

# Zytotaxonomische Untersuchungen an den *Androsace*-Sippen der Sektion *Aretia* (L.) Koch

von A. Kreß, München

Die wenigen zu Beginn meiner Untersuchungen (Sommer 1957) bekannten Chromosomenzahlen von *Androsace*-Sippen der Sektion *Aretia* schienen für die Existenz verschiedener Grundzahlen zu sprechen. In seiner grundlegenden Studie über die Zytotaxonomie der Gattungen *Androsace* und *Vitaliana* wies dann freilich FAVARGER (1958) für drei *Aretia*-Sippen einheitlich die Zahl  $2n=40$  nach. Da bei vielen europäischen *Aretien* eine zytologische Prüfung noch ausstand, habe ich die Untersuchungen fortgeführt. Die Ergebnisse liegen in der von FAVARGER angegebenen Richtung.

Die Arbeiten wurden zum größten Teil am Institut für Systematische Botanik der Universität München durchgeführt. Für Thema, Arbeitsplatz und Beratung danke ich Herrn Professor Dr. H. MERXMÜLLER, für die derzeitigen Arbeitsmöglichkeiten Herrn Professor Dr. L. BRAUNER.

## Material und Methoden

Für die Untersuchungen standen die Kulturen des Botanischen Gartens München und seiner Zweigstelle auf dem Schachen zur Verfügung. Fast durchweg handelt es sich um Material, das erst in den letzten Jahren wild gesammelt worden war.

Soweit nicht anders vermerkt, arbeitete ich mit Blütenknospen. Die Objekte wurden in einem Gemisch von neun Teilen absolutem Alkohol und einem Teil Eisessig fixiert, durch kurzes Aufkochen in Karminessigsäure mazeriert und gefärbt. Gelegentlich wurde mit  $\alpha$ -Brom-Naphthalin vorbehandelt.

Große Schwierigkeiten machten bei manchen *Aretien* zum Teil sehr ausgedehnte, ungefärbte, vom umgebenden Plasma nicht unterscheidbare Abschnitte in den größeren Chromosomen. Eine Zählung war in solchen Fällen nur durch Vergleich vieler Teilungsstadien möglich. Die niedrige Kernteilungsrate — die *Aretien* sind langsam wachsende Hochgebirgspflanzen — bedingte dann einen großen Material- und Arbeitsaufwand.

Meiosen wurden morgens nur in etwa 2% der Knospen angetroffen; am frühen Nachmittag mögen sie häufiger auftreten. Pollenmitosen I fand ich nie in größerer Menge. Da die erste Mitose in der Längsachse der Pollenkörner erfolgt, enthielten die Quetschpräparate meist nur Äquatorialansichten der Metaphaseplatten.

## Zytologische Beobachtungen

### *Androsace alpina* (L.) Lamarck (Alpen)

Die untersuchten Blütenknospen wurden auf dem Piz Lagalb am Berninapass gesammelt\*). Für eine Pflanze konnte an somatischen Teilungen und Pollenmitosen I die Chromosomenzahl  $2n=40$  gesichert werden. Vier weitere Exemplare hatten sehr wahrscheinlich die gleiche Zahl; die besten Mitosen zeigten auch hier  $2n=40$  Einheiten. Im diploiden Satz konnten nur ein bis zwei dreischenklig Chromosomen nachgewiesen werden. In den Interphasekernen waren vier bis sechs größere Chromozentren zu unterscheiden.

CHIARUGI hatte bei *Androsace alpina*  $2n = 36$ , MATTICK (in TISCHLER)  $2n = 24$  bzw.  $2n = 24$  bis 32 gezählt. FAVARGER fand dagegen an Material vom Muraigl im Engadin  $2n = 40$  Chromosomen. Es ist wenig wahrscheinlich, daß bei *Androsace alpina* derart verschiedene Zahlen vorkommen, während ihre nächsten Verwandten alle  $2n = 40$  Chromosomen aufweisen. Wenn CHIARUGI auch für *Primula palinuri* Pet. (SPANOWSKY und CASPER) und *Vitaliana primuliflora* Bert. (FAVARGER), MATTICK auch für Soldanellen (vgl. TISCHLER) und *Primula integrifolia* L. (KRESS) sehr abweichende Zahlen mitteilen, verstärkt dies das Mißtrauen gegen ihre Angaben bei *Androsace alpina*.

\*) Für die Finanzierung der Exkursion danke ich dem Deutschen Alpenverein.

### ***Androsace brevis* (Hegetschw.) Cesati** (mittlere Südalpen)

FAVARGER fand an Exemplaren vom Paß San Jorio  $2n=40$  Chromosomen. Nach somatischen Mitosen hatte eine Pflanze aus dem Schachengarten sicher, eine weitere sehr wahrscheinlich die gleiche Zahl. Die vier größten Chromosomen ließen häufig einen stärker abgesetzten Schenkel erkennen. Die Interphasekerne enthielten drei bis vier dem Nukleolus anliegende Chromozentren.

### ***Androsace ciliata* DeCandolle** (Zentralpyrenäen)

Mehrere Pflanzen zeigten in vorbehandelten Wurzelspitzen und Blütenknospen einheitlich etwa  $2n=80$  Chromosomen. Obwohl wiederholt Meiosen angetroffen wurden, gelang keine exakte Bestimmung der Zahl. In günstigen Interphasekernen waren um vier größere Chromozentren zu beobachten.

### ***Androsace cylindrica* DeCandolle** (Westpyrenäen)

Die Untersuchung von somatischen Mitosen und Meiosestadien in Pollenmutterzellen ergab für zwei Pflanzen die Chromosomenzahl  $2n=40$ . In somatischen Metaphasen waren mehrfach zwei oder drei Chromosomen zu beobachten, deren dritte Schenkel wechselnd stark abgesetzt, z. T. auch viel schwächer gefärbt waren. Die Interphasekerne ließen drei bis fünf größere Chromozentren unterscheiden.

### ***Androsace hausmannii* Leybold** (Ostalpen)

Zählungen an vorbehandelten Wurzelspitzen ergaben für zwei Exemplare vom Pordoi-Joch in den Dolomiten den Wert  $2n=40$ . Die Interphasekerne zeigten einige relativ kleine Chromozentren. Dreischenklig Chromosomen wurden, vielleicht infolge der Vorbehandlung, nicht beobachtet.

### ***Androsace helvetica* (L.) Allioni** (Alpen)

FAVARGER zählte bei dieser Art  $2n=40$  Chromosomen. An somatischen Teilungen und Pollenmitosen I konnte für zwei Pflanzen die Chromosomenzahl  $2n=40$  erneut nachgewiesen werden. In den Interphasekernen waren drei oder vier größere Chromozentren zu unterscheiden.

### ***Androsace hirtella* Dufour** (Zentralpyrenäen)

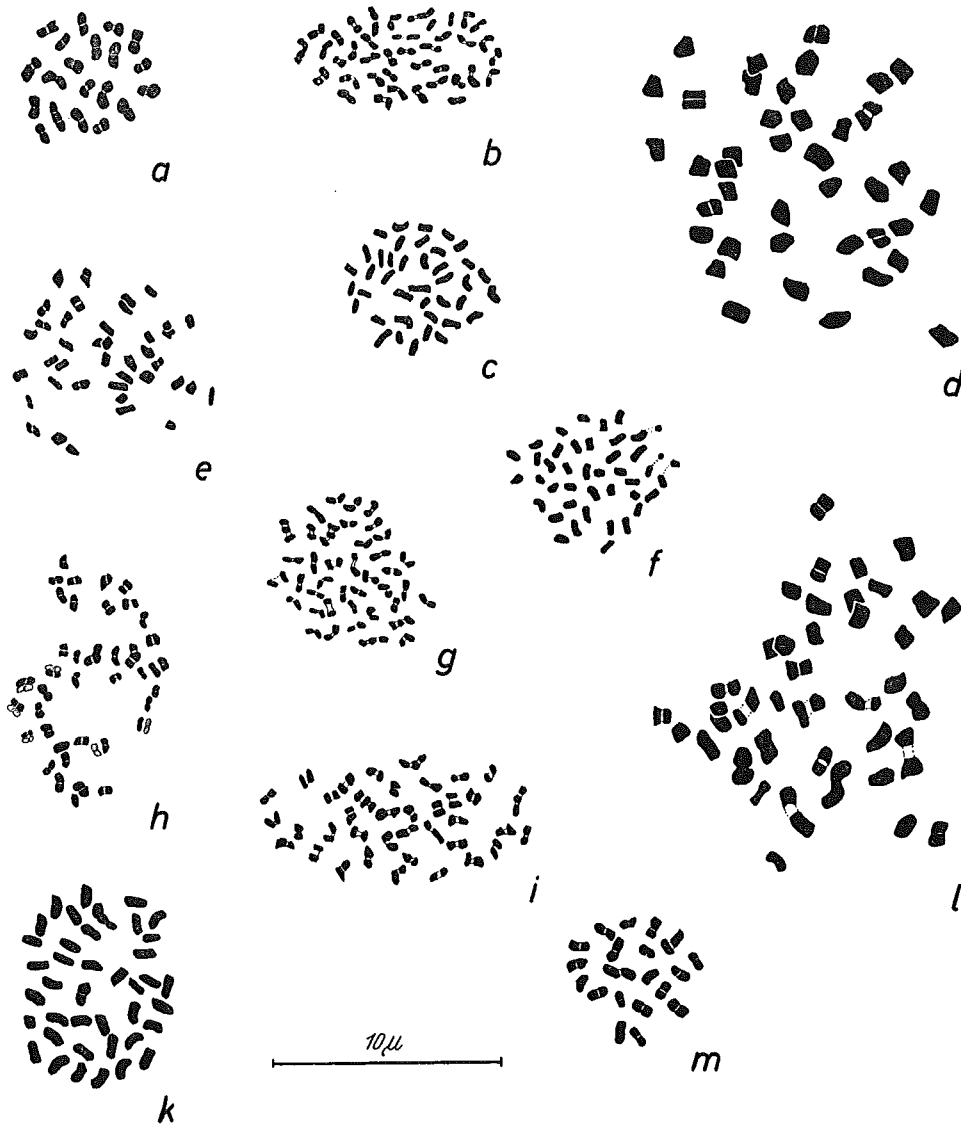
Bei den zwei untersuchten Exemplaren dieser von *A. pubescens* nur schwach geschiedenen Sippe waren in somatischen Mitosen mehrfach drei Chromosomen durch ungefärbte Abschnitte so stark unterteilt, daß die Zusammengehörigkeit der Schenkel nicht mehr zu erahnen war. Deshalb wurden bisweilen mehr als 40 Chromosomen gezählt. An Meiosen von Pollenmutterzellen konnte aber für beide Pflanzen die Chromosomenzahl  $n=20$  gesichert werden. Die Interphasekerne zeigten meist drei größere Chromozentren, die dem Nukleolus angelagert waren.

### ***Androsace mathildae* Levier** (Abruzzen)

Zählungen an somatischen Mitosen sicherten für drei Pflanzen die Chromosomenzahl  $2n=40$ . In mehreren Metaphasen waren drei oder vier dreischenklig Chromosomen zu erkennen. Die Interphasekerne waren mit vier bis sechs größeren Chromozentren ausgestattet.

### ***Androsace pubescens* DeCandolle** (Westalpen, Pyrenäen)

An Pollenmitosen I konnte für ein Exemplar die Chromosomenzahl zu  $n=20$  bestimmt werden. Obwohl die Auswertung somatischer Metaphasen durch zwei oder drei viel größere, dreischenklig Chromosomen erschwert war, gelang es, für zwei weitere Pflanzen die Chromosomenzahl  $2n=40$  wahrscheinlich zu machen. In den Interphasekernen waren nur zwei oder drei größere Chromozentren zu beobachten.



- a) *A. alpina*: Pollenmitose I mit  $n = 20$  Chromosomen
- b) *A. brevis*: Somatische Mitose:  $2n = 40$
- c) *A. cylindrica*: Somatische Mitose:  $2n = 40$
- d) *A. haussmannii*: Somatische Mitose aus vorbehandeltem Gewebe:  $2n = 40$
- e) *A. helvetica*: Somatische Mitose:  $2n = 40$
- f) *A. hirtella*: Somatische Mitose:  $2n = 40$
- g) *A. matbildae*: Somatische Mitose:  $2n = 40$
- h) *A. pubescens*: Somatische Mitose:  $2n = 40$
- i) *A. pyrenaica*: Somatische Mitose:  $2n = 38$
- k) *A. vandellii*: Somatische Mitose (Chromosomen ungewöhnlich groß):  $2n = 40$
- l) *A. wulfeniana*: Somatische Mitose aus vorbehandeltem Gewebe:  $2n = 40$
- m) *A. wulfeniana*: Pollenmitose I:  $n = 20$  (Chromosomen nicht gequollen)

### **Androsace pyrenaica Lamarck (Pyrenäen)**

Bei fünf Pflanzen ergaben Zählungen an somatischen Mitosen, an Meiosestadien in Pollenmutterzellen und an Pollenmitosen I die Chromosomenzahl  $2n=38$ . Ein weiteres Exemplar hatte möglicherweise ein 39. Chromosom halber Größe. In einer meiotisch stark gestörten Knospe fand sich neben mehreren Pollenkörnern mit  $n=19$  auch eines mit 20 Chromosomen. Diploide Pollenkörner traten gelegentlich auf. Die Interphasekerne zeigten drei bis fünf größere Chromozentren.

Bisher darf nur die Chromosomenzahl  $2n=38$  als gesichert gelten.

### **Androsace vandellii (Turra) Chiovenda (Alpen, Pyrenäen, Sierra Nevada)**

Da nur ein oder zwei dreischenklig Chromosomen vorhanden waren, machte die Auswertung somatischer Mitosen kaum Schwierigkeiten. Alle fünf untersuchten Pflanzen hatten  $2n=40$  Chromosomen. Die Interphasekerne zeigten zwei dem Nukleolus anliegende Chromozentren.

### **Androsace wulfeniana (Sieber) Reichenbach (Ostalpen)**

Die Zählungen wurden durch die Breite der vom umgebenden Plasma häufig nicht unterscheidbaren Mittelabschnitte größerer Chromosomen, die starken Volumenunterschiede — die längsten Schenkel überragen die kleinsten Chromosomen bei weitem an Größe — und die üblichen Verklebungen sehr erschwert. Bei einem Exemplar wurden z. B. 66 Mitosestadien ausgezählt. Die gewonnenen Ergebnisse schwankten zwischen 34 bis 38 und 47 bis 50 ( $2n$ ). Die meisten Zählungen lagen bei 40 bis 45. Eine Entscheidung brachte erst die Untersuchung von Material, das bei wenig über  $0^{\circ}$  Celsius vorbehandelt wurde, sowie das Studium von Meiosen. So konnte für fünf Pflanzen die Chromosomenzahl mit Sicherheit bzw. mit großer Wahrscheinlichkeit zu  $2n=40$  bestimmt werden. In dem mit Abbildung 1 dargestellten Mitosekern zeigten fünf Chromosomen ein breites ungefärbtes Mittelstück. Die meist etwas ungleichen Schenkel ließen — vielleicht infolge der Vorbehandlung — keine weitere Unterteilung erkennen. Die Interphasekerne waren mit etwa zehn Chromozentren auffallend heterochromatinreich.

### **Zur Abgrenzung der Sektion Aretia**

Wie die Untersuchungen FAVARGERS erwarten ließen, haben die streng einzelblütigen, immer brakteenlosen europäischen Aretien kleine Chromosomen und wenig gefärbte Interphasekerne. Allen kommt die von FAVARGER für drei Sippen nachgewiesene Grundzahl  $x = 10$  zu. *A. pyrenaica*, die KNUTH trotz ihrer ein- bis zweiblütigen mit Brakteen versehenen Infloreszenzen den Aretien zurechnet fällt auch mit ihrer Chromosomenzahl  $2n = 38$  aus der Reihe. Sie unterscheidet sich also in zwei wichtigen Merkmalen scharf von allen übrigen Gliedern ihrer bisherigen Gruppe, stimmt jedoch nach den Ergebnissen FAVARGERS in eben denselben Charakteren, dazu in Behaarungstyp, Chromosomengröße und Färbbarkeit der Interphasekerne mit einer Reihe bislang in der Sektion *Chamaejasme* untergebrachter sternhaariger, europäischer Arten überein. Es kann kein Zweifel bestehen, daß *A. pyrenaica* dieser Gruppe (vergl. Tab. I) zugeteilt werden muß.

Nach FAVARGER unterscheiden sich die sternhaarigen, europäischen von den übrigen *Chamaejasme*-Sippen auch in Chromosomengröße und Färbbarkeit der Interphasekerne. Die ihnen von LÜDI und HANDEL-MAZZETTI zugesprochene Sonderstellung wird dadurch noch klarer herausgestellt. Der von HANDEL-MAZZETTI vorgeschlagene Name *Dicranothrix* sollte deshalb im Rang einer Subsectio legitimiert werden; die bislang fehlende Beschreibung sei unten nachgeholt.

FAVARGER weist mit Nachdruck auf die engen Beziehungen zwischen den *Dicranothrix*-Arten und den europäischen Aretien hin. Die morphologischen und zytologischen Merkmale, welche *Dicranothrix* von *Chamaejasme* trennen, verbinden sie mit *Aretia*. Zudem sind Bastarde zwischen *Dicranothrix*-Arten und europäischen Aretien bekannt, während solche zwischen *Dicranothrix*- und *Chamaejasmesippen* nach LÜDI nicht mit Sicherheit nachgewiesen wurden. Ich halte es daher für gerechtfertigt, die Subsektion *Dicranothrix* zur Sektion *Aretia* zu stellen.

KNUTH rechnet zur Sektion *Aretia* eine Reihe von asiatischen Arten, die kaum in engerem Zusammenhang mit den europäischen stehen. HANDEL-MAZZETTI verteilt die von ihm behandelten chinesischen Aretien KNUTHS auf verschiedene *Chamaejasme*-Untergruppen. SCHISCHKIN und BOBROW belassen allerdings zwei Arten, *A. arctica* CHAM. et SCHLTD. und *A. ochotensis* WILLD. et SCH. bei den Aretien. Es dürfte jedoch den phylogenetischen Zusammenhängen besser entsprechen, wenn man die Sektion *Aretia* auf europäische Arten beschränkt.

**Androsace, sectio Aretia (L.) Koch** in Synopsis florae Germanicae et Helveticae (1837)

*Plantae perennes, Europae incolae, chromocentris paucis et chromosomatibus multo minoribus quam in speciebus sectionis Chamaejasme s. str.; pilis stellatis vel furcatis minimum in inflorescentiis vel stolonibus semper indutae; pilis glanduliferis cellula solitaria ovoidea capitatis.*  
 Typus: *Androsace alpina* L.

**Sectio Aretia (L.) Koch, subsectio Aretia**

*Species tetraploideae vel circiter octoploideae e basi  $x = 10$  floribus semper solitariis et ebracteatis.*  
 Typus: *Androsace alpina* L.

**Sectio Aretia (L.) Koch, subsectio Dicranothrix Handel-Mazzetti ex Kress subs. nova**

*Species hypotetraploideae vel hypooctoploideae e basi  $x = 10$  inflorescentiis pluri- raro unifloribus, semper bracteatis.*  
 Typus: *Androsace bedraeantha* GRISEB.

Der Umfang der Subsektionen ist der Tabelle I zu entnehmen. In der Sektion *Chamaejasme* verbleiben von den mitteleuropäischen Arten *A. chamaejasme* Host und *A. villosa* L.

	Chromosomenzahl (2n)	Zahl der größeren Chromozentren	(hypo-) oktaploid	heterochromatinarm	weißblütig	Haare der Blätter relativ lang	Haare der Blätter wenig oder nicht verzweigt	Wuchs in Vollkugelpolstern	Zahl der abgeleiteten Merkmale	westlich verbreitet
Subsektion <i>Aretia</i>										
<i>A. wulfeniana</i> (Sieb.) Rchb. . . . .	40	ca. 10	—	—	—	—	—	—	0	—
<i>A. brevis</i> (Hegetschw.) Ces. . . . .	40 <sup>1</sup>	3—4	—	+	—	—	—	—	1	—
<i>A. alpina</i> (L.) Lam. . . . .	40 <sup>1</sup>	4—6	—	+	±	±	—	—	2	+
<i>A. baumannii</i> Leyb. . . . .	40	ca. 4	—	+	+	±	—	—	2,5	—
<i>A. mathildae</i> Lev. . . . .	40	4—6	—	+	+	—	±	—	2,5	—
<i>A. ciliata</i> DC. . . . .	ca. 80	ca. 4	+	+	—	±	±	—	3	+
<i>A. vandellii</i> (Turra) Chiov. . . . .	40	2	—	+	+	+	—	+	4	+
<i>A. pubescens</i> DC. . . . .	40	2—3	—	+	+	+	+	±	4,5	+
<i>A. hirtella</i> Duf. . . . .	40	3—4	—	+	+	+	+	+	4,5	+
<i>A. helvetica</i> (L.) All. . . . .	40 <sup>1</sup>	3—4	—	+	+	+	+	+	5	+
<i>A. cylindrica</i> DC. . . . .	40	3—5	—	+	+	+	+	+	5	+
Subsektion <i>Dicranothrix</i>										
<i>A. bedraeantha</i> Griseb. . . . .	38 <sup>2</sup>	ca. 16	—	—	—	—	±	—	0,5	—
<i>A. carnea</i> L. . . . .	38 <sup>2</sup>	2—4	—	+	—	—	±	—	1,5	+
<i>A. brigantiaea</i> Jord. et Fourr. . . . .	78 (?) <sup>2</sup>	3—5	+	+	+	—	—	—	3	+
<i>A. obtusifolia</i> All. . . . .	38 <sup>2</sup>	?	—	+	+	±	+	—	3,5	+
<i>A. lactea</i> L. . . . .	ca. 76 <sup>2</sup>	2—4	+	+	+	±	+	—	4,5	+
<i>A. pyrenaica</i> Lam. . . . .	38	3—5	—	+	+	±	+	+	4,5	+

<sup>1</sup> nach FAVARGER (1958) und eigenen Zählungen

<sup>2</sup> nach FAVARGER (1958)

**Zur Entwicklung der Sektion Aretia**

Die Gattung *Androsace* hat ihr Verbreitungszentrum in den Gebirgen Südasiens. Es ist anzunehmen, daß sie Europa vom Osten her besiedelte. Wanderungen begünstigen die phylogenetische Weiterentwicklung — neue Merkmale können sich an Fronten wegen der progressiven Isolierung schneller durchsetzen als inmitten des Areals. Demnach sind die abgeleiteten Sippen im Westen, die ursprünglicheren im Osten zu erwarten.

Bei den Primeln der Sektion *Auriculastrum* zeigte sich, daß die Arten mit der primitiven Chromosomenzahl  $n = 33$  bevorzugt östliche Verbreitung haben, während im Westen des Sektionsareals die Sippen mit der abgeleiteten Chromosomenzahl  $n = 31$  vorherrschen (KRESS). Die Arten der Subsektion *Aretia* sind mit einer Ausnahme tetraploid auf der Basis  $x = 10$ . Bei den Sippen der Subsektion *Dicranothrix* ist die Grundzahl erniedrigt, soweit genaue Daten vorliegen,  $n = 19$ . Die

Subsektion *Aretia* findet ihre Ost- und Südostgrenze in den Alpen. Anders als bei den Aurikeln ist also in der Sektion *Aretia* die ursprüngliche Chromosomenzahl in Südosteuropa heute nicht mehr erhalten, während Arten mit verminderter Zahl sehr wohl noch dort vorkommen. Die Sektion *Aretia* dürfte von östlichen Sippen mit der Grundzahl  $x = 10$  und doldigen Blütenständen abstammen. Aus diesen Vorfahren entwickelten sich die beiden Gruppen unabhängig voneinander parallel. In der Subsektion *Aretia* blieb die ursprüngliche Chromosomenzahl, in der Subsektion *Dicranothrix* die primitive Blütenstandsform erhalten.

Innerhalb der Untergruppen geben die Chromosomenzahlen wenig Aufschluß über den Verlauf der Phylogenie; die Grundzahlen sind soweit bekannt konstant. Als polyploid erwiesen sich von den *Dicranothrix*-Sippen *A. brigantia* aus den Cottischen Alpen und *A. lactea* mit ihrem ausgedehnten, stark zerstückelten Areal, aus der Subsektion *Aretia* einzig die in den Pyrenäen endemische *A. ciliata*. Die drei Oktoploiden sind wohl unabhängig voneinander aus (Hypo-) Tetraploiden entstanden. Sie zählen zu den größerblättrigen Arten. Auffallend ist die „Häufung“ hochpolyploider Primulaceen in den Südwestalpen und Pyrenäen: *Primula marginata* CURT. ( $2n = 126$ ), *A. brigantia*, *A. ciliata* und *Vitaliana obionotricha* SCHWZ. ( $2n = 80$ ) sind in diesen Gebieten endemisch.

Wie schon HERTZ gezeigt hat, sind auch Zahl, Größe und Lage der Chromozentren artspezifisch. FAVARGER benützte unter anderem die Färbbarkeit der Interphasekerne, um die Subsektion *Dicranothrix* von anderen *Chamaejasme*-Gruppen zu trennen. Innerhalb der *Aretia*-Subsektionen bestehen Unterschiede in der Heterochromatinmenge. Freilich ist es kaum möglich streng vergleichbare Zellen zu finden, da die Färbbarkeit der Chromozentren stark wechselt. Immerhin zeigte aber die Zählung der größeren Partikel in Kernen mit stark gefärbtem Heterochromatin, daß die jeweils östlichsten Arten der beiden Subsektionen, *A. hedraeantha* und *A. wulfeniana*, auffallend mehr Chromozentren aufweisen als die übrigen (nur *A. obtusifolia* ist noch nicht geprüft). Unter der Voraussetzung einer Einwanderung aus dem Osten wäre zu vermuten, daß die Sektion von heterochromatinreicheren Sippen abstammt, wie sie in der Sektion *Chamaejasme* vertreten sind. Die Eliminierung von Heterochromatin könnte eine Anpassung an kaltes Hochgebirgsklima darstellen (vgl. SHAW). Bei *Datura* (GOTTSCHALK) und *Gesneriaceen* (EBERLE) werden umgekehrt die heterochromatinarmen Arten als ursprünglich bezeichnet.

Auch in morphologischer Hinsicht sind die merkmalsärmeren Sippen der Sektion *Aretia* ein weniger günstiges Objekt als die Aurikeln. Wichtige spezifische Merkmale geben hier vor allem Blütenfarbe, Wuchsform und Behaarung. Weiß blühen aus der Subsektion *Aretia* die östliche *A. haussmannii*, dann die in den Abruzzen endemische *A. mathildae*, die weit verbreiteten Sippen *A. vandellii* und *A. helvetica* sowie die westlichen Arten *A. pubescens* und *A. cylindrica*; aus der Subsektion *Dicranothrix* die weit verbreiteten Sippen *A. lactea* und *A. obtusifolia*, dazu die westlichen Arten *A. brigantia* und *A. pyrenaica*. Vollkugelpolster bilden *A. helvetica* und *A. vandellii* sowie *A. hirtella* und *A. pyrenaica*, durchweg weißblühende Arten. Nicht bzw. schwach verzweigte und relativ lange Blatt-Haare tragen *A. helvetica* und die westlichen Sippen *A. pubescens*, *A. cylindrica*, *A. ciliata* und *A. pyrenaica*; unter ihnen bis auf *A. vandellii* mit zwar langen aber stark verzweigten Haaren alle Arten, die Vollkugelpolster bilden. Die wichtigsten Merkmale treten demnach weitgehend gekoppelt auf; wie Tabelle I zusammenfassend zeigt, sind sie gleichzeitig einem deutlichen Ost-West-Gefälle unterworfen. Als abgeleitet gelten Weißblütigkeit und Wuchs in Vollkugelpolstern sowie relativ lange, wenig verzweigte Haare, wie sie mit den erstgenannten Merkmalen kombiniert bevorzugt im zuletzt besiedelten Westen des Sektionsareals auftreten. Morphologisches und geographisches Argument weisen so in die gleiche Richtung. Als sekundäre Charaktere können in der Sektion weiterhin aufgefaßt werden: Polyploidie, Armut an Heterochromatin, gezähnte oder schmallinealische Blätter.

Unter den *Dicranothrix*-Sippen stellen *A. hedraeantha* und *A. pyrenaica* die entgegengesetzten Extreme. *A. hedraeantha*, wie die primitive Aurikel *Primula deorum* VELEN. im Balkengebirge endemisch, wird durch Dolden rosafarbener Blüten, kurze etwas verzweigte Blatt-Haare an relativ großen Blättern und rosettige Wuchsform als primitiv ausgewiesen. Die nach ihrer Heimat benannte *A. pyrenaica* dagegen hat stark reduzierte Infloreszenzen, blüht weiß, wächst in Vollkugelpolstern, trägt an winzigen Blättern verhältnismäßig lange, nur selten gegabelte Haare und muß darum als die am stärksten abgeleitete Art ihrer Subsektion gelten. Die übrigen *Dicranothrix*-Sippen sind in ihren Merkmalskombinationen intermediär.

Zur Phylogenie der Subsektion *Aretia* liegen bereits mehrere Äußerungen vor. Nach PAMPANINI stammt *A. haussmannii* von *A. helvetica* ab. Die sternhaarige, östliche *A. haussmannii* ist aber auf jeden Fall primitiver als die Kugelpolster bildende *A. helvetica* mit ihren einfach gewimperten Blättern. CHIARUGI hält *A. alpina*, *A. brevis*, *A. haussmannii* und *A. mathildae* für plastische junge Sippen. LÜDI und SCHARFETTER leiten die ostalpinen Aretien *A. haussmannii*, *A. wulfeniana* und *A. brevis* von der variierenden *A. alpina* ab. Nach MERXMÜLLER bewohnt *A. alpina* hauptsächlich glazial vereiste

Gebiete, die sie erst nach den Eiszeiten besiedeln konnte; *A. hausmannii*, *A. wulfeniana* und *A. brevis* sind dagegen fast ausschließlich in Refugien erhalten, die auch sonst durch zahlreiche konservative Endemiten ausgezeichnet sind. MERXMÜLLER (1952) hält darum *A. alpina* für die jüngere, vitalere, entwicklungsfähigere Art, die vielleicht (MERXMÜLLER, 1958) aus einer Kreuzung der westlichen *A. pubescens* mit der östlichen *A. wulfeniana* bzw. *A. brevis* hervorgegangen ist. Auch nach der Merkmalsanalyse der Tabelle ist die lockerwüchsige *A. alpina* weniger ursprünglich als *A. wulfeniana* und *A. brevis*.

Im ganzen ergibt sich etwa folgendes Bild von der phylogenetischen Entwicklung der Subsektion *Aretia*:

Aus dem Südosten wanderten kurz- und sternhaarige Stammsippen in die Ostalpen ein. Dort entwickelten sich *A. hausmannii* und die *A. wulfeniana*-Gruppe. *A. hausmannii*, *A. wulfeniana* und *A. brevis* verloren bald Variabilität und Ausbreitungskraft. Sie vermochten darum auch nicht wie *A. alpina* ihr glazial zerstückeltes und eingeengtes Areal nach der letzten Eiszeit wieder auszuweiten. Andere Abkömmlinge der alten östlichen Stammsippen drangen frühzeitig unter wechselnd starkem Verlust der ursprünglichen Merkmale in die Westalpen und Pyrenäen vor. Die hochpolyploide *A. ciliata* ist die primitivste Aretie der Pyrenäen. Die *A. pubescens*-Gruppe umfaßt dagegen durchweg stark abgeleitete Sippen. Die Blatthaare sind verlängert und bei *A. hirtella* (Pyrenäen) teilweise, bei *A. pubescens* (Pyrenäen, Westalpen) grobenteils, bei *A. cylindrica* (Pyrenäen) und *A. helvetica* (Alpen) fast alle unverzweigt. *A. helvetica* dürfte im Westen entstanden und von dort in die Ostalpen gewandert sein. Auch bei *A. vandellii*, deren Areal von der Sierra Nevada bis in die Ostalpen reicht, überwiegen die westlichen Merkmale bei weitem. Die in den Abruzzen endemische *A. matildae* ist wahrscheinlich wie *A. ciliata* von alpinen Stammformen abzuleiten.

### Zusammenfassung

Die europäischen Arten der Sektion *Aretia* in der Abgrenzung KNUTHS wurden zytologisch untersucht. Sie sind durch kleine Chromosomen und wenig färbbare Interphaseterne gekennzeichnet. Bis auf die etwa oktoploide *A. ciliata* sind mit einer Ausnahme alle Arten tetraploid auf der Basis  $x = 10$ . *A. pyrenaica* wurde wegen ihrer abweichenden Chromosomenzahl  $2n = 38$  und ihrer einbis zweiblütigen Infloreszenzen in die bisher zur Sektion *Chamaejasme* gerechnete Subsektion *Dicranothrix* gestellt; die Subsektion *Dicranothrix* wegen ihrer morphologischen und zytologischen Ähnlichkeit der Sektion *Aretia* eingeordnet. Wie bei den Aurikeln läßt sich in der neu begrenzten Sektion *Aretia* ein Ost-West-Gefälle der Merkmale nachweisen, das gewisse Rückschlüsse auf den Verlauf der Entwicklung erlaubt. Die östlichen Arten und Merkmale gelten als die primitiveren.

### Literaturverzeichnis

- CHIARUGI, A.: *Vitaliana primulaeflora* BERTOL. Studio cariologico, sistematica e fitogeographico. Nuov. Giorn. Bot. Ital. N. S. 37, 319—368 (1930). — EBERLE, P.: Cytologische Untersuchungen an Gesneriaceen. I. Mitteilung. Chromosoma 8, 285—316 (1956/57). — FAVARGER, C.: Contribution à l'étude cytologique des genres Androsace et Gregoria. Veröffentl. Geobot. Inst. Rübel in Zürich 33, 59—80 (1958). — GOTTSCHALK, W.: Die Chromosomenstruktur der Solanaceen unter Berücksichtigung phylogenetischer Fragestellungen. Chromosoma 6, 539—626 (1954). — HANDEL-MAZZETTI, H.: A revision of the Chinese species of Androsace, with remarks on other Asiatic species. Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 15, 259—298 (1925—1927). — HERTZ, E.: Die Herkunft der Chromozentren. Planta 18, 571—636 (1933). — KNUTH, R. in A. ENGLER: Das Pflanzenreich IV, 237. Primulaceae (Androsace). Leipzig (1905). — KOCH, G. D. J.: Synopsis florae Germanicae et Helveticae. Frankfurt am Main, 1837. — KRESS, A.: Zytotaxonomische Untersuchungen an den Primeln der Sektion Auricula PAX. Österr. Bot. Zeitschr. 110, 53—102 (1963). — LÜDI, W. in G. HEGI: Illustrierte Flora von Mitteleuropa V, 3, 104. Fam. Primulaceae, 1715—1877 (1927). — MERXMÜLLER, H.: Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. Jahrb. Ver. Schutz d. Alpenpfl. u. -tiere 17, 96—133 (1952), 18, 135—158 (1953), 19, 97—139 (1954). — MERXMÜLLER, H.: Cytotaxonomische Probleme der Alpenflora. Uppsala Universit. Årsskr. 1958, Heft 6 200—209 (1958). — PAMPANINI, R.: Essai sur la Géographie botanique des Alpes et en particulier des Alpes sudorientales. Mem. Soc. Fribourg. Scienc. Nat. Ser. Geol. et Geogr. 3 (1903). — RAUH, W.: Die Wuchsformen der Polsterpflanzen. Bot. Archiv 40, 289—462 (1940). — SCHARFETTER, R.: Biographien von Pflanzensippen. Wien 1953. — SCHISCHKIN, B. K. und E. G. BOBROW: Flora S.S.S.R. 18, 217—242 (Androsace). Moskau, 1952. — SCHWARZ, O.: Die Gattung *Vitaliana* SESSL. und ihre Stellung innerhalb der Primulaceen. Feddes Repert. 67, 16—41 (1963). — SHAW, G. W.: Adhesion loci in the differentiated heterochromatin of *Trillium* species. Chromosoma 9, 292—304 (1958). — SPANOWSKY, W. und J. CASPER: Zur Chromosomenzahl von *Primula palinuri* PETAEGNA. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 72, 180—182 (1959). — TISCHLER, G.: Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 's Gravenhage, 1950.