten-Annexion an den kurzen Arm hat. Diese Annahme wird insofern von unseren Prophase-Studien gestützt, die zeigen, daß an den kurzen Armen auffallend heterochromatische Segmente sitzen. Im übrigen dürfte mit diesen B-Chromosomen auch das

Abb.4 Vergleich der pollenmorphologischen Daten der untersuchten Arten.

Spezies	2n	Pollenmessungen		P/E	Colpi		Apocolpium		Poren	Meridiane	
		VB(μ)	\bar{x} (μ)		Anzahl	LxB(μ)	Ø(μ)	Fläche		B(μ)	Verzw.
<i>P. munbyana</i>	?	40,1–54,2	46,3	1,2	13–19 17,2	35 × 5,1	25,2	498,8		12–30 2,2	ja
<i>P. balansae</i>	?	45,3–57,5	51,3	1,2	14–20 17,3	39 × 6,3	25,4	506,7		15–46 2,7	nein
<i>P. webbiana</i>	28	52,4–62,5	54,1	1,2	15–19 17,0	43 × 6,5	32,2	814,3		10–33 1,5	ja
<i>P. vayredae</i>	28	45,6–60,1	52,5	1,1	12–17 14,6	37 × 5,7	27,4	589,6		31–52 3,8	nein
<i>P. chamaebuxus</i>	44	50,1–67,6	58,2	1,1	13–19 15,5	41 × 5,9	33,7	892,0		33–55 4,5	nein



Tafel 1. a-Interphasekerne mit zahlreichen Chromozentren; daneben späte Anaphase. b-Frühe Spiralprophase. c-Mittlere Prophase; die deutlich heterochromatischen L-Chromosomen erfüllen den Kernraum. d,e-*Polygala chamaebuxus*; Metaphase-Stadien, (d) $2n = 44 + 2B$ (e) $2n = 44 + 3B$. f,g-*Polygala webbiana*; Metaphasen mit $2n = 28$ Chromosomen.

häufige Auftreten von 1-2 Univalenten in der Meiose zusammenhängen, die die schon von Glendinning (1955) festgestellte variable gametische Chromosomenzahl von $n = 22-24$ bedingen.

In den Interphase- und Ruhekernen von *P. chamaebuxus* ließen sich zahlreiche kompakte heterochromatische Körper feststellen. Bei den meisten dieser Chromozentren scheint es sich um die heterochromatischen Segmente der L-Chromosomen zu handeln. Bemerkenswert scheint die Beobachtung, daß der Formwechsel der nur partiell heterochromatischen K-Chromosomen erst mit einiger Verzögerung einsetzt. Erst ab der mittleren Prophase lassen sich beide Chromosomen-Typen im Kernraum nebeneinander erkennen (s. Tafel 1a, b, c).

Palynologische Untersuchungen

Die Pollenkörner der fünf untersuchten Arten sind einheitlich polycolporat und von sphäroidaler Form. Der Quotient aus Pol- zu Äquatordurchmesser (P/E) liegt bei 1,1–1,2. Die Variationsbreite (VB) in der Pollengröße umfaßt den Bereich von 40,1–67,6 μm . Obwohl die Mittelwerte (\bar{x}) relativ nahe beieinander liegen, läßt sich innerhalb dieses kleinen Sippenkomplexes eine Größenzunahme der Pollenkörner um ca. 10% feststellen (46,3 \rightarrow 51,3–54,1 \rightarrow 58,2). Wenn dies, wie es den Anschein hat, mit der Zunahme der Ploidiestufe zusammenhängt, könnte der Rückschluß erlaubt sein, daß die karyologisch bisher noch unbekannte *P. munbyana* noch auf dem diploiden Niveau steht.

Die Zahl der Aperturen umfaßt einen Streubereich von 12–20. Die Colpi (LxB, gemessen in Seitenansicht) sind 35–43 μm lang und etwa 5,0–6,5 μm breit.

Während die nordafrikanischen Arten ein deutlich perforiertes Apocolpium besitzen, findet man im Polbereich bei *P. vayredae* und *P. chamaebuxus* nur selten Poren im Tectum. Die Porengröße schwankt zwischen 1–5 μm . Das Verteilungsmuster der zahlreichen Polperforationen erfaßt bei *P. balansae* nur den peripheren Apocolpiumbereich. Bei *P. munbyana* dagegen findet man auch im zentralen Teil eine größere Anzahl an Poren (4–10), während *P. webbiana* nur noch wenige (1–4) oder keine Poren mehr besitzt und diesbezüglich den beiden europäischen Arten sehr ähnlich ist.

Im Bereich der Leisten zwischen den Polen findet man bei den Atlaspflanzen meist schmale Meridiane (B), die in Polnähe oft gabelig verzweigt sind, während die beiden europäischen Arten relativ breite Leisten aufweisen. Demzufolge ist bei den letzteren Arten auch die Zahl der Colpi vermindert (17 \rightarrow 14,15).

Karyotyp-Differenzierung und Sippenbildung

Eine Gegenüberstellung der in dieser Studie ermittelten Idiogramme (Abb. 5) legt uns den Schluß nahe, daß alle drei untersuchten Arten auf der Basiszahl $x = 7$ aufbauen. In dieser Sicht wäre die Ermittlung des Karyogramms der, wie oben erwähnt, möglicherweise diploiden *P. munbyana* von höchstem Interesse.

Was uns aber heute gegenüber Glendinning weit deutlicher geworden scheint, ist die prinzipielle Übereinstimmung der Idiogramme, sofern wir *P. webbiana* und *P. vayredae* als tetraploid, *P. chamaebuxus* als (hyper-) hexaploid betrachten. Mehr noch: Alle entscheidenden Differenzierungsschritte dürften ausschließlich die Chromosomenpaare 7/8, 9/10 und 23/24 betreffen.

Dies wird bei einem Vergleich von *P. webbiana* (5a) und *P. vayredae* (5b) besonders deutlich: in beiden Idiogrammen lassen sich die meisten Chromosomen in Vierergruppen anordnen, nur die fraglichen Paare bilden je zwei klare Zweiergruppen, nämlich 7/8 und 9/10 bei *P. webbiana*, 9/10 und 23/24 bei *P. vayredae*. Inwieweit das Auftreten von bis zu 2 B-Chromosomen bei *P. vayredae* mit dem «Schrumpfen» des 7/8er-Paares zu 23/24 zusammenhängen mag, muß offen bleiben.

Noch überzeugender wird das Bild, wenn wir nun die Chromosomen von *P. chamaebuxus* (5d) in ähnlicher Weise gruppieren. Alle «normalen» Paare bilden hier einigermaßen eindeutige Sechsergruppen; die Paare 7/8 und 9/10 sind einfach, das Paar 23/24 doppelt vertreten. Es scheint uns beim derzeitigen Kenntnisstand müßig, darüber zu spekulieren, ob besondere Umbauvorgänge oder etwa meiotisches Non-Disjunction zur Erhöhung der theoretischen Chromosomenzahl 42 auf 44 beigetragen haben; was uns gesichert erscheint, ist das Vorliegen einer hyper-hexaploiden Sippe, die aus dem gleichen Grundstock dieses Verwandtschaftskreises hervorgegangen ist. Auch wieweit daran allopoloide Vorgänge beteiligt gewesen sein mögen, läßt sich derzeit kaum abschätzen, wenn man auch z. B. an die Vereinigung eines unreduzierten Gameten vom Typ der *P. webbiana* mit dem reduzierten einer *P. vayredae* denken könnte. Mit einiger Sicherheit scheint uns die arithmetisch so naheliegende Hinzunahme eines Elters mit $2n = 16$ (5c) ausgeschlossen werden zu können.

Seit Christs (1897) «Kaptheorie» spukt *P. chamaebuxus* L. als klassisches Beispiel eines alafrikanischen Elements der Alpenflora in der Literatur herum. Was uns heute davon belegbar erscheint, ist die Existenz eines südwestmediterranen Formenkreises, der möglicherweise in *P. munbyana* einen relativ ursprünglichen Typ bewahrt haben

Abb.5 Gegenüberstellung der Idiogramme der zytologisch untersuchten *Polygala*-Arten aus der Sektion *Chamaebuxus*.

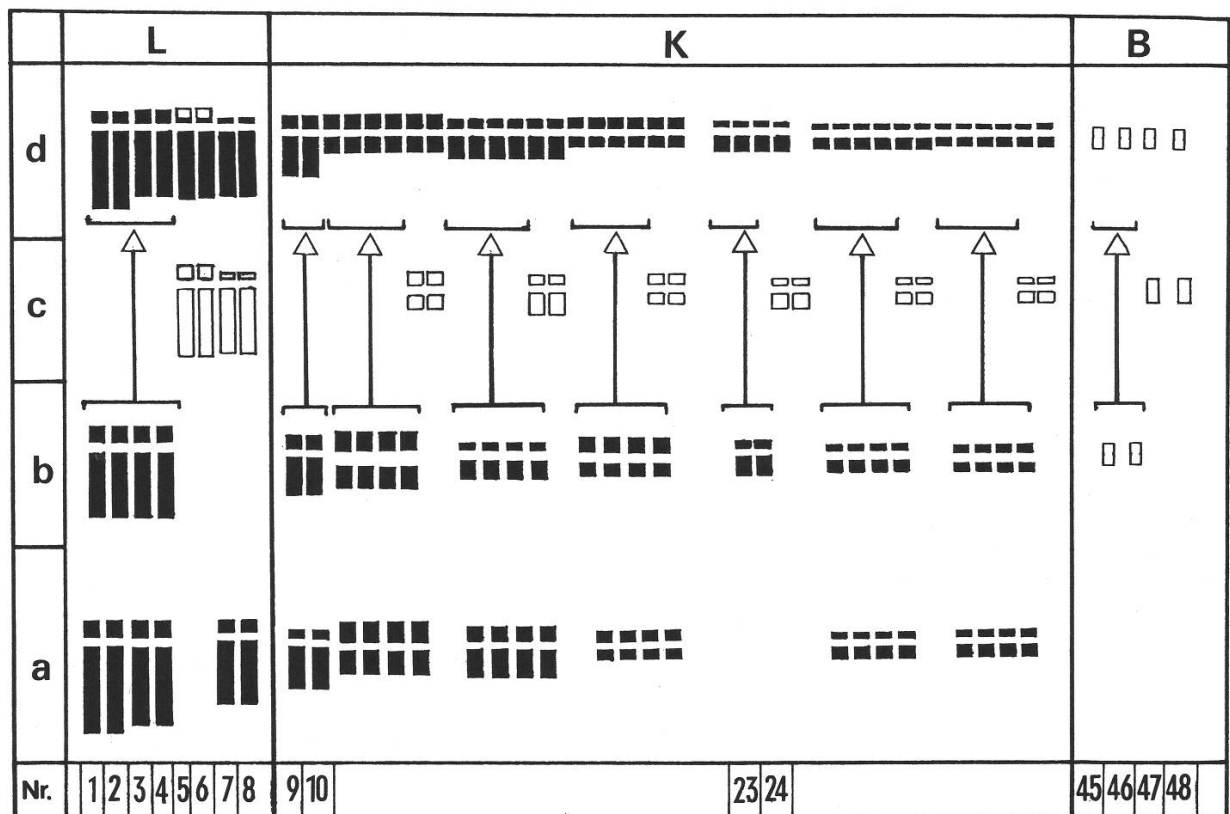


Table 3. Chromosome numbers in the genus *Galeop.*

Taxon ^a	Chromosome	
	n	
Subgenus <i>Ladanum</i> Rchb.		
<i>G. angustifolia</i> Ehrh. ex Hoffm.	8	
<i>G. ladanum</i> L.	8	
<i>G. pyrenaica</i> Bartl.		
<i>G. reuteri</i> Rchb. f.		
<i>G. segetum</i> Necker (= <i>G. ochroleuca</i> Lam. = <i>G. dubia</i> Leers.)		
Subgenus <i>Galeopsis</i> (= subgenus <i>Tetrahit</i> Rchb.)		
<i>G. bifida</i> Boenn.	16	
		30
<i>G. pubescens</i> Bess.	8	
<i>G. speciosa</i> Mill.	8	
<i>G. tetrahit</i> L.	16	
	16	
	16	

^a Nomenclature according to C. C. Townsend 1972^b In brackets number of investigated samples (biotype)^c Probably the same biotypes were already represented

Leere Seite
Blank page
Page vide

könnte, ansonsten aber rasch das tetraploide Niveau erreichte. Nach den derzeitigen Vorstellungen bietet sich das «Messinianische Modell» (vgl. Bocquet, Widler & Kiefer 1978), also die Zeit vor etwa 5 Millionen Jahren, für das Übergreifen des Formenkreises auf die Iberische Halbinsel an. Davon ist heute nur noch das offensichtlich reliktsche Vorkommen von *P. vayredae* erhalten. Wenn nicht alles trügt, dürfte hier (ob in den Pyrenäen?, siehe oben) aber auch der Ursprung der überlebenstüchtigeren, hexaploiden *P. chamaebuxus* liegen.

Zusammenfassung

Die europäisch-nordafrikanischen Arten von *Polygala* sect. *Chamaebuxus* (*P. munbyana*, *P. balansae*, *P. webbiana*, *P. vayredae* und *P. chamaebuxus*) wurden palynologisch, die drei letztgenannten auch karyologisch untersucht. Die Korrelation von Pollengröße und Ploidiestufe läßt für *P. munbyana* Diploidie vermuten, für die drei nächsten Tetraploidie und für *P. chamaebuxus* Hexaploidie.

Für *P. webbiana* und *P. vayredae* wurde $2n = 28$ festgestellt; die Struktur der Idiogramme spricht für Tetraploidie auf $x = 7$. Die nunmehr gesicherte Zahl von $2n = 44$ bei *P. chamaebuxus* ist hiernach als Hyper-Hexaploidie zu interpretieren. An der engen Verwandtschaft aller drei Sippen lassen die Idiogramme keinen Zweifel; alle Veränderungen spielen sich ausschließlich an 3 Chromosomenpaaren ab.

B-Chromosomen treten regelmäßig bei *P. chamaebuxus* (1–4), öfters auch bei *P. vayredae* (1–2) auf; ihr Vorhandensein ist offensichtlich auch für das Auftreten von Univalenten in der PMZ-Meiose verantwortlich.

Die Evolution der Gruppe scheint demnach von der Südwest-Mediterraneis ausgegangen zu sein und über den Iberischen Weg in die Alpen und nach Mitteleuropa geführt zu haben.

Literatur

- Bocquet G., Widler B. und Kiefer H. 1978. The Messinian model – A new outlook for the floristics and systematics of the Mediterranean area. *Candollea* 33: 269–287.
- Bolos A. de, 1946. La *Polygala vayredae* Costa. *Collectanea Botanica* 1: 51–94.
- Chodat R. 1893. Monographia Polygalacearum. Mem. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève, 1890–1893, 31: 111–119.
- Chodat R. 1897. In A. Engler & K. Prantl., die natürl. Pflanzenfamilien, 3. Teil (4): 309–312.
- Chodat R. 1914. Die geographische Gliederung der *Polygala*-Arten in Afrika. *Bot. Jahrb. Syst.* 50: 111–123.
- Darlington C.D. 1965. Cytology. Churchill, London.
- Darlington C.D. 1937. Recent advances in cytology. Blakstone's, Philadelphia: 559 S.
- Eberle G. 1954. Die Buchs-Kreuzblume (*Polygala chamaebuxus* L.) *Jahrb. Schutze Alpenpfl. u. Tiere* 19: 30–34.
- Erdtman G. 1952 und 1966. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, New York.
- Glendinning D.R. 1955. La cytologie de *Polygala chamaebuxus* L. *Bull. Soc. Neuchât. Sci. Nat.* 78: 161–167.
- Glendinning D.R. 1960. Cytology of *Polygala*. *Nature* 188: 604–605.
- Gottschalk W. 1978. Allgemeine Genetik. Stuttgart: 3635.
- Jauch B. 1918. Quelques points de l'anatomie et de la biologie des Polygalacées. *Bull. Soc. Bot. Genève* 10: 47–83.

- Larsen K. 1959. On the cytological pattern of the genus *Polygala*. Bot. Notiser 112: 369–371.
- Levan A., Fredga K. and Sandberg A.A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas 52: 201–220.
- Löve A. 1982. IOPB chromosome number reports LXXVI. Taxon 31: 348–349.
- Meusel H. et al. 1965. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora 1. Jena.
- Moravec J. 1961. Ein Beitrag zur Verbreitung von *Chamaebuxus alpestris* Spach in SW-Böhmen. Preslia 33: 375–385.
- Patau K. 1960. The identification of individual chromosomes, especially in man. Am. J. Hum. Genet. 12: 250–276.
- Patau K. 1965. Identification of chromosomes. In: Yunis J.J., Human chromosome methodology. New York: 155–186.
- Rieger R. 1963. Die Genommutationen. Jena: 183 S.
- Stebbins G.L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. London: 216 S.
- Tschermak-Woess E. & Dolezal R. 1956. Der Formwechsel des Heterochromatins im Verlauf der Mitose von *Vicia faba*. Österr. Bot. Z. 103: 457–468.
- Tschermak-Woess E. 1967. Der eigenartige Verlauf der I.meiotischen Prophase von *Rhinanthus*, die Riesenchromosomen und das besondere Verhalten der kurzen Chromosomen in Mitose, Meiose und hochendopolyploiden Kernen. Caryologia 20: 135–151.

Prof. Dr. H. Merxmüller und
Günther R. Heubl
Institut für Syst. Botanik
Universität München
Menzingerstr. 67
D-8000 München 19