

Neue Chromosomenzählungen in der Gattung *Salix*

Autor(en): **Büchler, Walter**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Botanica Helvetica**

Band (Jahr): **95 (1985)**

Heft 2

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-66510>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Neue Chromosomenzählungen in der Gattung *Salix*

Walter Büchler

Flurystraße 12, CH-8620 Wetzikon

Manuskript angenommen am 26. Juni 1985

Abstract

Büchler W. 1985. New chromosome counts in *Salix*. Bot. Helv. 95: 165–175.

Eighteen species, hybrids or populations of *Salix* were cytologically investigated. Thirteen chromosome numbers were found which have not yet been known for the respective species. The newly determined numbers for *S. serpyllifolia* Scop. and *S. kitaibeliana* Willd. help to clear the relationship within the section *retusae*. For *S. hegetschweileri* Heer two new chromosome numbers were found which support the hybrid theory of Heinrich Oberli about the origin of this species. The new results for *S. glabra* Scop., *S. crataegifolia* Bert., *S. bicolor* Willd. and a hybrid population of *S. nigricans* Smith will help in further studies about relationships around the *nigricans* and *phylicifolia* group of species. The results outlined in the present paper show the unique possibilities provided by a collection of well identified living plants as in the Salicetum Oberli at Wattwil.

Einleitung

Die zytologischen Verhältnisse bei *Salix* wurden schon früh von verschiedenen Autoren untersucht. Blackburn und Harrison (1924), Wilkinson (1941, 1944), Håkansson (1955) und andere untersuchten Pflanzenmaterial aus England und Schweden. Erst 1972 folgten Neumann und Polatschek mit Resultaten aus dem Alpenraum und südlicheren Gebieten. Den Anstoß für eigene Zählungen erhielt ich zuerst von dem im Frühjahr 1983 verstorbenen Weidenkenner Heinrich Oberli in Wattwil. Seine einzigartige Pflanzensammlung birgt eine Fülle von Anschauungs- und Untersuchungsmaterial zu den wichtigsten *Salix*-Problemen der europäischen Flora. Herr Prof. P. Paiero, Padua, sandte mir eine Liste der bis dahin noch nicht untersuchten *Salix*-Arten des Alpenraumes und Italiens. Auf seine Anregung gehen die interessantesten Resultate über *S. serpyllifolia* und *S. kitaibeliana* zurück. Schließlich wurden noch zahlreiche Untersuchungen an Arten, Unterarten und Populationen gemacht, welche mir durch Heinrich Oberlis Arbeit als besonders kritisch bekannt waren. Dieser Teil der Arbeit ist noch nicht abgeschlossen. Mit der Veröffentlichung der bisherigen Resultate sollen Botaniker auf die einzigartige Möglichkeit aufmerksam gemacht werden, welche das Salicetum Oberli für solche Untersuchungen vorläufig noch bietet. Die Untersuchung kritischer Arten wie *S. nigricans*, *S. phylicifolia*, *S. hegetschweileri* und *S. bicolor* überfordern die zeitlichen, instrumentellen und wohl auch fachlichen Möglichkeiten eines

Amateurs. Der Zweck dieses Berichtes wäre erfüllt, wenn Fachleute und interessierte Laien die Pflanzung, das Herbar und die anderen Unterlagen vermehrt für wissenschaftliche *Salix*-Studien benutzen würden. Der große Arbeitsaufwand für den Unterhalt einer solchen Pflanzung kann auf lange Sicht nur erbracht werden, wenn sie auch einen praktischen Sinn erfüllen kann.

Tab. 1. Resultate der Chromosomenzählungen

Name und Pflanzen-Nr. *	Chromosomenzahl			ursprüngliche Herkunft
	n	2n	gerundeter Wert (bezogen auf x = 19)	
<i>S. babylonica</i> L. Ob: babyl 1 ♂	36, 37, 38	63, 72	2n = 76	Nepal-Himalaya, Langtang-Tal, 3450 m
<i>S. serpyllifolia</i> Scop. Bü: ser 1 ♀		36, 40, 41	2n = 38 (neu)	Engadin, Isola-Delta, Silsersee, 1810 m
Ob: R 1 ♀		38 (3 ×)	2n = 38 (neu)	Glarnerland, Foopaß, Foostöckli, 2300 m
<i>S. retusa</i> L. Bü: ret 1 ♀		111	2n = 114	Appenzell, Kronberg, 1470 m
<i>S. kitaibeliana</i> Willd. Ob: kit 3 ♂	74, 77, 78	130, 140	2n = 152 (neu)	CSSR, Ostra-Tatra, Mlynicy-Tal, 1710 m
<i>S. hegetschweileri</i> Heer Ob: Heg 6 ♀		78	2n = 76	Urserental, Schmidigen, 1500 m
Ob: R 1 III ♀		67, 73, 84	2n = 76	Urserental, Andermatt, 1440 m
Bü: heg 6 ♀		81 (?), 99 (?)	2n = 95 (?)	Tirol, Paznaunertal, 1700 m
Bü: (im Anzucht- beet)		91, 95	2n = 95 (neu)	Urserental, Schmidigen, 1500 m
Ob: R 1 I ♀		100 (?)	2n = 95 (?)	Urserental, Andermatt, 1440 m
Bü: heg 5 ♂	57, 58		2n = 114 (neu)	Tirol, Paznaunertal, 1700 m
Bü: (Mat. direkt vom urspr. Standort)		121	2n = 114 (neu)	Urserental, Schmidigen, 1500 m
Ob: Heg 12 ♂	56, 56, 57		2n = 114 (neu)	Wallis, Gletschboden, 1770 m
Ob: Heg 9 ♂	56, 57, 58		2n = 114 (neu)	Urserental, Schmidigen, 1510 m
<i>S. bicolor</i> Willd. Ob: Bic 8 ♂	57, 59, 59	≥ 106	2n = 114 (neu)	Zentral-Westpyrenäen, Col d'Aubisque, 1650 m
Ob: Bic 9 ♂	56, 57, 58		2n = 114 (neu)	Andorra, Cirque des Pesson, 2210 m
<i>S. nigricans</i> „Valserine“ Ob: N. Vs 2 ♀		77, 80	2n = 76 (neu)	Franz. Jura, Valserine, 1120 m
Ob: N. Vs 3 ♀		79, 80	2n = 76 (neu)	Franz. Jura, Valserine, 1120 m
Ob: N. Vs 8 ♂	56, 56, 57		2n = 114	Franz. Jura, Valserine, 1160 m

Tab. 1. (Fortsetzung)

Name und Pflanzen-Nr.*	Chromosomenzahl		gerundeter Wert (bezogen auf $x = 19$)	ursprüngliche Herkunft
	n	2n		
<i>S. nigricans</i> Smith				
Ob: N. no 7 ♂	53, 56, 57		2n = 114	Toggenburg, Wattwil, 620 m
Bü: (Mat. direkt vom urspr. Standort)	55, 56, 57		2n = 114	Kt. Zürich, Gossau, Grüt, ca. 600 m
<i>S. crataegifolia</i> Bert.				
Ob: R 1 ♂	18, 18, 19		2n = 38 (neu)	Apuanische Alpen, Orto di Donna, 1400–1500 m
Ob: R 5 ♀		36, 36, 38	2n = 38 (neu)	Apuanische Alpen, Pania Croce, 1550 m
<i>S. × rugulosa</i> Andersson				
Bü: aur × myr 1 ♂	19		2n = 38 (neu)	Toggenburg, Camperfin, 1325 m
Bü: aur × myr 2 ♀		36, 39	2n = 38 (neu)	Toggenburg, Riet Müselen, 1300 m
<i>S. arenaria</i> L.				
Bü: are 1 ♂	19 (3 ×)		2n = 38	Oberli, urspr. Herkunft nicht mehr feststellbar
<i>S. waldsteiniana</i> Willd.				
Bü: wal 1 ♂	19 (3 ×)		2n = 38	Appenzell, Kronberg, 1500 m
<i>S. hastata</i> L.				
Bü: has 1 ♀		37, 38	2n = 38	Urserental, Schmidigen, 1510 m
Bü: has 2 ♂		38, 39	2n = 38	Pfl. des Klons „Wehrhanii“, Gartenhandel
Bü: has 4 ♀		35	2n = 38	Wallis, Gletschboden, 1700 m
<i>S. glabra</i> Scop.				
Ob: glb 6 ♂	54, 55, 57, 57		2n = 114 (neu)	Tessin, Val Colla, Fojorinapaß, 1650 m
Ob: glb 1 ♂	56, 57, 57		2n = 114 (neu)	Tessin, Cima del Oress, ca. 1650 m
<i>S. cordata</i> Mühlenberg				
Bü: cor 1 ♂	19 (4 ×)	34, 34, 38	2n = 38 (neu)	Kt. Zürich, Schwerzenbach, alte Kulturweide
<i>S. helvetica</i> Vill.				
Ob: R 1 ♀		38, 38, 39	2n = 38 (neu)	wahrscheinlich Gr. St. Bernhard, 2000 m
Ob: hlv 5 ♂	19		2n = 38 (neu)	Albula-Nordflanke, 2250 m
Ob: hlv 7 ♂		36, 38	2n = 38 (neu)	Aletschgletscher, 2200 m
<i>S. × peloritana</i> Presl.				
Ob: pelor ♂		34, 38	2n = 38 (neu)	Sizilien, Lido di Mortelle, Monti Peloritani
<i>S. hylematica</i> Schneider				
Bü: hyl 1 ♂		37	2n = 38 (neu?)	Gartenhandel (Nepal?)

* Die Pflanzen-Nr. ermöglicht das Auffinden der Pflanzen in den beiden Anlagen in Wattwil (Ob) und Wetzikon (Bü).

Material und Methoden

Die meisten der untersuchten Pflanzen stammen aus dem Salicetum Oberli in Wattwil SG oder aus der Pflanzung Büchler in Wetzikon ZH. Die ursprüngliche Herkunft ist in fast allen Fällen gut dokumentiert. Ebenso sind von den meisten Pflanzen Herbarbelege vorhanden.

Meiosen. – Die Metaphase der Meiosen findet bei *Salix* im Frühjahr zwischen Januar und April statt; z. B. im schweizerischen Mittelland an abgeschnittenen Zweigen männlicher Pflanzen bei *S. daphnoides* Mitte Januar, *S. purpurea* Anfang Februar, *S. cinerea* Ende Februar, *S. nigricans* Mitte April, *S. retusa* und *S. glabra* gegen Ende April, *S. hegetschweileri* Anfang bis Mitte April.

Präparation von Meiosen. – Fixierung der Antheren in Aethanol : Eisessig = 3 : 1, frisch ange-setzt und im Kühlschrank vorgekühlt, 6–12 Std. bei 4–6 °C. Färbung in Orcein-Eisessig auf dem Objektträger. Nach dem Quetschen wird 5–10 Sekunden auf etwa 80–90 °C auf einer Wärmeplatte erhitzt.

Präparation von Mitosen. – Vor der Fixierung sollte das Material zur besseren Spreitung der Chromosomen für 6–8 Minuten in Wasser von 1–4 °C gelegt werden. Fixierung in Aethanol : Eisessig = 3 : 1 bei Zimmertemperatur während 6–24 Stunden. Mazerierung in 1n HCl während 6–8 Minuten bei 60 °C. Färbung in Orcein-Eisessig auf dem Objektträger bei ca. 95 °C während 1–1½ Minuten (Kochen vermeiden).

Resultate

Die Resultate der untersuchten Weidenarten sind in Tabelle 1 entsprechend der Gliederung der Gattung in Hegis „Illustrierte Flora von Mitteleuropa“ (Rechinger 1981) geordnet. Aufgeführt sind jeweils die subjektiv besten Zählresultate (max. 3) sowie die auf die Basiszahl $x=19$ gerundeten somatischen Chromosomenzahlen. Reduzierte Zahlen (n) wurden an männlichen Meiosen, somatische Zahlen ($2n$) vorwiegend an Wurzelspitzen, seltener an austreibenden Blatttriebsknospen ermittelt.

Diskussion

Dank dem großen Pflanzenangebot der Sammlung Oberli in Wattwil konnten mit der vorliegenden Arbeit einige entwicklungsgeschichtliche Fragen in der Gattung *Salix* geklärt oder doch einer Klärung näher gebracht werden. Das am meisten überraschende und doch zugleich einleuchtende Resultat ist die Entdeckung von zwei neuen Chromosomenzahlen in der Sektion *retusae*. *S. serpyllifolia* ($2n=38$, diploid, neu), *S. retusa* ($2n=114$, hexaploid¹) und *S. kitaibeliana* ($2n=152$, oktoploid, neu) sind sogenannte Spalier- oder Teppichweiden. *S. serpyllifolia* und *S. retusa* kommen in den Alpen vor, letztere sogar häufig. *S. kitaibeliana* ist auf einige kleine Areale in den Karpaten beschränkt. Da sich die drei Arten fast ausschließlich durch die Größe ihrer Blätter und die allgemeine Wüchsigkeit unterscheiden (siehe Abb. 1), liegt der Gedanke nahe, daß sie sich in der Reihenfolge der aufsteigenden Chromosomenzahlen (*S. serpyllifolia* → *S. retusa* → *S. kitaibeliana*) entwickelt haben. Gleichzeitig wird klar, daß *S. kitaibeliana*, welche von einigen Autoren noch heute als Unterart von *S. retusa* aufgefaßt wird, genauso Artcharakter hat wie *S. serpyllifolia*. Einige Autoren geben für *S. retusa* einen tetraploiden Chromosomensatz mit $2n=76$ an (Váchová u. Chmelař in Löve

¹ Bereits früher bekannte Chromosomenzahlen wurden aus Löve u. Löve (1961) sowie aus der Arbeit von Neumann und Polatschek (1972) entnommen.

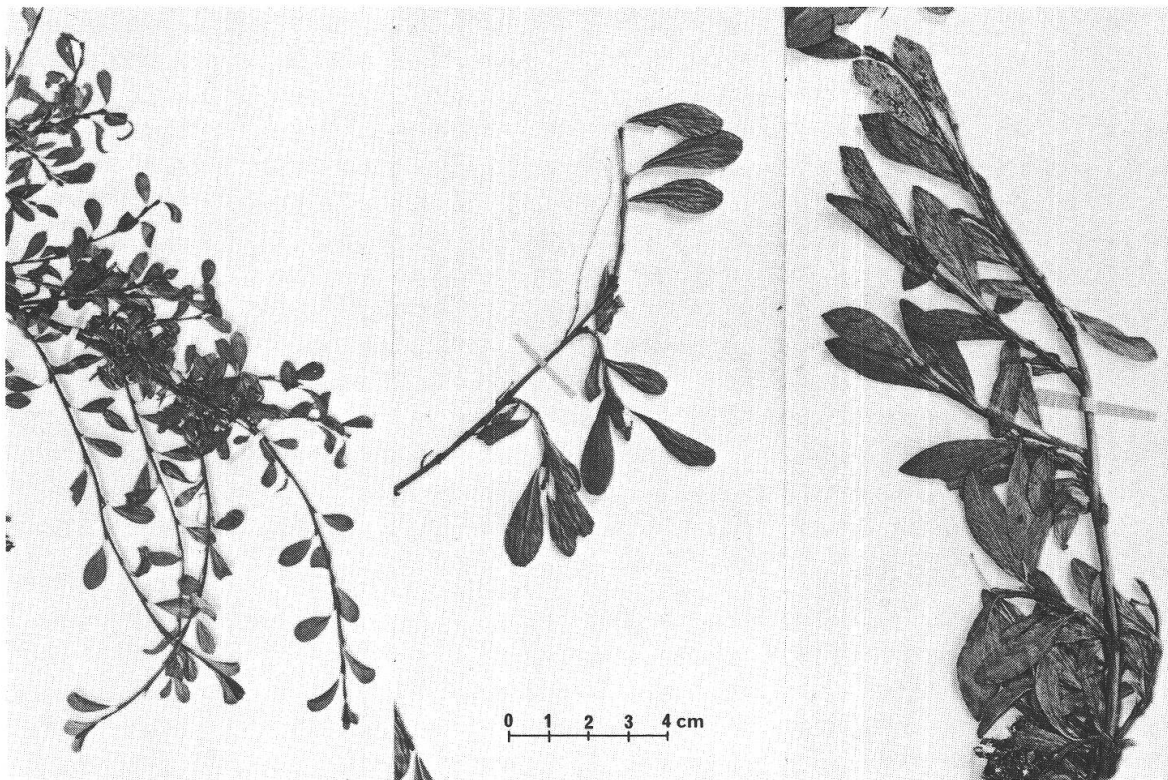


Abb. 1. Von links nach rechts: *Salix serpyllifolia* ($2n=38$), *S. retusa* ($2n=114$), *S. kitaibeliana* ($2n=152$).

1976, sowie Izmailow 1980, beide Angaben nach Martini u. Paiero 1984). Bei diesen Exemplaren dürfte es sich nach den neuesten Erkenntnissen entweder um Bastarde *S. retusa* \times *serpyllifolia* oder, was wahrscheinlicher ist, um das entwicklungsgeschichtliche „missing link“ zwischen den beiden erwähnten Arten handeln. Es wäre äußerst interessant, abzuklären, ob auch Pflanzen dieses Ploidiegrades ein eigenes Verbreitungsgebiet haben. Höhere Ploidiegrade als bei *S. kitaibeliana* ($2n=152$, oktoploid) dürften kaum vorkommen, da bereits bei der letzteren Art überdurchschnittlich häufig Chromosomenverluste während der Meiose beobachtet wurden. Es ist deshalb auch nicht auszuschließen, daß zwischen *S. retusa* und *S. kitaibeliana* aneuploide Pflanzen mit $2n=152-1, 2, 3, 4$ usw. auftreten können.

S. crataegifolia weist sich mit $2n=38$ (neu) wohl als entwicklungsgeschichtlich alte Art aus. Archaisch muten auch die hängenden, an Windbestäuber erinnernden Kätzchen und die andeutungsweise gelappten Tragblätter (ähnlich wie bei *Populus*) an. Diese endemische Art des Apennins wurde bisher aufgrund der sich beim Trocknen schwarz verfärbenden Blätter in die Verwandtschaft zu *S. mielichhoferi* ($2n=114$) und *S. glabra* ($2n=38, 76, 114$) gestellt. Wie die Zählungen und die Morphologie für *S. crataegifolia* nun zeigen, ist diese Art entwicklungsgeschichtlich älter als die beiden anderen. (Die Zahl $2n=38$ für *S. glabra* ist nach Neumann u. Polatschek (1972) ungläubwürdig, da auf falsch bestimmtem Material beruhend.) *S. \times rugulosa* ($2n=38$, neu) entstand durch natürliche Kreuzung zwischen *S. aurita* ($2n=38$) und *S. myrtilloides* ($2n=38$). Sie bildet in manchen Hochmooren kleine bis größere Bestände, so auch im

oberen Toggenburg, wo die beiden untersuchten Pflanzen ursprünglich herkommen. Während die eine Elternart, *S. myrtilloides*, in ganz Zentraleuropa am Aussterben ist (Oberli 1981), scheint sich der Bastard in den langsam trockener werdenden Hochmooren noch wohlfühlen. Die Chromosomenzahl $2n = 38$ zeigt, daß *S. × rugulosa* durch keine chromosomal bedingte Sterilitätsbarriere von den Elternarten getrennt ist. Ihre scheinbare Eigenständigkeit kommt also wohl hauptsächlich durch ihre gegenüber den Elternarten bessere Standorteignung zustande. Für *S. helvetica* bestätigt die Zahl $2n = 38$ (neu) die Verwandtschaft zur nordischen *S. lapponum* ($2n = 38, 76$). Für die formenreiche *S. helvetica* sollten weitere Zählungen (etwa an besonders üppigen Exemplaren) gemacht werden. Es ist durchaus möglich, daß auch im Alpenraum eine tetraploide Unterart vorkommt, welche von der Hauptart durch eine chromosomal bedingte Sterilitätsbarriere getrennt wäre. *S. × peloritana* ($2n = 38$, neu) gilt als Bastard *S. pedicellata × purpurea*. Da *S. purpurea* ebenfalls $2n = 38$ Chromosomen hat, müßte folglich die bis heute noch nicht ausgezählte *S. pedicellata* Desf. die gleiche Zahl aufweisen. Dies ist einigermaßen erstaunlich, da diese Art bisher in die Verwandtschaft von *S. nigricans* ($2n = 114$) gestellt wurde.

Bei einigen Arten und Hybridkomplexen wurden neue, von älteren Angaben *abweichende Zahlen* gefunden. Für *S. glabra* bestätigt die Chromosomenzahl $2n = 114$ (neu) die nahe Verwandtschaft mit *S. nigricans* ($2n = 114$), mit welcher sie z. B. auch die beim Trocknen schwarz werdenden Blätter gemeinsam hat. Frühere Zählungen hatten $2n = 38$ (Håkansson, 1955) und $2n = \text{ca. } 76$ (Neumann u. Polatschek, 1972) ergeben. Polatschek bezweifelt in seiner Veröffentlichung, daß Håkansson seine Untersuchung an einer richtig bestimmten Pflanze gemacht hatte. Die neuen Untersuchungen wurden an Meiosen von zwei männlichen Pflanzen vorgenommen und ergaben ein sehr genaues Resultat. In manchen Zellen traten zum Teil mehrere Multivalente auf, jedoch waren diese weniger häufig und im allgemeinen übersichtlicher als bei den hybriden Arten *S. hegetschweileri* und *S. bicolor*.

Bei *S. cordata* Mühlenberg wurde mit $2n = 38$ eine von älteren Angaben abweichende Basiszahl gefunden. Wilkinson (1944) gibt für diese Art aufgrund seiner sehr sorgfältigen, an Schnittpräparaten vorgenommenen Untersuchungen eine Chromosomenzahl von $2n = 44$ an. Nach einer von mehreren Autoren vertretenen Theorie soll die Basiszahl $x = 22$ durch Chromosomenbrüche aus $x = 19$ entstanden sein. Auf $x = 22$ beruhende Chromosomenzahlen wurden vereinzelt auch bei *S. glauca* ($2n = 176$), *S. phyllicifolia* ($2n = 88$), *S. livida* ($2n = 44$) und *S. triandra* ($2n = 44$ und 88) gefunden. Nach Wilkinson (1944) bleiben Chromosomenbruchstücke bei *Salix* auch bei sexueller Vermehrung erhalten. Die auch unter dem Namen *S. americana hort.* bekannte Flechtweide *S. cordata* wurde etwa 1880 als männliche Pflanze aus den USA in Europa eingeführt und seither ausschließlich vegetativ vermehrt. Wo *S. cordata* sich selbst überlassen ist, kann sie sich durch Bewurzeln von niedergedrückten Zweigen hexenringartig ausbreiten und größere Riedflächen besiedeln. Dem unvoreingenommenen Betrachter mag dann die in der „Flora der Schweiz“ (Hess et al. 1976) nicht erwähnte *S. cordata* auf den ersten Blick als ein Bastard *S. triandra × purpurea* erscheinen. Nach Löve u. Löve (1975) können Chromosomenbrüche bevorzugt bei alten Pflanzen auftreten. Da eine über 100 Jahre ausschließlich vegetativ vermehrte Pflanze physiologisch ebenfalls als alt angesehen werden muß, würde es sich lohnen, in anderen Teilen Europas nach *S. cordata* mit $2n = 44$ zu suchen. Ob die von Wilkinson untersuchte Pflanze aus Europa oder den USA stammt, geht aus seiner Arbeit leider nicht hervor. Bei meinen Untersuchungen an Weiden habe ich bisher nur eine Pflanze mit $2n = 42-44$ Chromosomen gefunden.

In allen untersuchten Zellen waren zwei ungewöhnlich kurze, offensichtlich homologe Chromosomen zu sehen. Es handelt sich um eine noch unbestimmte, weibliche Pflanze aus dem Langtang-Hochtal in Nepal. Sie wird im Wattwiler Salicetum unter der Nummer NpD1 geführt.

Im Rahmen dieser Arbeit wurden viele bereits früher bekannte Zahlen bestätigt, so für *S. babylonica* $2n=76$ an einer Wildpflanze aus Nepal, *S. arenaria* $2n=38$, und *S. waldsteiniana* $2n=38$. *S. nigricans* Smith ist eine sehr formenreiche Art, welche an verschiedenen Hybridkomplexen beteiligt ist (*S. hegetschweileri*, *S. bicolor* und *S. nigricans* „Valserine“, siehe unten). An zwei Pflanzen konnte die bekannte Zahl $2n=114$ mit großer Genauigkeit bestätigt werden. Wie schon andere Autoren feststellten, zeigt *S. nigricans* in der Meiose ein ähnliches Verhalten wie ein Bastard. In allen Zellen wurden mehrere z. T. kompliziert angeordnete Multivalente festgestellt. Nach Neumann (1981) bastardiert *S. nigricans* in Mitteleuropa mit 20 der insgesamt 34 vorkommenden *Salix*-Arten in der Natur und hält damit zusammen mit *S. aurita* den diesbezüglichen Rekord! *S. hastata* ist eine im ganzen Alpengebiet, in Skandinavien und Teilen Sibiriens verbreitete, außerordentlich variable Art. Zählungen anderer Autoren ergaben mit einer Ausnahme ($2n=ca. 110$, Material aus Rußland, Bestimmung zweifelhaft) ebenfalls $2n=38$ (nach Neumann und Platschek 1972). Meine Zählungen erfolgten mit Absicht an Pflanzen mit ungewöhnlichen Merkmalen (besonders schmale oder große Blätter, Gartenform), um abzuklären, ob als Stammeltern für *S. hegetschweileri* (siehe unten) auch eine tetra- oder eine hexaploide Form von *S. hastata* in Frage käme.

Das wichtigste Ziel der vorliegenden Untersuchungen war die Klärung einiger verwandtschaftlicher Beziehungen in den Hybridkomplexen *S. hegetschweileri*, *S. bicolor* und *S. nigricans* „Valserine“, deren Entstehung wahrscheinlich mit dem Rückgang der letzten Vergletscherung einsetzte. Als Untersuchungsmaterial stand vor allem die von Heinrich Oberli in über zwanzigjähriger Arbeit zusammengetragene und gepflegte Pflanzensammlung in Wattwil zur Verfügung (siehe Büchler u. Oberli 1984). Das *Hegetschweileri*-Problem, aber auch die anderen auf *S. phyllicifolia* und *S. nigricans* zurückzuführenden Hybridkomplexe nahmen in der Arbeit von Heinrich Oberli eine zentrale Stellung ein. Viele Autoren hatten schon vor ihm erkannt, daß *S. hegetschweileri* Heer eine sehr kritische Art darstellt. Sie wurde denn auch abwechslungsweise, aufgrund einzelner isolierter Merkmale, immer wieder mit anderen *Salix*-Arten (*S. phyllicifolia*, *S. nigricans* und *S. hastata*) in Verbindung gebracht. Oberli seinerseits zeigte anhand detaillierter morphologischer Untersuchungen, daß im *Hegetschweileri*-Komplex tatsächlich Erbanlagen aller drei möglichen Stammeltern vorhanden sind und es sich bei dieser Art um einen wahrscheinlich kaum stabilisierten Hybridkomplex handeln muß (vergleiche auch Büchler 1984). Für *S. hegetschweileri* wurde bis vor einigen Jahren nur die von Neumann u. Polatschek (1972) an einer weiblichen Pflanze aus dem Tirol ermittelte Zahl $2n=76$ bekannt. Erste eigene Untersuchungen wurden an typisch *phyllicifolia*-artigen Pflanzen durchgeführt und ergaben erwartungsgemäß die gleiche Zahl ($2n=114$, hexaploid, neu), wie sie für die nordische *S. phyllicifolia* bekannt ist (Löve und Löve 1961). Es zeigte sich, daß auch das ganze Spektrum zwischen *S. phyllicifolia* und *S. nigricans* var. *alpicola* diese gleiche Chromosomenzahl aufweist. An Pflanzen mit mehr oder weniger deutlichen *hastata*-Merkmalen wurde dann die Zahl $2n=76$ (tetraploid) bestätigt. Schließlich wurde auch noch eine pentaploide Stufe gefunden. Vermutlich handelt es sich hier um unfruchtbare Bastarde zwischen der tetraploiden und der hexaploiden Stufe. Abb. 2 veranschaulicht die Situation von *S. hegetschweileri* zwischen den drei angenommenen Elternarten. Die theoretisch mögliche

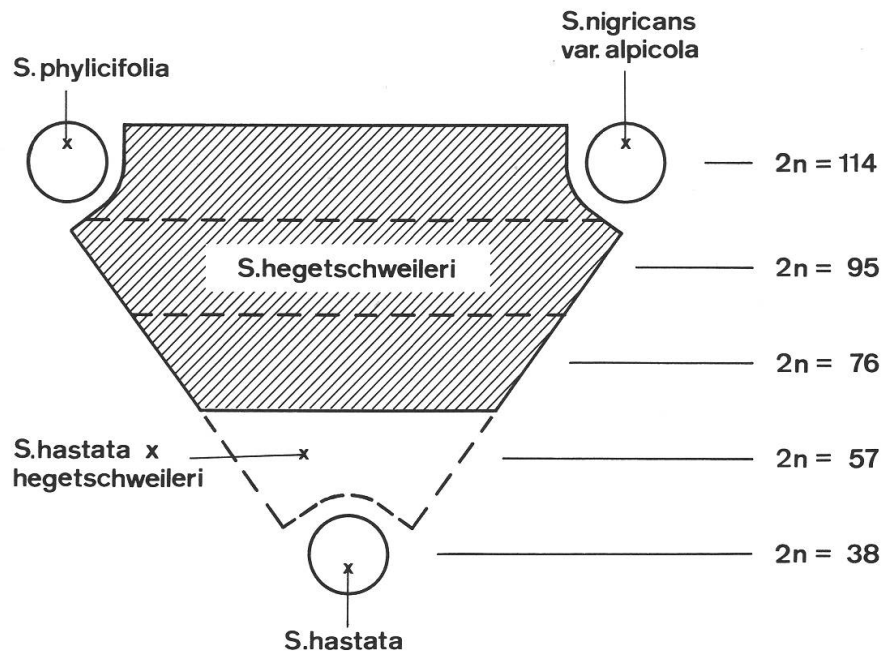


Abb. 2. *Salix hegetschweileri* als Hybridkomplex zwischen *S. phyllicifolia*, *S. nigricans* var. *alpicola* und *S. hastata*.

triploide Stufe wurde bisher nicht gefunden. Sie wäre sicher nicht fertil und würde von einem Botaniker wahrscheinlich nicht mehr als *S. hegetschweileri* bezeichnet. Eingehende Bestandesaufnahmen im Wattwiler Salicetum und an Originalfundorten zeigten deutlich, daß im *Hegetschweileri*-Komplex zwischen den meisten Merkmalen keine eindeutige Verkopplung festzustellen ist. Oft treten an ein und derselben Pflanze zwar sehr typische Merkmale, aber von zwei oder gar drei der angenommenen Stammeltern gleichzeitig auf (z. B. *phyllicifolia*-förmige Blätter mit *hastata*-farbigen, hellgrünen Oberseiten und *hastata*-artigen, großen Nebenblättern). Das Gesamtbild einer einzelnen Pflanze entspricht deshalb meistens nicht dem eines intermediären Bastards, sondern dem einer Pflanze aus einer unstabilisierten Hybridpopulation mit weitgehend zufälliger Merkmalkombination. Da *S. hastata* mit $2n=38$ gegenüber den beiden anderen möglichen Stammeltern ($2n=114$) nur einen bescheidenen Anteil an den Genbestand der Hybridpopulation geliefert hat, ist die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten einer stark *hastata*-ähnlichen Pflanze sehr klein (vgl. Abb. 3). Die drei Ploidiestufen lassen sich zum Teil anhand morphologischer Merkmale unterscheiden:

- $2n=114$: Zeigt ausschließlich typische oder vermischte Merkmale von oder zwischen *S. phyllicifolia* und *S. nigricans* var. *alpicola*. Typische *hastata*-Merkmale wie hellere Blattfarbe, matte Blattoberseite und übergroße Nebenblätter fehlen ganz.
- $2n=95$: Zeigt vorwiegend die gleichen Merkmale wie *S. hegetschweileri* $2n=114$. *S. hastata*-Merkmale sind möglich, aber höchstens schwach entwickelt.
- $2n=76$: Zeigt in der überwiegenden Mehrzahl mindestens andeutungsweise ein oder mehrere *hastata*-Merkmale. Daneben können gleichzeitig und sogar im Übermaß typische Merkmale von *S. phyllicifolia*- und/oder *S. nigricans* var. *alpicola* vorhanden sein.

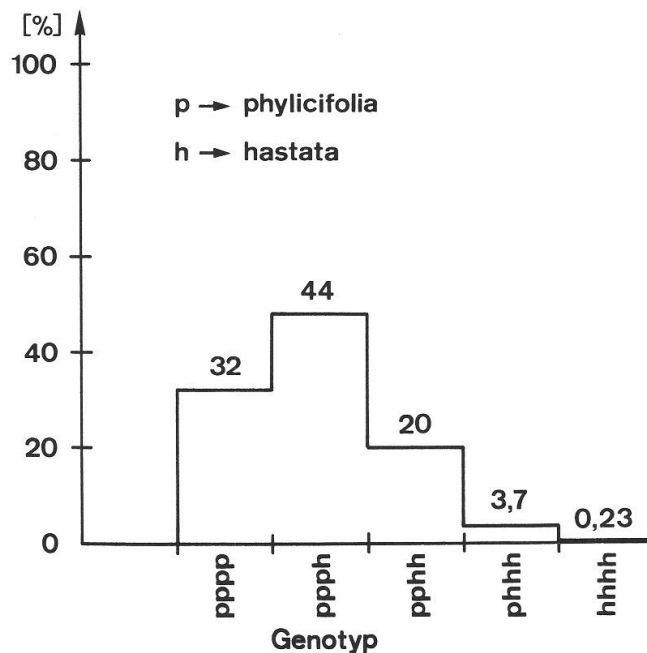


Abb. 3. Theoretische Genotypenhäufigkeit in der F_4 -Generation einer Hybridpopulation aus einer hexaploiden (p) und einer diploiden (h) Art mit zufälliger Paarung.

S. hegetschweileri bildet wie *S. nigricans* und auch *S. bicolor* während der Meiose pro Zelle mehrere Multivalente. Die Fertilität des Pollens kann von Pflanze zu Pflanze sehr verschieden sein. In Pollenschlauchkulturen trieben je nach Pflanze 1–70% der Pollen aus.

Wie *S. hegetschweileri* stammt auch *S. bicolor* Willd. von der nordischen *S. phylicifolia* ab. Die neu gefundene Chromosomenzahl $2n=114$ (zwei Pflanzen) paßt deshalb gut in das Bild, das sich Taxonomen seit langer Zeit von dieser Art gemacht haben. Ob auch *S. nigricans* an der Entstehung von *S. bicolor* beteiligt war, ist nicht so klar wie bei *S. hegetschweileri* und durch Chromosomenzählungen weder zu beweisen noch abzustreiten. *S. bicolor* sollte zytologisch und auch populationsgenetisch noch genauer untersucht werden. Vor allem muß abgeklärt werden, ob die von Polatschek gefundene Zahl $2n=76$ innerhalb der Art eine ebenso große Rolle spielt wie bei *S. hegetschweileri*, oder ob es sich bei dieser Pflanze um eine seltene Ausnahme gehandelt hat. Während bei *S. hegetschweileri* die Reduktion der Chromosomenzahl auf $2n=76$ offensichtlich durch Hybridisierung mit *S. hastata* zustande kam, ist der analoge Vorgang bei *S. bicolor* weniger einfach zu erklären. Hier können nur morphologische Studien an Pflanzen mit $2n=76$ weiterhelfen. Ungeklärt bleibt vorläufig auch das Auftreten von Striemen am nackten Holz. Dieses Merkmal kommt unregelmäßig sowohl bei *S. hegetschweileri* (alle Ploidiegrade) wie auch bei *S. bicolor* ($2n=114$) vor. In der Meiose zeigt *S. bicolor* ein ähnliches Bild wie *S. hegetschweileri* und *S. nigricans*. In allen untersuchten Zellen wurden während der Metaphase der ersten Reifeteilung zwischen 5 und 9 Multivalente in teilweise sehr komplizierten Anordnungen festgestellt. Es war oft nicht möglich, die Anzahl der daran beteiligten Chromosomen genau zu bestimmen. Schließlich muß noch erwähnt werden, daß es in der Schweiz auf Gros Chadoua im Kt. Fribourg eine

zytologisch noch nicht untersuchte Weidenpopulation gibt, welche als Übergangsform zwischen *S. hegetschweileri* und *S. bicolor* angesehen werden kann.

Im Valserine-Tal des französischen Hochjura wächst eine andere Hybridpopulation, welche Heinrich Oberli in seinen Unterlagen als *S. nigricans* „Valserine“ bezeichnete. Die Beteiligung von *S. nigricans* Smith manifestiert sich morphologisch durch andeutungsweise andersfarbige Blattspitzen auf der Blattunterseite und leicht schwärzende Blätter beim Trocknen. Die beidseitig zugespitzten Blätter erinnern stark an *S. phyllicifolia*, während die Behaarung der Blattunterseite oft *bicolor*-artig, parallel zum Hauptnerv nach der Spitze zu ausgerichtet ist. Die nun erstmals an dieser Population bestimmten Chromosomenzahlen von $2n=114$ (1 stark *nigricans*-artige Pflanze) und $2n=76$ (2 Pflanzen) weisen darauf hin, daß es sich hier um eine der *S. hegetschweileri* verwandte Hybridpopulation handeln könnte. Als Stammeltern kommen die hexaploiden Arten ($2n=114$) *S. phyllicifolia*, *S. bicolor* und *S. nigricans* sowie die diploiden Arten ($2n=38$) *S. appendiculata*, *S. caprea* und *S. waldsteiniana* in Frage. Letztere könnte sehr gut für die stark drüsig gesägten Blattränder verantwortlich sein. Für eine Beteiligung von *S. hastata* bestehen keine Anhaltspunkte.

Die endgültige Klärung der Herkunft der drei hier besprochenen hybriden Arten *S. hegetschweileri*, *S. bicolor* und *S. nigricans* „Valserine“ könnten wahrscheinlich nur biochemische Analysen der pflanzlichen Proteine bringen. Solche Untersuchungen würden die *Salix*-Forschung um einen großen Schritt vorwärts bringen und nebenbei den seit bald 200 Jahren dauernden Streit um *S. hegetschweileri* beenden. Gleichzeitig könnten sie auch neues Licht auf die Rolle der Hybridisierung bei der Evolution dieser Gehölzart werfen. Das Salicetum Oberli bietet für solche Untersuchungen vorläufig noch eine einmalige Gelegenheit!

Zusammenfassung

Aus der Gattung *Salix* wurden 18 Arten oder Populationen zytologisch untersucht und dabei 13 bisher nicht bekannte Chromosomenzahlen gefunden. Durch die erstmaligen Zählungen bei den Arten *S. serpyllifolia* Scop. und *S. kitaibeliana* Willd. konnten die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Sektion *retusae* aufgeklärt werden. Für *S. hegetschweileri* wurden zwei neue Chromosomenzahlen gefunden und damit die Hybriden-Theorie Oberlis (unveröff.) gestützt. Die neuen Resultate für *S. glabra* Scop., *S. crataegifolia* Bert., *S. bicolor* Willd. und eine hybride Population von *S. nigricans* werden weitere Studien über verwandtschaftliche Beziehungen um die Artengruppen der *nigricantes* und *phyllicifoliae* erleichtern. Die vorliegende Arbeit soll anschaulich machen, welche einmalige Möglichkeit der Wissenschaft im Salicetum Oberli in Wattwil zur Lösung der noch hängigen Fragen zur Verfügung steht.

Frau G. Oberli-Debrunner danke ich für das Pflanzenmaterial, die leihweise Überlassung der mannigfachen Unterlagen ihres Mannes und die rege Anteilnahme am Fortgang der Arbeit. Ohne ihren unermüdlichen Einsatz bei der Pflege der Pflanzen wäre der Fortbestand dieser einzigartigen Sammlung schon heute gefährdet. Herr Dr. Nogler von der ETH Zürich hat mir manch wertvollen Hinweis zu Präparationsmethoden und zur Interpretation von Meiosen gegeben. Ohne seine immer freundliche Hilfe hätte mich der Mut wohl auf halbem Wege verlassen. Herr J. Straub von der Firma Weidmann u. Sohn hat mich manches Mal und mit viel Zeitaufwand in Fragen der Mikroskop-Optik beraten. Frau E. Ruppert-Bolliger danke ich für die saubere Abschrift meines Manuskriptes und die moralische Unterstützung während der Arbeit.

Literaturverzeichnis

- Blackburn K. B. and Harrison J. W. H. 1924. A preliminary account of the chromosomes and chromosome behaviour in the Salicaceae. *Ann. Bot.* 38: 361–378.
- Büchler W. und Oberli G. 1984. Weiden-Versuchspflanzung H. Oberli in Wattwil. Unveröffentlicht. Kann als Photokopie bei den Verfassern bezogen werden.
- Büchler W. 1984. *Salix hegetschweileri* Heer. Unveröffentlicht. Kann als Photokopie beim Verfasser bezogen werden.
- Håkansson A. 1955. Chromosome numbers and meiosis in certain salices. *Hereditas* 41: 454–482.
- Hess H. E., Landolt E. und Hirzel R., 1976. *Flora der Schweiz* I: 652–677.
- Löve Á. and Löve D. 1961. Chromosome numbers of central and northwest European plant species. *Opera Bot.* 5: 118–121.
- Löve Á. and Löve D. 1975. *Plant chromosomes*. J. Cramer, Vaduz: S. 43.
- Löve Á. 1976. IOPB Chromosome number reports LIII. *Taxon* 25: 483–500.
- Martini F., Paiero P. 1984. Il genere *Salix L.* in Italia. *Atti dell' Istituto di Ecologia e Selvicoltura Università degli Studi, Padova* III: 160.
- Neumann A. 1981. Die mitteleuropäischen *Salix*-Arten. *Mitt. forstl. Bundes-Versuchsanstalt Wien. Österr. Agrarverlag.* 134: 51.
- Neumann A. und Polatschek A. 1972. Cytotaxonomischer Beitrag zur Gattung *Salix*. *Ann. naturhist. Mus. Wien* 76: 612–633.
- Oberli H. 1981. *Salix myrtilloides L.* Zum einzigen schweizerischen Vorkommen dieser Reliktgehölzart im Kanton St. Gallen. *Jahrb. St. Gall. Naturf. Ges.* B. 81.
- Rechinger K. H. 1981. In *Hegi: Flora von Mitteleuropa*. Band III, Teil 1: S. 54.
- Wilkinson J. 1944. The cytology of *Salix* in relation to its taxonomy. *Ann. Bot. N. S.* 8, No 30/31: 269–284.