

# Genomgrößen und Ploidie der deutschen Arten von *Veronica* (*Plantaginaceae*)

DIRK C. ALBACH & MAREIKE DAUBERT

**Zusammenfassung:** Chromosomenzahlen und Genomgrößen liefern wichtige Informationen für die Unterscheidung von Pflanzenarten. Insbesondere eng verwandte Arten, die morphologisch schwer zu unterscheiden sind, lassen sich oft leichter anhand der Genomgröße unterscheiden. Die Durchflusszytometrie hat in den letzten Jahren den Nachweis einer solchen Differenzierung auf genomischer Ebene erleichtert. Sie hat außerdem dazu beigetragen, die Verbreitung des Ploidiegrades innerhalb der Arten zu verstehen. Die Gattung *Veronica* umfasst in Deutschland 37 Arten, darunter einige taxonomisch schwierige Artengruppen und einige Arten mit intraspezifischer Variation der Ploidie. Wir präsentieren hier 36 neue Genomgrößen und 44 Ploidie-Werte für diese 37 Arten, sechs bzw. sieben davon aus Deutschland. Die Messungen für *V. aphylla*, *V. alpina*, *V. fruticans* und *V. fruticulosa* sind die ersten Werte für diese Arten. Diese Werte bilden eine wichtige Grundlage für künftige Studien über die Gattung. Einige Beispiele werden ausführlicher besprochen, wie die Verteilung des Ploidiegrads bei *V. longifolia* und *V. chamaedrys* in Deutschland oder die Bedeutung der Untersuchung des Ploidiegrads bei *V. satureiifolia* und ihren Verwandten im Südwesten Deutschlands. Die englische Version dieses Manuskripts in der Fassung vor der Einreichung ist unter <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2023.12.22.573074v1.full> verfügbar.

**Abstract: Genome sizes and ploidy of the German species of *Veronica* (*Plantaginaceae*).** Chromosome numbers and genome size estimates provide essential information for the differentiation of plant species. Especially, closely related species that are morphologically difficult to distinguish are often more easily distinguishable by genome size. In recent years, flow cytometry has facilitated the detection of such differentiation at the genomic level. It further helped to understand the distribution of ploidy levels within species. The genus *Veronica*

includes 37 species in Germany including some taxonomically challenging species groups and some species with intraspecific variation in ploidy. We here present 36 new genome sizes and 44 ploidy values for these 37 species, six resp. seven of them from Germany. Estimates of *V. aphylla*, *V. alpina*, *V. fruticans*, and *V. fruticulosa* are first estimates for these species. These estimates provide an important basis for future studies on the genus. Some examples are discussed in more details, such as the distribution of ploidy levels in *V. longifolia* and *V. chamaedrys* in Germany or the importance to study ploidy levels in *V. satureiifolia* and relatives in southwestern Germany. The English version of this manuscript in its pre-submission version is available under <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2023.12.22.573074v1.full>.

---

Dirk C. Albach  
Institut für Biologie und  
Umweltwissenschaften,  
Carl von Ossietzky-Universität Oldenburg,  
Ammerländer Heerstraße 114–118,  
26111 Oldenburg;  
[dirk.albach@uol.de](mailto:dirk.albach@uol.de)

Mareike Daubert  
Institut für Biologie und  
Umweltwissenschaften,  
Carl von Ossietzky-Universität Oldenburg,  
Ammerländer Heerstraße 114–118,  
26111 Oldenburg;  
[mareike.daubert@uol.de](mailto:mareike.daubert@uol.de)

---

## 1. Einleitung

Chromosomen wurden erstmals von Flemming im Jahr 1879 beschrieben und von Waldeyer so benannt (DEICHMANN 2015; O'CONNOR & MIKO 2008), obwohl es schon vorher Vermutungen über die Strukturen im Zellkern gab. Bald stellte

sich heraus, dass die Anzahl der Chromosomen pro Kern meist ein stabiles Merkmal innerhalb der Arten ist und oft zwischen den Arten variiert, was für taxonomische Zwecke nützlich ist (STUESSY 2009). Folglich haben Wissenschaftler mehr als 70 000 Zählungen für Angiospermen gesammelt, die etwa 20 % aller Arten abdecken (RICE & al. 2015). Diese Daten wurden nicht nur für taxonomische Zwecke verwendet, sondern auch, um auf die Anzahl der Chromosomen der Vorfahren (CARTA & al. 2020), Modelle für die mechanistische Evolution der Chromosomen (MAYROSE & LYSAK 2020) und ökologische Korrelate (PANDIT & al. 2014) zu schließen. Die evolutionären Kräfte, die zu einer höheren oder niedrigeren Chromosomenzahl führen, sind jedoch noch nicht ausreichend erforscht. Es ist zwar leicht vorstellbar, dass Organismen mit einer großen Anzahl von Chromosomen Probleme bei der Meiose haben, trotzdem haben einige Arten eine bemerkenswert große Zahl von Chromosomen (RICE & al. 2015). Es wird davon ausgegangen, dass eine größere Anzahl und große Unterschiede zwischen den Taxa den Genfluss beeinträchtigen und Fortpflanzungsbarrieren schaffen (BOWERS & PATERSON 2021). Dies bietet wiederum eine gewisse theoretische Unterstützung für die Verwendung der Chromosomenzahl als taxonomisches Merkmal.

Während die Chromosomenzahl für eine Art und sogar für Artengruppen als weitgehend einheitlich angesehen wird, können Individuen und eng verwandte Arten aufgrund von Veränderungen im Ploidiegrad dennoch in der Chromosomenzahl variieren. Polyploidie, die durch Duplikationen des gesamten Genoms verursacht wird, tritt entweder als Ergebnis intraspezifischer Kreuzungen auf, möglicherweise sogar bei einem autogamen Individuum, oder durch interspezifische Hybridisierung, möglicherweise sogar zwischen verschiedenen Gattungen (STUESSY 2009). Polyploidie führt, ähnlich wie andere Veränderungen der Chromosomenzahl, zumindest zu einer gewissen reproduktiven Isolation (BAACK & al. 2015). Der Ploidiegrad kann durch Chromosomenzählung oder, in den letzten Jahren häufiger, durch Durchflusszytometrie ermittelt werden, was unser Verständnis für die Verteilung intraspezifischer Ploidievariationen enorm erweitert (BARDY & al. 2010, SUDA & al. 2007).

Die Durchflusszytometrie liefert Informationen, die über die Ploidie hinausgehen, nämlich

die genaue Genomgröße. Abgesehen von Verdoppelungen des gesamten Genoms kann die Genomgröße auch durch kleinräumige Verdoppelungen oder Deletionen beeinflusst werden. Die größte Auswirkung haben die Aktivierung oder Inaktivierung und Deletion von transponierbaren Elementen (PETROV 2002). Solche Prozesse laufen kontinuierlich ab und führen zu geringen Unterschieden in der Genomgröße zwischen Individuen. Größere Variationen (mehr als 5 %) sind jedoch selten. Die intraspezifische Variation der Genomgröße ist ein viel diskutiertes Thema. Der Nachweis einer echten Variation ist aufgrund der Variation zwischen Einzelmessungen und der durch Sekundärmetaboliten verursachten Variation schwierig. In Anbetracht der selektiven Wirkung der Genomgröße im Zusammenhang mit Umwelteinflüssen, Nährstoffverfügbarkeit und Wachstumsstrategien (BENNETT 1972; HESSEN & al. 2008; MÜLLER & al. 2019) ist es jedoch mehr als wahrscheinlich, dass eine adaptive Variation der Genomgröße innerhalb der Arten existiert (BILINSKI & al. 2018). Daher sind die Genomgröße und ihre intraspezifische Variation wichtige karyologische Informationen, die helfen können, die evolutionären Kräfte zu verstehen, die genomische Merkmale bestimmen, und die auch zu taxonomischen Schlussfolgerungen beitragen können (PRANČL & al. 2014).

Die Gattung *Veronica* ist mit etwa 450 Arten die größte Gattung der *Plantaginaceae*. 180 Arten kommen ausschließlich in Neuseeland vor, wo sie die größte Pflanzenradiation bilden. In Deutschland ist die Gattung mit 37 Arten vertreten (ALBACH 2021). Einige dieser Arten sind schwer zu unterscheiden und haben in der Vergangenheit zu heftigen taxonomischen Debatten geführt. Seit der ersten DNA-basierten phylogenetischen Analyse, die sich auf die Beziehungen zwischen den *Veronica*-Arten der nördlichen Hemisphäre konzentrierte (ALBACH & CHASE 2001), haben diese Debatten neuen Auftrieb erhalten. Mehrere dieser Arten wurden nun mit verschiedenen molekularbiologischen Methoden und der Durchflusszytometrie eingehender analysiert, sodass die meisten Debatten die deutsche Flora betreffend beigelegt sind und wir nun einen Überblick über die deutschen Arten der Gattung haben und welche taxonomischen Fragen noch offen sind.

Wir fassen hier unseren derzeitigen Kenntnisstand über die phylogenetischen Beziehungen

der deutschen Arten zusammen, geben einen Überblick über die Ploidie-Werte einschließlich einiger neuer Messungen und beleuchten schließlich offene taxonomische Fragen.

## 2. Material und Methoden

Die Nomenklatur für die Gattung *Veronica* folgt ALBACH (2021). Informationen zur Chromosomenzahl wurden in der Literatur recherchiert. Die Literatur bis zum Jahr 2007 wurde von ALBACH & al. (2008) zusammengefasst. Daher wurden Informationen bis zu diesem Zeitpunkt dieser Veröffentlichung entnommen und neuere Zählungen wurden in der Literatur und in Online-Datenbanken gesucht (PAULE & al. 2017, RICE & al. 2015).

Ploidiegrad und Genomgröße wurden nach den in unserem Labor etablierten Standardprotokollen der Durchflusszytometrie gemessen (MEUDT & al. 2015). Als internen Standard verwendeten wir hauptsächlich *Solanum pseudocapsicum* L. (1C = 1,29 pg; TEMSCH & al. 2010), aber manchmal auch *Hedychium gardenianum* Ker Gawl. (1C = 2,01 pg; MEUDT & al. 2015) oder *Zea mays* L. 'CE-777' (1C = 2,72 pg; LYSÁK & DOLEŽEL 1998). Zellkerne wurde aus ca. 1 cm<sup>2</sup> Blattmaterial in 1,1 ml Otto I-Puffer durch Hacken mit einer Rasierklinge isoliert. Die Färbung wurde bei 4 °C für eine Stunde mit Propidiumiodid in Otto II-Puffer durchgeführt. Messungen wurden auf einem Partec Cyflow SL (Münster, Deutschland) durchgeführt. Pro Probe haben wir 5000 Partikel gezählt und pro gemessenen Peak mindestens 500 Partikel. Lagen drei unabhängige Messungen mit einem Variationskoeffizienten (CV) von unter 7 vor, wurden die Messung als Genomgrößenmessung bezeichnet. Wurden diese Kriterien nicht eingehalten, wurden die Messungen nur zur Bestimmung der Ploidie benutzt.

## 3. Ergebnisse & Diskussion

Unsere Recherche ergab 90 Chromosomenzählungen deutscher Pflanzen. Fünf davon sind nicht in der Datenbank von PAULE & al. (2017) enthalten, weil ihre Herkunft nicht ausreichend klar ist. Die beiden Zählungen von *V. hederifolia* durch HOFELICH (1935) stammen von Pflanzen aus dem Botanischen Garten in Tübingen, aber

es ist nicht klar, ob sie spontan (wie wir glauben) oder kultiviert waren. Die Zählungen von TISCHLER (1937) für *V. persica* und *V. polita* sind nicht eindeutig dokumentiert, stammen aber wahrscheinlich von Pflanzen aus Norddeutschland. Die für die Zählung von *V. opaca* durch BEATUS (1936) verwendeten Samen stammen entweder aus Deutschland oder der Tschechischen Republik. Diese 90 Zählungen repräsentieren 22 der 37 Arten. Für alle Arten liegen jedoch Zählungen aus dem gesamten Verbreitungsgebiet vor.

Unsere neuen Messungen umfassen 36 neue Genomgrößen sowie weitere 44 Bestimmungen der Ploidie. Als letztere bezeichnen wir Messungen, die nicht wiederholt wurden, oder Messungen mit Variationskoeffizient (CV) über 7. Davon stammen sechs Genomgrößen (von sechs Arten) und sieben Ploidie-Messungen (von vier Arten) von deutschen Pflanzen. Die Werte von vier Arten (*V. aphylla*, *V. alpina*, *V. fruticans*, *V. fruticulosa*) sind die ersten veröffentlichten Genomgrößen für die jeweilige Art. Mit den hier veröffentlichten Werten liegen für alle *Veronica*-Arten in Deutschland Genomgrößen vor. Allerdings liegen nur für zehn von 37 Arten Werte von deutschen Pflanzen vor. Dennoch bietet die Studie die Grundlage für eine einfache Bestimmung der Ploidie mittels Durchflusszytometrie für alle deutschen Arten oder jene Artengruppen mit Variation in der Ploidie.

### *Veronica montana*

*V. montana* ist eine in Europa weit verbreitete Art, aber für deutsche Pflanzen liegen keine Chromosomenzählungen und keine Werte der Genomgröße vor. Alle Zählungen, viele aus den Nachbarländern (Niederlande, Frankreich, Tschechische Republik, Polen) deuten jedoch darauf hin, dass es sich um eine rein diploide ( $2n = 18$ ) Art handelt (ALBACH & al. 2008). Dies wird auch durch Genomgrößenmessungen aus Großbritannien, den Niederlanden und Tschechien bestätigt (BENNETT & SMITH 1991; ZONNEVELD 2019; ŠMARDÁ & al. 2019). Allerdings weichen diese drei Werte um bis zu 30 % voneinander ab (1C = 0,6 vs. 0,73 vs. 0,85 pg), sodass weitere Analysen erforderlich sind, um die Genomgröße dieser Art eindeutig zu bestimmen. Da die beiden Werte zwischen denen der phylogenetisch verwandten Arten liegen (MEUDT & al. 2015), gibt es derzeit keinen Hinweis auf den korrekten Wert. Allerdings ist beim Vergleich der Werte aus ŠMARDÁ & al. (2019) aufgefallen,

dass die Werte aus dieser Publikation fast immer 10 % niedriger als alle anderen Werte liegen. Es wird daher von einem systematischen Fehler ausgegangen.

### ***Veronica scutellata***

*V. scutellata* ist durchgängig diploid ( $2n = 18$ ; ALBACH & al. 2008), was auch durch die einzige deutsche Zählung (SCHEERER 1939) bestätigt wird. Auch unsere Genomgrößenmessungen bestätigen diesen Ploidiegrad, obwohl die Genomgrößen höher sind als bei anderen Arten der Untergattung. Trotz der Kontinuität des Ploidiegrades kann es eine gewisse intraspezifische Variation in der Genomgröße geben. Unsere Messung aus der Ukraine (Tabelle 1) unterscheidet sich nicht von der aus den Niederlanden ( $1C = 0,885$  pg; ZONNEVELD 2019), beide weichen aber um etwa 5 % von unseren sibirischen Pflanzen ab. Die tschechische Messung liegt ca. 10 % niedriger ( $1C = 0,795$  pg; ŠMARDÁ & al. 2019).

### ***Veronica officinalis***

Die Typusart der Gattung, *V. officinalis*, ist in ganz Eurasien verbreitet. BÖCHER (1944) zählte zwei deutsche Pflanzen als tetraploid ( $2n = 36$ ), was mit den meisten anderen der fast 100 Zählungen übereinstimmt (ALBACH & al. 2008). Diploide Pflanzen wurden in Portugal, Gotland (Schweden) und Sibirien (Sajangebirge und Irkutsk) gefunden (ALBACH & al. 2008).

Frühere Messungen der Genomgröße liegen zwischen  $1C = 1,01$ – $1,10$  pg (BAI & al. 2012; CASTRO & al. 2012; PUSTAHJA & al. 2013; SILJAK-YAKOVLEV & al. 2010) mit der Messung aus Tschechien wieder 10 % niedriger ( $1C = 0,91$  pg; ŠMARDÁ & al. 2019). Dieser Bereich wird hier größtenteils bestätigt, mit Ausnahme eines zuverlässigen Wertes, der etwas niedriger liegt (Tabelle 2). In Vorbereitung einer umfassenden phylogeografischen Analyse der Art haben wir eine breitere Stichprobe in Europa durchgeführt, aber nur Tetraploide gefunden (Tabelle 2). Aufgrund der diploiden Zahl von Gotland

Tab. 1: Informationen über Genomgrößenmessungen für *Veronica* subgen. *Veronica* (ohne *V. officinalis*). Die Messungen mit nur einem Durchgang und/oder einem CV über 7 waren zur Überprüfung der Ploidie gedacht und sollten daher nicht als zuverlässige Messungen der Genomgröße angesehen werden. Interner Standard war in allen Fällen *Solanum pseudocapsicum*. Ländernamen sind wie folgt abgekürzt: AUT – Österreich, CHE – Schweiz, FRA – Frankreich, ISL – Island, RUS – Russland, UKR – Ukraine. – Information on genome size measurements for *V. subgen. Veronica* (excluding *V. officinalis*). The measurements with only one pass and/or a CV above 7 were intended to check ploidy and should therefore not be considered reliable measurements of genome size. Internal standard was *Solanum pseudocapsicum* in all cases. Country names are abbreviated as follows: AUT – Austria, CHE – Switzerland, FRA – France, ISL – Iceland, RUS – Russia, UKR – Ukraine.

Art	CV/Läufe	Genomgröße (1C in pg)	Ploidie	Beleg	Herkunft
<i>Veronica scutellata</i>	5,90–6,38/3	0,94	2x	Albach & Kosachev 1321, OLD	RUS, Altaysky Kray, Barnaul, nahe Bot. Garten
	7,83/1	(0,88)	2x	Albach & al. 1458, OLD	UKR, Kyiv, Desna Fluss, nahe Prinovo
<i>Veronica aphylla</i>	3,16–3,19/3	0,48	2x	Albach S524, OLD	AUT, Steiermark, Hochschwabgruppe, Griesmauer; ex BG München
<i>Veronica urticifolia</i>	2,44–4,74/3	0,63	2x	Albach S1039, OLD	CHE, Chambesey; ex BG Geneve
	N,N,( $<5$ )/3	0,63	2x	Albach S1064, OLD	AUT, Kärnten, Nordhang des Sechters; ex BG Klagenfurt
<i>Veronica alpina</i>	2,53–3,75/3	0,69	2x	Albach S1005, OLD	ISL, Lystigardur Akureyrar; ex BG Akureyri
	3,72–4,20/3	0,71	2x	Albach S689, OLD	ISL, Landsmannaafrættur; ex BG Münster
<i>Veronica bellidioides</i>	2,08–2,15/3	1,07	4x	Albach S507, OLD	FRA, Galibier; ex BG Grenoble
	2,14–3,14/3	1,09	4x	Albach S1004, OLD	ex Gesellschaft der Staudenfreunde

Tab. 2: Informationen zur Messung der Genomgröße von *V. officinalis*. Die Messungen mit nur einem Durchgang und/oder einem CV über 7 waren zur Überprüfung der Ploidie gedacht und sollten daher nicht als zuverlässige Messungen der Genomgröße angesehen werden. Sie werden daher in Klammern gesetzt. Die internen Standards sind wie folgt abgekürzt: A – *Solanum pseudocapsicum*, B – *Hedychium gardnerianum*. Ländernamen sind wie folgt abgekürzt: AUT – Österreich, CHE – Schweiz, DEU – Deutschland, FRA – Frankreich, LIT – Litauen, NOR – Norwegen, POL – Polen, RUS – Russland. – Information on the measurement of the genome size of *V. officinalis*. The measurements with only one pass and/or a CV above 7 were intended to verify ploidy and should therefore not be considered reliable measurements of genome size. Therefore, they are placed in parentheses. The internal standards are abbreviated as follows: A – *Solanum pseudocapsicum*, B – *Hedychium gardnerianum*. Country names are abbreviated as follows: AUT – Austria, CHE – Switzerland, DEU – Germany, FRA – France, LIT – Lithuania, NOR – Norway, POL – Poland, RUS – Russia.

Interner Standard	CV/Läufe	Genomgröße (1C in pg)	Ploidie	Voucher	Lokalität
A	3,01/1	(1,03)	4x	<i>Albach S972</i> , OLD	AUT, Salzburg, St. Gilgen, Hochlackenhof
A	2,84–3,84/3	1,02	4x	<i>Albach S941</i> , OLD	AUT, Styria, St. Margarten an der Raab, nahe Erbersdorf
A	2,63/1	(1,04)	4x	<i>Albach S940</i> , OLD	FRA, Ban sur Meurthe
A	3,37–4,65/2	(1,05)	4x	<i>Albach S985</i> , OLD	FRA, Calvados, Grimbosq
A	2,89–3,12/2	(1,02)	4x	<i>Albach S1011</i> , OLD	FRA, Haute Savoie
A	3,21/1	(1,05)	4x	<i>Albach S987</i> , OLD	FRA, Rennes
A	2,12–2,62/3	0,99	4x	<i>Daubert „Solling“</i> , OLD	DEU, Niedersachsen, Northeim, Westl. Dassel
A	9,72/1	(0,96)	4x	<i>Frank Müller</i> , DR 047350	DEU, Sachsen, Sächsische Schweiz, Cunnersdorf
A	4,60/1	(1,11)	4x	<i>Daubert 167</i> , OLD	LIT, Vilnius Region, nordöstlich Balceriškės, nahe der Neris
A	2,90–3,40/2	(1,05)	4x	<i>Albach S1000</i> , OLD	NOR, Hordaland, Os, Ströno, Ervika
A	3,35–4,91/2	(1,08)	4x	<i>Albach S1001</i> , OLD	NOR, Iveland, Åsen
A	3,14/1	(1,07)	4x	<i>Albach S999</i> , OLD	NOR, Sogn og Fjordane, Askvoll, Askvika
A	2,80–2,89/3	1,00	4x	<i>Albach S939</i> , OLD	POL, Beskid Niski, Rymanów Zdrój
A	4,63/1	(1,11)	4x	<i>Daubert 212</i> , OLD	POL, zwischen Popowo und Dziechno
A	5,40/1	(1,07)	4x	<i>Daubert 204</i> , OLD	POL, Gmina Wydmyny, Nördlich Kowalewskie
B	7,54/1	(0,85)	4x	<i>Ebel 114</i> , OLD	RUS, Tomskaya Oblast, Tomsk, Tal der Malaya Kirgizka
B	9,33/1	(0,87)	4x	<i>Ebel 112</i> , OLD	RUS, Tomskaya Oblast, Tomsk, Tal der Malaya Kirgizka
A	2,91/1	(1,02)	4x	<i>Albach S1009</i> , OLD	CHE, Graubünden, Davos, Schatzalp zu Erbalp
A	2,59–5,16/3	1,02	4x	<i>Albach S665</i> , OLD	USA, Washington, Cascades
A	3,46–3,81/3	1,02	4x	<i>Albach S510</i> , OLD	USA, Washington, Cascades



erwarteten wir eine weiter verbreitete diploide Gruppe im Ostseeraum. Aus Polen und Litauen sind jedoch bisher nur tetraploide Populationen bekannt (Tabelle 2). Dies wird auch durch vier weitere Messungen bestätigt, bei denen eine eindeutige Trennung von Standard- und Probenpeaks aufgrund ihrer räumlichen Nähe nicht möglich war (unveröffentlichte Ergebnisse). Aus Deutschland gibt es zwei Ploidie-Schätzungen, eine aus dem Solling und eine aus Sachsen, die tetraploid sind.

### ***Veronica aphylla***

Für diese Art liegt keine Chromosomenzählung aus Deutschland, wo sie nur am Rande in den Alpen vorkommt, vor. Alle elf Zählungen aus den Alpen und Karpaten deuten darauf hin, dass es sich um eine diploide Art handelt ( $2n = 18$ ; ALBACH & al. 2008). Unsere Messung der Genomgröße aus Österreich ( $1C = 0,48$  pg) ist die erste für die Art und vergleichbar mit derjenigen der nahe verwandten *V. baumgartenii* (ALBACH & GREILHUBER 2004).

### ***Veronica urticifolia***

Ähnlich wie bei *V. aphylla* ist keine Chromosomenzahl für deutsche Pflanzen dieser montanen Art verfügbar, aber alle anderen neun Zählungen aus ganz Europa sind diploid ( $2n = 18$ ; ALBACH & al. 2008). Genomgrößen für die Art liegen ebenfalls nicht aus Deutschland vor. Die erste Messung ( $1C = 0,64$  pg; ALBACH & GREILHUBER 2004) stammte von einer Pflanze unbekannter Herkunft, aber unsere neuen Messungen liegen in der gleichen Größenordnung (Tabelle 1). Sie sind jedoch etwa doppelt so hoch wie die von SILJAK-YAKOVLEV & al. (2010) und PUSTAHJA & al. (2013), wobei PUSTAHJA & al. (2013) auch Werte in unserem Bereich publizierten, die sie als tetraploid interpretierten. Es bleibt daher offen, ob bei dieser Art Diploide und Tetraploide nebeneinander existieren oder ob die niedrigeren oder höheren Zahlen Artefakte sind. Für die letztgenannte Hypothese spricht, dass die Genomgröße pro Chromosomensatz ( $1Cx$ -Wert) um 35–50 % geringer ist als bei verwandten Arten (z. B. *V. alpina*; ALBACH & al. 2006).

### ***Veronica alpina***

*V. alpina* ist eine weitere alpine Art ohne Chromosomenzählung aus Deutschland, aber mit 38 Zählungen aus dem gesamten

Verbreitungsgebiet, die ihren diploiden Status ( $2n = 18$ ) unterstützen, und nur einer einzigen tetraploiden Zählung (ALBACH & al. 2008). Die Genomgröße der Art ( $1C = 0,69$ – $0,71$  pg; Tab. 1) wurde bisher nicht berichtet, ist aber nur geringfügig kleiner als die der nahe verwandten *V. copelandii* (ALBACH & GREILHUBER 2004).

### ***Veronica bellidioides***

Die nächste alpine Art ohne ermittelte Chromosomenzahl aus Deutschland ist *V. bellidioides*. Im Gegensatz zu den vorherigen Arten deuten mehr als 40 Chromosomenzählungen aus dem gesamten Verbreitungsgebiet darauf hin, dass es sich um eine tetraploide Art handelt, wobei in den Pyrenäen auch Diploide vorkommen ( $2n = 36$ ; ALBACH & al. 2008). Unsere neuen Genomgrößen (Tabelle 2) sind etwas höher (3–4 %) als die früher publizierten (ALBACH & GREILHUBER 2004), was aufgrund der unterschiedlichen Methoden (Feulgen-Densitometrie gegenüber Durchflusszytometrie) zu erwarten ist, wie von MEUDT & al. (2015) diskutiert.

### ***Veronica acinifolia***

*V. acinifolia* ist eine diploide ( $2n = 14$ ), einjährige Art, die in Mitteleuropa aufgrund von Veränderungen in der landwirtschaftlichen Praxis vor dem Aussterben steht (METZING & al. 2018). Die Zählung aus Deutschland (HAND & GREGOR 2015) stammt aus Baden-Württemberg und stimmt mit allen anderen 12 Zählungen aus anderen Ländern überein (ALBACH & al. 2008). Die drei Akzessionen, von denen die Genomgröße gemessen wurde, stammen alle aus Nantes in Frankreich (Tabelle 3). Zwei von ihnen sind sehr ähnlich, aber die Dritte hat etwa 10 % weniger DNA. Die veröffentlichte Messung aus Portugal (CASTRO & al. 2012) liegt zwischen diesen beiden. Es sind also weitere Untersuchungen erforderlich, um die genaue Größe zu ermitteln, obwohl keine Veränderung der Ploidie erwartet wird.

### ***Veronica serpyllifolia***

Es gibt mehr als 70 Chromosomenzählungen für diese Art, wobei alle bis auf zwei diploid sind, einschließlich der beiden deutschen Zählungen ( $2n = 14$ ; ALBACH & al. 2008). Die Genomgröße von etwa  $1C = 0,44$ – $0,45$  pg wurde zuerst anhand einer Pflanze aus Georgien auf Basis der Feulgen-Densitometrie gemessen (ALBACH & GREILHUBER 2004) und später durch

Tab. 3: Informationen über Genomgrößenmessungen für *V. subgen. Beccabunga* und *Pseudolysimachium*. Die Messungen mit nur einem Durchgang und/oder einem CV über 7 waren zur Überprüfung der Ploidie gedacht und sollten daher nicht als zuverlässige Messungen der Genomgröße angesehen werden. Die internen Standards sind wie folgt abgekürzt: A – *Solanum pseudocapsicum*, B – *Hedychium gardnerianum*, C – *Zea mays*. Ländernamen sind wie folgt abgekürzt: AUT – Österreich, DEU – Deutschland, FRA – Frankreich, RUS – Russland, UKR – Ukraine. – Information on genome size measurements for *V. subgen. Beccabunga* and *Pseudolysimachium*. The measurements with only one pass and/or a CV above 7 were intended to verify ploidy and should therefore not be considered reliable measurements of genome size. Internal standards are abbreviated as follows: A – *Solanum pseudocapsicum*, B – *Hedychium gardnerianum*, C – *Zea mays*. Country names are abbreviated as follows: AUT – Austria, FRA – France, DEU – Germany, RUS – Russia, UKR – Ukraine.

Art	Interner Standard	CV/Läufe	Genomgröße (1C in pg)	Ploidie	Voucher	Lokalität
<i>Veronica acinifolia</i>	A	2,89–3,16/3	0,60	2x	Albach S1063, OLD	FRA; ex BG Nantes
	A	2,63–4,67/3	0,66	2x	Albach S838, OLD	FRA, Nantes, Le Grand Blotterau; ex BG Nantes
	A	N,N,/3	0,66	2x	Albach S861, OLD	FRA, Nantes; ex BG Nantes
<i>Veronica serpyllifolia</i>	A	3,74/1	(0,44)	2x	Albach S998, OLD	AUT, Salzburg, Kaltenhausen; ex BG Salzburg
<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	B	7,37/1	(1,24)	4x	Höpke 441, OLD	RUS, Altaysky Krai, Novoyarki
	B	5,43/1	(1,27)	4x	Albach 1478, OLD	UKR, Oblast Tscherniwzi, Oleksyntsi
<i>Veronica catenata</i>	B	3,33–4,01/3	1,14	4x	Albach S659, OLD (= Samen von Barta, OLD 00536)	AUT, Niederösterreich, westlich Bruck
<i>Veronica beccabunga</i>	A	1,83–4,07/5	0,92	4x	Albach S1007, OLD	DEU, Baden-Württemberg, Salem, Mendlishausen, ex BG Konstanz
<i>Veronica spicata</i>	A	2,74–2,79/2	(0,66)	4x	Albach S492, OLD	DEU, Brandenburg, Bahnhof Podelzig; ex BG Potsdam
<i>Veronica longifolia</i>	A	7,93/1	(0,73)	4x	Nehrke 9, OLD	DEU, Schleswig-Holstein, Neumünster
	C	2,36–2,58/2	(1,68)	8x	Albach S850, OLD	DEU, Hessen, Groß-Gerau; ex BG Gießen

Durchflusszytometrie bestätigt (CASTRO & al. 2012). Unsere hier angeführte Messung aus Österreich stimmt mit diesen früheren Messungen überein (Tabelle 3), die aus Tschechien ist 10 % niedriger (ŠMARDÁ & al. 2019). Es kann also davon ausgegangen werden, dass alle deutschen Populationen diploid sind und ungefähr diese Genomgröße aufweisen.

### *Veronica peregrina*

*V. peregrina* ist hexaploid, aber wie in ALBACH & al. (2008) diskutiert, könnten zwei Chromosomen fusioniert sein, um die Anzahl der Chromosomen auf  $2n = 52$  zu reduzieren. Dies ist die

Zahl, die aus vielen Ländern (aber nicht aus Deutschland) in etwa 16 Publikationen angeführt wurden, wie in ALBACH & al. (2008) zusammengefasst. Die erste Messung der Genomgröße der Art ( $1C = 0,95$  pg) wurde von ALBACH & GREILHUBER (2004) veröffentlicht, basierend auf spontan wachsenden Pflanzen im Botanischen Garten Frankfurt. Die nachfolgenden Veröffentlichungen aus Portugal und den Niederlanden waren entweder etwas größer ( $1C = 0,98$  pg, CASTRO & al. 2012;  $1C = 1,03$  pg, ZONNEVELD 2019) oder die aus Deutschland (Oldenburg) kleiner ( $1C = 0,87$  pg, MEUDT & al. 2015). Die Variation von fast 20 % könnte technischer

Natur sein oder mit der hohen Ploidie und der Variation in der Genomverkleinerung zusammenhängen. Die Art der Variation der Genomgröße und möglicherweise der Chromosomenzahl sollte weiter untersucht werden.

### ***Veronica anagallis-aquatica***

*V. anagallis-aquatica* ist die am weitesten verbreitete Art unter den aquatischen Arten der Gattung mit einer inzwischen fast kosmopolitischen Verbreitung. Trotz des weiten Verbreitungsgebiets und Chromosomenzählungen aus vielen Teilen des Verbreitungsgebiets ist die Art durchgängig tetraploid ( $2n = 36$ ; ALBACH & al. 2008) mit Ausnahme einiger nordindischer Zählungen (KAUR & SINGHAL in MARHOLD 2012). Die drei deutschen Zählungen (PAULE & al. 2017; SCHLENKER 1936) stimmen damit überein. Die erste Messung der Genomgröße (ALBACH & GREILHUBER 2004) lag bei  $1C = 1,08$  pg, eine zweite Veröffentlichung (ZONNEVELD 2019) ergab um 23 % höhere Werte. Unsere Werte hier (Tabelle 3) deuten darauf hin, dass die erste Abschätzung in der Tat etwas zu klein war.

### ***Veronica catenata***

Die morphologisch ähnliche *V. catenata* ist in Europa und Nordamerika weitgehend sympatrisch mit *V. anagallis-aquatica*, reicht aber nicht weiter nach Asien hinein. Ihr Vorkommen in Nordafrika ist zweifelhaft. Sie ist ebenso in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet tetraploid ( $2n = 36$ ; ALBACH & al. 2008; aus Deutschland: DERSCH in PAULE & al. 2017). ZONNEVELD (2019) veröffentlichte die erste Messung der Genomgröße ( $1C = 1,24$  pg), wobei unser Wert (Tabelle 3) etwas niedriger ist, allerdings nicht so niedrig wie der tschechische Wert ( $1C = 0,99\text{--}1,05$  pg; ŠMARDÁ & al. 2019).

### ***Veronica anagalloides***

Die aquatischen Arten von *Veronica* sind aufgrund ihrer großen Plastizität in Abhängigkeit von der Wasserverfügbarkeit bekanntermaßen schwer zu bestimmen (ELLMOUNI & al. 2017). Die Verbreitungsgrenzen in Ägypten und im Nahen Osten sind noch nicht bekannt (ELLMOUNI & al. 2018; HOSSEINNEJAD AZAD & al. 2020). Daher sind die Chromosomenzählungen aus diesen Gebieten manchmal schwer einer Art zuzuordnen. Von den 37 verfügbaren Zählungen für *V. anagalloides* (ALBACH & al. 2008; PROBATOVA in MARHOLD 2014; SÁNCHEZ AGUDO

& al. in MARHOLD & BREITWIESER 2011) sind 25 diploid ( $2n = 18$ ). Die meisten der tetraploiden Zählungen stammen aus Asien und könnten sich auf ein anderes Taxon als das europäisch-mediterrane Taxon beziehen. Während eine Verwechslung nicht ausgeschlossen werden kann, deuten insbesondere die Zählungen mit tetraploiden Ergebnissen aus Spanien (SÁNCHEZ AGUDO & al. in MARHOLD & BREITWIESER 2011) darauf hin, dass es in *V. anagalloides* eine weitere tetraploide, stark drüsige Linie geben könnte. In Mitteleuropa gibt es Zählungen (alle diploid) aus Österreich, Ungarn, der Slowakei und Frankreich (PENIASTEKOVA in MÁJOVSKÝ 2000; MARCHANT 1970; SCHLENKER 1936). Dies ist demnach die erwartete Chromosomenzahl der deutschen Pflanzen. Für die Art liegt eine Messung der Genomgröße aus Tschechien vor ( $1C = 0,53$  pg; ŠMARDÁ & al. 2019), was der Erwartung entspricht, dass sie etwa halb so groß ist wie die von *V. anagallis-aquatica*.

### ***Veronica beccabunga***

Es gibt keine Chromosomenzählungen von *V. beccabunga* aus Deutschland, obwohl im gesamten Verbreitungsgebiet mehr als 60 Chromosomenzählungen vorhanden sind (ALBACH & al. 2008). Die meisten Zählungen sind diploid ( $2n = 18$ ), aber tetraploide Zahlen ( $2n = 36$ ) wurden aus Italien, Polen, Spanien und Schweden gemeldet. Die eng verwandte Art *V. americana* ist ebenfalls tetraploid, die genaue Beziehung zwischen beiden Arten ist jedoch nicht bekannt. Daher wäre es wünschenswert, mehr Informationen über die Verteilung der Zytotypen zu erhalten. Dies würde durch eine zuverlässige Genomgröße für die durchflusszytometrische Bestimmung der Ploidie erleichtert werden. Die veröffentlichten Genomgrößen variieren jedoch um etwa 50 %. BENNETT & SMITH (1991) gaben eine Genomgröße von  $1C = 0,73$  pg an, spätere Messungen lagen zwischen  $1C = 0,81$  pg (ZONNEVELD 2019) und  $1C = 1,23$  pg (HIDALGO & al. 2015). Der Wert aus Tschechien liegt deutlich unter den anderen Werten ( $1C = 0,68$  pg; ŠMARDÁ & al. 2019). Unser Wert (Tabelle 3) liegt mit  $1C = 0,92$  pg dazwischen. Daher wäre es wichtig, Chromosomenzahlen von Individuen zu haben, bei denen die Genomgröße parallel gemessen wird. Ein Vergleich mit verwandten Arten ist in diesem Fall nicht hilfreich, da keine Genomgröße für *V. americana* verfügbar ist und die von *V. anagallis-aquatica* und



Verwandten (siehe oben) entweder niedriger (diploid;  $1C = 0,5\text{--}0,6\text{ pg}$ ) oder höher (tetraploid;  $1C = 1,00\text{--}1,33\text{ pg}$ ) sind, wobei nur der Wert von HIDALGO & al. (2015) im Bereich der tetraploiden *V. anagallis-aquatica* liegt. Dies deutet darauf hin, dass diese Messung eine tetraploide Pflanze betrifft, was das Vorhandensein von Tetraploiden in Spanien auf der Grundlage der Chromosomenzahlen unterstützt (SÁNCHEZ AGUDO & al. in MARHOLD & BREITWIESER 2011).

### ***Veronica spicata***

Für deutsche *V. spicata* sind zwei Chromosomenzahlen verfügbar, die das oktaploide Niveau zeigen (HUBER 1927; DERSCH in PAULE & al. 2017). Man beachte, dass die zweite Referenz die ungewöhnliche Zahl  $2n = 64$  angibt, während alle anderen Publikationen für diese Art  $2n = 68$  angeben (ALBACH & al. 2008). Es ist also wahrscheinlich, dass es sich um eine Fehlzählung handelt. Beide Berichte stammen aus Südwestdeutschland, ebenso wie die veröffentlichte Genomgrößenmessung aus Brey (Rheinland-Pfalz; BUONO & al. 2021). Im Gegensatz dazu ist unser Wert (Tabelle 3) tetraploid und stammt aus Ostdeutschland. Dies passt zu der kontinentweiten Analyse von BUONO & al. (2021), die eine tetraploide Pflanze aus Polen publizierten. Genetisch gesehen gehört die oktaploide westdeutsche *V. spicata* zur tetra- und oktaploiden westeuropäischen Linie von *V. spicata*. Die nächstgelegenen Tetraploiden dieses Stammbaums kommen im Elsass vor. Im Gegensatz dazu gehören die tetraploiden polnischen und wahrscheinlich auch die ostdeutschen *V. spicata* zur eurasischen Linie (BUONO & al. 2021). Die beiden Linien scheinen in Deutschland aneinander zu grenzen, und es bedarf noch intensiverer Untersuchungen über ihr genaues Verbreitungsmuster in Deutschland. Die Situation wird jedoch durch das Vorhandensein einer tetraploiden pannonisch-balkanischen Linie komplizierter, die sich bis nach Österreich und die Tschechische Republik und möglicherweise nach Bayern erstreckt (BUONO & al. 2021). Die baltischen Oktaploiden sind genetisch nicht untersucht worden und könnten sogar eine vierte genetische Linie darstellen, die Deutschland erreicht. Insgesamt sind in *V. spicata* für tetraploide Pflanzen Werte von  $1C = 0,6\text{--}0,8\text{ pg}$  und für oktaploide Pflanzen Werte von  $1C = 1,35\text{--}1,55\text{ pg}$  zu erwarten (PUSTIJA & al. 2013; KOSACHEV & ALBACH

2015; ZONNEVELD 2019; ŠMARDÁ & al. 2019; ALBACH unpubl.).

### ***Veronica longifolia***

Obwohl die Art in Deutschland weit verbreitet ist, gibt es keine Chromosomenzählung für diese Art aus Deutschland. Unsere Messungen (Tabelle 3) sind die ersten Informationen zur Ploidie für die Art aus Deutschland. Im Allgemeinen überwiegt bei der Art das oktaploide Niveau, wobei Tetraploide verstreut in drei der vier von BUONO & al. (2021) nachgewiesenen Linien vorkommen, obwohl die Linien genetisch nicht so deutlich differenziert sind wie bei *V. spicata* (BUONO & al. 2021). Tetraploide kommen in der pannonischen Linie in Ungarn, in der osteuropäisch-sibirischen Linie aus dem europäischen Russland, Ostanatolien und Sibirien sowie in der baltischen Linie vor, aber in der westeuropäischen Linie wurden sie nicht nachgewiesen. Unsere tetraploide Probe aus Schleswig-Holstein könnte daher zur baltischen Linie gehören, während das oktaploide hessische Exemplar eher der westeuropäischen Linie zuzuordnen ist. Diese Schlussfolgerung ist jedoch mit Vorsicht zu genießen, da diese Linien geografisch nicht vollständig kohärent sind, was wahrscheinlich auf die gärtnerische Ausbreitung der Art zurückzuführen ist, wie das Vorhandensein von Exemplaren der pannonischen Linie in den Außenbezirken von Mannheim zeigt (BUONO & al. 2021). Insgesamt scheint die Genomgröße von *V. longifolia* etwas größer zu sein als die von *V. spicata*. Tetraploide Pflanzen haben Werte von  $1C = 0,7\text{--}0,85\text{ pg}$  und oktaploide Pflanzen Werte von  $1C = 1,45\text{--}1,65\text{ (–1,85) pg}$  zu erwarten (KOSACHEV & ALBACH 2015; ZONNEVELD 2019, ŠMARDÁ & al. 2019; HA & al. 2022; ALBACH unpubl.).

### ***Veronica fruticans***

*V. fruticans* ist in den alpinen Regionen Europas weit verbreitet und ist einheitlich diploid ( $2n = 16$ ; ALBACH & al. 2008). Sie erreicht Deutschland in den Alpen und im Schwarzwald, aber es liegen keine Zählungen aus diesem Gebiet vor. Unser Genomgrößenwert (Tabelle 4) ist der erste für diese Art und liegt nur geringfügig über denen von verwandten Arten von der Balkanhalbinsel (ALBACH & al. 2009).

### ***Veronica fruticulosa***

Ähnlich wie bei *V. fruticans* gibt es für diese bisher einheitlich diploide ( $2n = 16$ ; ALBACH

Tab. 4: Informationen über Genomgrößenmessungen für *Veronica* subgen. *Stenocarpon*, *Pellidosperma* und *Chamaedrys* (ohne *V. chamaedrys*). Interner Standard war in allen Fällen *Solanum pseudocapsicum*. Ländernamen sind wie folgt abgekürzt: AUT – Österreich, CHE – Schweiz, FRA – Frankreich, RUS – Russland. – Information on genome size measurements for *V.* subgen. *Stenocarpon*, *Pellidosperma* and *Chamaedrys* (without *V. chamaedrys*). Internal standard was *Solanum pseudocapsicum* in all cases. Country names are abbreviated as follows: AUT – Austria, CHE – Switzerland, DEU – Germany, FRA – France, RUS – Russia.

Art	CV/Läufe	Genomgröße (1C in pg)	Ploidie	Voucher	Lokalität
<i>Veronica fruticans</i>	2,76–3,12/3	0,94	2x	Albach S710, OLD	CHE, Glarus, Bergstock; ex BG München
<i>Veronica fruticulosa</i>	2,92–3,45/3	1,00	2x	Albach S1003, OLD	ex Gesellschaft der Staudenfreunde
<i>Veronica triphyllos</i>	2,47–2,67/3	0,59	2x	Albach S1049, OLD	ex BG Wien
	2,36–2,73/3	0,59	2x	Albach S434, OLD	RUS, Altay, ex BG Osnabrück
<i>Veronica praecox</i>	3,75–4,13/3	0,54	2x	Albach S852, OLD	FRA, Prelles; ex BG Grenoble
	3,30–6,24/3	0,54	2x	Albach S1046, OLD	FRA, Prelles; ex BG Grenoble
<i>Veronica arvensis</i>	2,90–4,50/3	0,42	2x	Albach S858, OLD	FRA, Lautaret; ex BG Grenoble
	4,16–5,86/3	0,44	2x	Albach S859, OLD	DEU, Nordrhein-Westfalen, Lengerich Bahnhof; ex BG Münster
<i>Veronica dillenii</i>	2,99–3,53/3	0,61	2x	Albach S682, OLD	AUT; ex BG Wien
	3,04–4,7/6	0,63	2x	Albach S839, OLD	AUT, Zogelsdorf

& al. 2008) Art aus den Alpen keine Chromosomenzahl aus Deutschland. Auch hier ist unsere Messung der Genomgröße die erste für die Art (Tabelle 4) und sie ist etwas höher als die von *V. fruticans* und sogar höher als die von verwandten Arten (ALBACH & al. 2009).

### ***Veronica triloba***

*V. triloba* wird seit langem von *V. hederifolia* unterschieden, obwohl sie eng verwandt mit dieser ist (OPIZ 1825). Die morphologische Ähnlichkeit hat zu einer mangelnden Erfassung und Ungewissheit über ihre Verbreitung in Deutschland geführt, aber sie ist sicherlich mehr auf die südliche Hälfte Deutschlands beschränkt (ALBACH 2021). FISCHER (1967) half bei der Differenzierung des Taxons und stellte fest, dass es sich um ein diploides Taxon handelt. Chromosomenzahlen und Genomgrößenmessungen aus Deutschland fehlen noch, aber die Genomgröße türkischer bzw. tschechischer Pflanzen wurde von ALBACH & GREILHUBER

(2004) bzw. ŠMARDÁ & al. (2019) veröffentlicht und liegen bei 1C = ca. 0,6 pg.

### ***Veronica sublobata***

In derselben Veröffentlichung, in der FISCHER (1967) die Diploidie von *V. triloba* feststellte, erhob er auch *V. hederifolia* subsp. *lucorum* als *V. sublobata* in den Rang einer Art und etablierte sie als tetraploide Verwandte der hexaploiden *V. hederifolia*. Aus Deutschland liegt keine Chromosomenzählung vor, aber ALBACH & al. (2008) haben 60 Zählungen aus dem gesamten übrigen Verbreitungsgebiet zusammengefasst, die die Ergebnisse von FISCHER (1967) bestätigen. Die erste Messung der Genomgröße für eine der beiden Arten wurde von ALBACH & GREILHUBER (2004) vorgenommen, die einen 1C-Wert von 1,41 pg meldeten. Aufgrund des Vergleichs mit der verwandten *V. cymbalaria* nahmen sie an, dass es sich um eine hexaploide Pflanze handelt. Später berichteten CASTRO & al. (2012) über einen 1C-Wert von 2,08 pg

bei portugiesischen Pflanzen von *V. hederifolia*, was darauf hindeutet, dass es sich bei der ursprünglich gemessenen Pflanze um eine tetraploide Pflanze handelte. Diese Ansicht wurde durch eine genaue Inspektion der Belegexemplare bestätigt (M. A. Fischer, pers. Mitt.). ZONNEVELD (2019) berichtete 1C-Werte von 1,55 und 2,06 pg für subsp. *hederifolia* bzw. subsp. *lucorum*, was darauf schließen lässt, dass *V. sublobata* hexa- und *V. hederifolia* tetraploid ist. Auf der Grundlage der verfügbaren Chromosomenzahlen, vieler weiterer durchflusszytometrischer Messungen und phylogenetischer Hinweise von DNA-Daten (ŠMARDA & al. 2019, ALBACH & KUR, in prep.) glauben wir, dass ZONNEVELD (2019) seine Werte vertauscht hat und dass *V. sublobata* eine europäische tetraploide Linie ist. Ihre Differenzierung in Mitteleuropa ist gut etabliert, aber die südlichen und östlichen Grenzen ihres Verbreitungsgebiets sind unbekannt (FISCHER 1975; ALBACH & KUR in prep.).

### ***Veronica hederifolia***

*V. hederifolia* ist in Deutschland hexaploid ( $2n = 54$ ), basierend auf sieben Zählungen (ALBACH & al. 2008; BUTTLER in PAULE & al. 2017). Wie oben unter *V. sublobata* diskutiert, liegt ihre Genomgröße (1C-Wert) zwischen (1,88–)2,00–2,10(–2,20) pg (CASTRO & al. 2012; ŠMARDA & al. 2019; ALBACH & KUR, in prep.). Abgesehen von der karyologischen Differenz lässt sie sich in Nord- und Westeuropa inklusive Deutschland sowie in Nordamerika morphologisch von ihren nahen Verwandten unterscheiden (ALBACH 2021; ATHA & al. 2021; FISCHER 1967, 1975; ALBACH & KUR, in prep.) und ist eine genetisch eigenständige Linie (ALBACH & KUR, in prep.). Die Fragen zu ihrer Abgrenzung sollten sich auf Süd- und Osteuropa sowie die Türkei bis zum Iran konzentrieren.

### ***Veronica cymbalaria***

Von dieser Art sind sowohl tetraploide als auch hexaploide Populationen bekannt (ALBACH & al. 2008). Aus Deutschland sind jedoch nur Tetraploide bekannt ( $2n = 36$ ; HÜGIN & HÜGIN 2001). ALBACH (2007) hat gezeigt, dass sich im Mittelmeerraum mindestens zwei Mal Tetraploide aus den nahen Verwandten *V. panormitana* Guss. und *V. trichadena* JORD. & FOURR. gebildet haben und dass Hexaploide mehrfach aus Rückkreuzungen der Tetraploiden mit beiden Elternteilen entstanden sind. Zukünftige

Untersuchungen könnten auch Hexaploide aus Deutschland entdecken, die auch im Mittelmeerraum weit verbreitet sind (ALBACH 2007). Ihre erwarteten Genomgrößen (1C-Wert) betragen 0,4 pg, 0,8 pg und 1,4–1,5 pg für die di-, tetra- bzw. hexaploiden Linien.

### ***Veronica triphyllos***

*V. triphyllos* ist eine diploide ( $2n = 18$ ) einjährige Art, die weit verbreitet, aber in Deutschland nicht häufig ist. Die Chromosomenzahl basiert auf 18 Zählungen im gesamten Verbreitungsgebiet, darunter eine aus Deutschland (HOFELICH 1935). Im Gegensatz zur Chromosomenzahl ist die Genomgröße weniger eindeutig. ALBACH & GREILHUBER (2004) gaben für türkische Pflanzen  $1C = 0,71$  pg an. Später meldete ZONNEVELD (2019)  $1C = 0,49$  pg für niederländische Pflanzen bzw. ŠMARDA & al. (2019)  $1C = 0,54$  pg für tschechische Pflanzen. Unsere Werte hier (Tabelle 4) liegen dazwischen ( $1C = 0,59$  pg). Es sind weitere Messungen erforderlich, um festzustellen, ob es sich bei der auf Feulgen-Densitometrie basierenden Schätzung von ALBACH & GREILHUBER (2004; MEUDT & al. 2015) um ein technisches Artefakt handelt oder ob es geografische Unterschiede gibt.

### ***Veronica praecox***

Für *V. praecox*, eine wärmeliebende einjährige Art, die nach 19 Chromosomenzählungen in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet diploid ( $2n = 18$ ) ist (ALBACH & al. 2008), liegen keine Chromosomenzählungen von deutschen Pflanzen vor. Basierend auf drei Messungen liegt die Genomgröße zwischen  $1C = 0,47$  pg (ŠMARDA & al. 2019),  $1C = 0,54$  pg (Tabelle 4) und  $1C = 0,59$  pg (ZONNEVELD 2019).

### ***Veronica arvensis***

*V. arvensis* ist eine der am weitesten verbreiteten Arten der Gattung, ihre Chromosomen wurden 48 Mal gezählt (ALBACH & al. 2008; DOOST-MOHAMMADI & al. 2021; SÁNCHEZ AGUDO & al. in MARHOLD & BREITWIESER 2011; AN'KOVA & al. in MARHOLD & KUČERA 2019), einschließlich zweier Zählungen aus Deutschland. Alle Zählungen sind diploid ( $2n = \text{ca. } 16$ ). Auch die Genomgröße wurde bereits mehrfach gemessen. Die erste Messung von ALBACH & GREILHUBER (2004) war zu niedrig, wahrscheinlich aufgrund von Problemen mit der Feulgen-Densitometrie (MEUDT & al. 2015), aber alle nachfolgenden

Analysen, einschließlich unserer Messung aus Deutschland (Tabelle 4), unterstützen eine Genomgröße von etwa  $1C = 0,38\text{--}0,45\text{ pg}$  (CASTRO & al. 2012; MEUDT & al. 2015; ZONNEVELD 2019; ŠMARDÁ & al. 2019; Tabelle 4).

### ***Veronica verna***

*V. verna* ist eine einjährige Art, die eng mit *V. arvensis* verwandt ist. Sie ist ebenfalls diploid ( $2n = 16$ ), basierend auf 21 Zählungen (ALBACH & al. 2008; DOOSTMOHAMMADI & al. 2021; SÁNCHEZ AGUDO & al. in MARHOLD & BREITWIESER 2011), darunter eine aus Deutschland (HOFELICH 1935). ALBACH & GREILHUBER (2004) veröffentlichten eine Genomgröße von  $1C = 0,54\text{ pg}$  für eine Pflanze aus Georgien unter Verwendung der Feulgen-Densitometrie. Aufgrund der Probleme mit der Methode sind weitere Untersuchungen erforderlich (MEUDT & al. 2015), insbesondere um den Unterschied in der Genomgröße zu der eng verwandten *V. dillenii* zu bestätigen (siehe unten). ŠMARDÁ & al. (2019) gaben eine Genomgröße von  $1C = 0,47\text{ pg}$  für tschechische Pflanzen an.

### ***Veronica dillenii***

Die Daten zur Chromosomenzahl sind für *V. verna* ähnlich wie für die eng verwandte *V. dillenii*. Beide sind diploid ( $2n = 16$ ), im letzteren Fall

basierend auf 13 Zählungen, einschließlich einer aus Deutschland (ALBACH & al. 2008; SÁNCHEZ AGUDO & al. in MARHOLD & BREITWIESER 2011). Beide Arten sind sich vegetativ sehr ähnlich, unterscheiden sich aber in ihrer Blütengröße und möglicherweise in ihrem phytochemischen Arsenal (ALBACH 2021). Angesichts ihrer engen Verwandtschaft ist es eher überraschend, dass sich ihre Genomgröße um 15 % unterscheidet ( $1C = 0,61\text{--}0,63\text{ pg}$  vs.  $0,54\text{ pg}$ ; Tabelle 4; ALBACH & GREILHUBER 2004). Auch innerhalb der Studie von ŠMARDÁ & al. (2019) ist ein Unterschied von ca. 15 % zu finden ( $1C = 0,47\text{ pg}$  vs.  $0,55\text{--}0,57\text{ pg}$ ). Abgesehen von technischen Gründen oder geografischen Unterschieden könnte es dafür auch einen biologischen Grund geben. ALBACH & GREILHUBER (2004) zeigten, dass selbstkreuzende *Veronica*-Arten ein deutlich kleineres Genom haben als auskreuzende Arten. Angesichts der engen Übereinstimmung von Blütengröße und Auskreuzungsrate bei *Veronica* (SCALONE & al. 2013) nehmen wir an, dass die größere Blüte und die höhere Auskreuzungsrate von *V. dillenii* der Grund für ein größeres Genom sind. Im Einklang mit dieser Hypothese hat die stark selbstkreuzende *V. arvensis* eine geringere Genomgröße und der obligate Auskreuzer *V. chamaedrys* eine größere Genomgröße.

Tab. 5: Informationen zur Messung der Genomgröße von *V. chamaedrys*. Die Messungen mit nur einem Durchgang und/oder einem CV über 7 waren zur Überprüfung der Ploidie gedacht und sollten daher nicht als zuverlässige Messungen der Genomgröße angesehen werden. Die internen Standards sind wie folgt abgekürzt: A – *Solanum pseudocapsicum*, C – *Zea mays*. Ländernamen sind wie folgt abgekürzt: DEU – Deutschland, ITA – Italien, LIT – Litauen, POL – Polen, RUS – Russland, UKR – Ukraine, UNG – Ungarn. – Information on the measurement of the genome size of *V. chamaedrys*. The measurements with only one pass and/or a CV above 7 were intended to check ploidy and should therefore not be considered reliable measurements of genome size. Internal standards are abbreviated as follows: A – *Solanum pseudocapsicum*, C – *Zea mays*. Country names are abbreviated as follows: DEU – Germany, ITA – Italy, LIT – Lithuania, POL – Poland, RUS – Russia, UKR – Ukraine, UNG – Hungary.

Interner Standard	CV/Läufe	Genomgröße (1C in pg)	Ploidie	Voucher	Lokalität
A	6,20/1	(0,99)	2x	Albach & Schmotzer 1524, OLD	UNG, Borsod-Abauj-Zemplen: Cserépfalu
A	8,02/1	(1,87)	4x	Daubert LG073d/2, OLD	DEU, Niedersachsen, Altenau, nahe Torfhaus
A	9,36/1	(1,77)	4x	Daubert 247, OLD	DEU, Nordrhein-Westfalen, südöstlich Ostwig
	/3	1,71	4x	Bauer, OLD 00627	DEU, Niedersachsen, Oldenburg, Kükpersweg

Interner Standard	CV/Läufe	Genomgröße (1C in pg)	Ploidie	Voucher	Lokalität
A	9,39/1	(1,85)	4x	<i>Daubert LG091/1</i> , OLD	DEU, Thüringen, Nordhausen, nordöstlich Leimbach
A	2,91/1	(1,77)	4x	<i>Daubert 35</i> , OLD	ITA, Rieti, nördlich San Pietro
A	4,21/1	(1,86)	4x	<i>Daubert 164</i> , OLD	LIT, nördlich Pylimai
A	2,21/1	(1,76)	4x	<i>Daubert 198</i> , OLD	LIT, Kretinga, nahe der Minija, nördlich Dauginčiai
A	7,20/1	(1,86)	4x	<i>Daubert 114</i> , OLD	POL, Gmina Pobiedziska, nördlich Słeszewko
A	2,32/1	(1,74)	4x	<i>Daubert 103</i> , OLD	POL, Torún, Barbarka
A	2,64–3,03/3	1,77	4x	<i>Albach S469</i> , OLD	POL, Wrocław
A	4,74/1	(1,76)	4x	<i>Höpke 400</i> , OLD	RUS, Chelyabinsk Oblast, Chebarkulsky Distrikt, c. 3 km westlich von Verkhniye Karasi
A	5,02/1	(1,85)	4x	<i>Höpke 398</i> , OLD	RUS, Chelyabinsk Oblast, Katav-Ivanovsky Distrikt, südwestlich Yuryuzan
A	5,02/1	(1,85)	4x	<i>Höpke 398</i> , OLD	RUS, Chelyabinsk Oblast, Katav-Ivanovsky Distrikt, südwestlich Yuryuzan
C	10,68/1	(1,78)	4x	<i>Stefanov 1.1</i> , OLD	RUS, Krasnoyarsk Krai, Yermakovsky Distrikt, nahe Chervizyul
C	9,84/1	(1,84)	4x	<i>Stefanov 2.1</i> , OLD	RUS, Krasnoyarsk Krai, Yermakovsky Distrikt, westliches Sayan-Gebirge, Berg Ergaki
C	7,68/1	(1,85)	4x	<i>Stefanov 3.1</i> , OLD	RUS, Krasnoyarsk Krai, Yermakovsky Distrikt, westliches Sayan-Gebirge, Kulumys ridge
A	6,11/1	(1,817)	4x	<i>Höpke 395</i> , OLD	RUS, Bashkortostan, Arkhangelsky Distrikt, östlich Irniksi
A	6,11–6,85/2	(1,86)	4x	<i>Höpke 393</i> , OLD	RUS, Bashkortostan, Beloretsky Distrikt, nordnordwestlich Moeldakaevo
A	6,66/1	(1,86)	4x	<i>Höpke 392</i> , OLD	RUS, Bashkortostan, Beloretsky Distrikt, nordnordwestlich Assy
A	7,07/1	(1,96)	4x	<i>Höpke 388</i> , OLD	RUS, Bashkortostan, Beloretsky Distrikt, südlich Inzer
A	7,83/1	(1,93)	4x	<i>Höpke 397</i> , OLD	RUS, Bashkortostan, Iginski Distrikt, östlich Iskra
A	4,75/1	(1,74)	4x	<i>Albach 1474</i> , OLD	UKR, Oblast Chmelnyzkyj: Four-Horseman, nahe Verbka

### ***Veronica chamaedrys***

Dies ist die möglicherweise am besten untersuchte Art der Gattung, für die etwa 180 Zählungen vorliegen, von denen die meisten tetraploid sind ( $2n = 32$ ; ALBACH & al. 2008). Diploide Populationen kommen verstreut vor und manchmal sogar in einer Population gemischt mit Tetraploiden (BARDY & al. 2010; MIREK & FISCHER 1986). Die Diploiden kommen vorwiegend in Südosteuropa vor und reichen nördlich

bis nach Weißrussland (DZHUS & DMITRIEVA 2001), Südpolen (MIREK & FISCHER 1986) und Süddeutschland (LIPPERT & HEUBL 1989). Aus Deutschland liegen bisher 14 Chromosomenzählungen vor, davon acht diploide und alle aus der südlichen Hälfte Bayerns. Basierend auf AFLP und Durchflusszytometrie entdeckten BARDY & al. (2010) drei Linien auf der Balkanhalbinsel (West, Ost, Süd), die alle Diploide und Tetraploide enthielten. Tetraploide entstanden



unabhängig voneinander in allen drei Linien oder durch Kreuzungen zwischen ihnen. In Deutschland haben wir wahrscheinlich nur die westliche Linie im Sinne von BARDY & al. (2010), aber es können auch andere genetische Linien vorhanden sein.

ALBACH & GREILHUBER (2004) veröffentlichten die ersten Messungen der Genomgröße für die Art mit  $1C = 0,90$  pg für Diploide und  $1C = 1,49$  pg für Tetraploide basierend auf Feulgen-Densitometrie. Der letztgenannte Wert schien auf der Grundlage des Wertes für die Diploiden zu niedrig zu sein und die nachfolgend publizierten Werte waren höher ( $1C = 1,86$ – $1,93$  pg; CASTRO & al. 2012; ZONNEVELD 2019). Unsere Werte für die Tetraploiden sind im Durchschnitt ( $1C = 1,81$  pg) etwas niedriger, aber fast genau doppelt so hoch wie

der Wert für die Diploiden von ALBACH & GREILHUBER (2004). Dies ist auch bei der Studie von ŠMARDÁ & al. (2019) der Fall, wenn auch wieder mit insgesamt niedrigeren Werten ( $1C = 0,80$  pg vs.  $1,56$  pg).

***Veronica polita***

*V. polita* ist eine weit verbreitete, unkrautartige Art, die in vielen Ländern der Welt eingeführt wurde. Ihre Chromosomen wurden häufig gezählt, und seit ALBACH & al. (2008) wurden neun weitere Zählungen veröffentlicht, die insgesamt 47 Zählungen von Portugal bis Japan ergeben, wobei alle bis auf eine diploid mit  $2n = 14$  sind. Aus Deutschland liegen drei Zählungen vor. Die Zählung von TISCHLER (1935) ist allerdings von unsicherer Herkunft, bestätigt aber dennoch wie BUTTLER & BUSS in GREGOR &

Tab. 6: Informationen über Genomgrößenmessungen für *V. subgen. Pocilla* und *Pentasepalae*. Die Messungen mit nur einem Durchgang und/oder einem CV über 7 waren zur Überprüfung der Ploidie gedacht und sollten daher nicht als zuverlässige Messungen der Genomgröße angesehen werden. Interner Standard war in allen Fällen *Solanum pseudocapsicum*. Ländernamen sind wie folgt abgekürzt: AUT – Österreich, DEU – Deutschland, ITA – Italien, RUS – Russland, SWE – Schweden, UKR – Ukraine. – Information on genome size measurements for *V. subgen. Pocilla* and *Pentasepalae*. The measurements with only one pass and/or a CV above 7 were intended to verify ploidy and should therefore not be considered reliable measurements of genome size. Internal standard in all cases was *Solanum pseudocapsicum*. Country names are abbreviated as follows: AUT – Austria, DEU – Germany, ITA – Italy, RUS – Russia, SWE – Sweden, UKR – Ukraine.

Art	CV/Läufe	Genomgröße (1C in pg)	Ploidie	Voucher	Lokalität
<i>Veronica polita</i>	2,47–2,52/3	0,36	2x	Albach 2110, OLD	SWE, Lund
<i>Veronica persica</i>	2,91–3,87/3	0,74	4x	Albach S851, OLD	AUT, Salzburg, Tennengau, ex BG Salzburg
<i>Veronica agrestis</i>	2,26–2,93/3	0,70	4x	Albach S1061, OLD	DEU; ex BG Bremen
<i>Veronica prostrata</i>	2,24–2,46/3	0,76	2x	Albach S498, OLD	ITA; ex BG Bormio
<i>Veronica aff. satureiifolia</i>	2,56–2,95/3	1,80	6x	Albach S1040, OLD	DEU, Rheinland-Pfalz, Kreis Trier DE-0-B-2980199
<i>Veronica angustifolia</i> sensu PADILLA-GARCIA & al. 2018	2,43–2,67/3	1,72	8x	Bauer, OLD00621	DEU, ex BG München
<i>Veronica teucrium</i>	3,9–4,8/2	(2,24)	8x	Albach 1442, OLD	UKR, Kyiv oblast, Lysa Hora
	4,92/1	(2,50)	8x	Höpke 391, OLD	RUS, Bashkortostan, Assy

PAULE (2022) und MEVE in GREGORY & PAULE (2023) den diploiden Status der Art. Unsere Messung der Genomgröße ist die vierte, die für diese Art veröffentlicht wurde, wobei bisher keine Messung aus Deutschland vorliegt. Unsere Werte (Tabelle 6) und die von CASTRO & al. (2012) sind etwas niedriger als die von ALBACH & GREILHUBER (2004) und ZONNEVELD (2019). Der Grund für diese Abweichung von fast 20 % ( $1C = 0,36\text{--}0,43\text{ pg}$ ) ist unklar. ŠMARDÁ & al. (2019) liegt sogar noch weiter darunter ( $1C = 0,34\text{ pg}$ ).

### ***Veronica opaca***

*V. opaca* ist entweder eine allopolyploide Hybride aus *V. polita* und *V. bungei* Boiss. (FISCHER 1987) oder ein autotetraploider Abkömmling von *V. polita* (Albach unpubl.). Folglich weisen alle 12 bisherigen Zählungen  $2n = 28$  Chromosomen auf (ALBACH & al. 2008; GREGOR & HAND 2009; BUTTLER in PAULE & al. 2017). ŠMARDÁ & al. (2019) sind die einzigen, die bisher einen Wert veröffentlicht haben ( $1C = 0,65\text{ pg}$ ). Der Wert ist genauso hoch wie der vom Halbgeschwister *V. persica* in der gleichen Studie (siehe unten).

### ***Veronica persica***

Die häufigste und am weitesten verbreitete Art der Gattung ist *V. persica*, ein kosmopolitisches Unkraut, was erklärt, warum es so viele Berichte über ihre Chromosomenzahl und ihre Verbreitung in der ganzen Welt gibt (ALBACH & al. 2008). Basierend auf den einheitlich gezählten  $2n = 28$  (ALBACH & al. 2008) ist sie tetraploid, und FISCHER (1987) nahm an, dass sie eine allopolyploide Kreuzung von *V. polita* und *V. ceratocarpa* C.A.MEY. ist. Die einzige Zählung in Deutschland stammt von TISCHLER (1935). Die bisherigen fünf Veröffentlichungen der Genomgröße für die Art, einschließlich einer spontan gewachsenen Pflanze aus dem Botanischen Garten Oldenburg, liegen zwischen  $1C = (0,65\text{--})0,70\text{--}0,79\text{ pg}$  (BENNETT & SMITH 1976; CASTRO & al. 2012; MEUDT & al. 2015; ZONNEVELD 2019; ŠMARDÁ & al. 2019), wobei unsere neue Messung dazwischen liegt (Tabelle 6). Das sind 12 % intraspezifische Variation und tendenziell etwas weniger als das Doppelte der Genomgröße von *V. polita*, was darauf hindeutet, dass *V. ceratocarpa* entweder eine geringere Genomgröße als *V. polita* hat oder eine Verkleinerung des Genoms stattgefunden hat.

### ***Veronica agrestis***

Die dritte tetraploide Art der *V.* subgen. *Pocilla*, die in Deutschland vorkommt, ist *V. agrestis*. 19 Zählungen von Spanien bis Weißrussland unterstützen  $2n = 28$  (ALBACH & al. 2008). Auch zwei Zählungen aus Deutschland (BUTTLER in PAULE & al. 2017; WULFF 1937) unterstützen diese Zahl. In Anbetracht der Probleme der Feulgen-Densitometrie könnte die erste Genomgrößensmessung von ALBACH & GREILHUBER (2004;  $1C = 0,73\text{ pg}$ ) zu hoch gewesen sein (MEUDT & al. 2015). Die nachfolgenden Messungen sind alle niedriger, zwischen  $1C = (0,67\text{--})0,69\text{--}0,71\text{ pg}$ , wobei die von MEUDT & al. (2015) und unsere hier (Tabelle 6) aus Norddeutschland und die dritte aus den Niederlanden (ZONNEVELD 2019) stammen, während die erste Zählung aus Griechenland war (ALBACH & GREILHUBER 2004). Der niedrigste Wert stammt wieder von ŠMARDÁ & al. (2019).

### ***Veronica filiformis***

*V. filiformis* ist eine subalpine Art aus dem Kaukasus, die in Europa und Nordamerika invasiv wurde (THALER 1953). Es gibt nur eine Chromosomenzählung aus dem ursprünglichen Gebiet (ARYAVAND 1975), während alle anderen 12 Zählungen aus Gebieten stammen, wo sie eingeführt worden ist (ALBACH & al. 2008). Alle Zählungen, aber keine aus Deutschland, sprechen für einen diploiden Status mit  $2n = 14$  Chromosomen. ALBACH & GREILHUBER (2004) gaben die Genomgröße auf der Grundlage deutscher Pflanzen mit  $1C = 0,37\text{ pg}$  an, während der Wert aus dem späteren Bericht von ZONNEVELD (2019) etwas größer ist ( $1C = 0,39\text{ pg}$ ). Beide Messungen liegen jedoch im selben Bereich wie die andere diploide Art aus *V.* subsect. *Agrestes*, *V. polita* (siehe oben), während der Vergleich der Werte von ŠMARDÁ & al. (2019) auf ein etwas kleineres Genom von *V. filiformis* hindeutet.

### ***Veronica prostrata***

*V. prostrata* s. str. gilt als rein diploide Art (ROJAS-ANDRÉS & al. 2015; ROJAS-ANDRÉS & al. 2020) mit einem Verbreitungsgebiet in Mittel- und Osteuropa, das westlich bis nach Deutschland in Sachsen-Anhalt und Bayern reicht. Aus Deutschland liegen vier Zählungen vor, alle aus Sachsen-Anhalt (FRANK & HAND in GREGOR & HAND 2012; DERSCH in PAULE & al. 2017), die die Zählungen aus anderen

Regionen bestätigen (ALBACH & al. 2008; DELGADO & al. in MARHOLD & KUČERA 2018). Die Genomgröße wurde an deutschen Pflanzen nicht gemessen, liegt aber vermutlich zwischen  $1C = (0,67-0,75-0,80(-0,88))\text{ pg}$  (ROJAS-ANDRÉS & al. 2015, 2020; ŠMARDA & al. 2019; Tabelle 6).

### ***Veronica satureiifolia***

*V. satureiifolia* wurde früher als Synonym von *V. prostrata* oder als eigene Unterart unter diesem Namen (*V. prostrata* subsp. *scheererii*) angesehen, die sich durch einige morphologische Merkmale (BRANDT 1961), aber auch geografisch von *V. satureiifolia* unterscheidet. Letztere kommt in Westeuropa von Spanien bis zu den Niederlanden vor und reicht im Osten bis nach Westdeutschland (ROJAS-ANDRÉS & MARTINEZ-ORTEGA 2016). Das Verbreitungsmuster von *V. prostrata* und *V. satureiifolia* erinnert an die Verteilung der genetischen Linien bei *V. spicata* (siehe oben), was auf ein Überleben in gemeinsamen glazialen Refugien schließen lässt. Ähnlich wie bei *V. spicata* gibt es auch einen Ploidieunterschied, wobei der höhere Ploidiegrad im Westen vorkommt. SCHEERER (1937), BRANDT (1961) und ALBACH & al. (2008) berichteten von tetraploiden Pflanzen ( $2n = 32$ ) aus Baden-Württemberg. ROJAS-ANDRÉS & al. (2020) berichteten über Pflanzen von *V. satureiifolia* mit  $1C = 1,29-1,40\text{ pg}$  aus Frankreich und Nordspanien.

Die größte Frage in der Taxonomie der Gattung *Veronica* in Deutschland ist die Identität der Pflanzen von *V. subsect. Pentasepalae* in Rheinland-Pfalz und im Saarland. HAND (2003) fasste die Geschichte dieser Pflanzen und ihre Morphologie zusammen. Das Vorkommen von *V. satureiifolia* (= *V. prostrata* subsp. *scheererii*) in der Region ist aufgrund morphologischer Ähnlichkeiten mit *V. satureiifolia* in anderen Regionen unbestritten. Einige Autoren vermuten jedoch, dass ein weiteres Taxon existiert, das von HAND (2003) als *V. orsiniana* anerkannt wurde, eine Art, die sonst nur in Italien, Südfrankreich und Nordostspanien vorkommt. Andere mögliche Taxa sind *V. angustifolia* (= *V. teucrium* var. *angustifolia*) sensu PADILLA-GARCÍA & al. (2018), wie von ALBACH (2021) vorgeschlagen, und *V. teucrium* var. *vahliae* (= *V. teucrium* subsp. *vahliae*) aus der Südwestschweiz, wie von HARTL (1966/1968) vorgeschlagen, ein Taxon, das mit *V. orsiniana*

von WALTERS & WEBB (1972) und mit *V. angustifolia* von PADILLA-GARCÍA & al. (2018) synonymisiert wurde. HAND (2023) erklärte kürzlich überzeugend, dass *V. angustifolia* kein geeigneter Name für das Taxon sei, und schlug den Namen *V. bastardii* vor. Dieses Taxon wurde jedoch meist für Pflanzen verwendet, die zu *V. satureiifolia* gehören. Daher ist eine detaillierte morphologische, karyologische und molekulare Analyse erforderlich, um zu verstehen, welche Taxa in Nordfrankreich und angrenzenden Gebieten wie Rheinland-Pfalz und dem Saarland vorkommen. Nach HAND (2003) sind die Pflanzen niederliegend, mit behaarten Kelchblättern und Kapseln sowie Blättern, die in der Größe zwischen *V. satureiifolia* und *V. teucrium* liegen. Da die Chromosomenzahl mit der von *V. satureiifolia* identisch ist (HAND 2003), kann die Chromosomenzahl nicht zwischen *V. satureiifolia* und der deutschen *V. orsiniana* sensu HAND (2003) unterscheiden. Außerdem sind alle anderen Zählungen von *V. orsiniana* diploid (ALBACH & al. 2008; DELGADO & al. in MARHOLD & KUČERA 2018; ROJAS-ANDRÉS & al. 2015), was darauf hindeutet, dass sie sich von unseren deutschen Pflanzen unterscheidet. *V. angustifolia* sensu PADILLA-GARCÍA & al. (2018) ist oktaploid (DELGADO & al. in MARHOLD & KUČERA 2018; Tab. 6), was ebenfalls ausschließt, dass es sich um dasselbe Taxon wie die entsprechenden deutschen Pflanzen handelt, obwohl seine Präsenz in Deutschland möglich ist (siehe unten). Um diese Frage zu klären, haben wir vom Botanischen Garten Berlin Samen aus der Region Trier erworben, die als *V. austriaca* subsp. *vahliae* vertrieben werden. Die Genomgröße von  $1C = 1,79\text{ pg}$  (Tabelle 6) entspricht dem hexaploiden Niveau. Dies unterstützt die Hypothese von HAND (2003), dass im Moseltal Zwischenpopulationen zwischen *V. orsiniana* sensu HAND (2003) und *V. teucrium* existieren. Bezüglich des Ursprungs dieser Populationen nehmen wir an, dass *V. teucrium* (8x) und *V. satureiifolia* (4x) in dem Gebiet hybridisieren und hexaploide Pflanzen bilden. Diese könnten sich dann mit *V. satureiifolia* rückgekreuzt und die tetraploiden Pflanzen von HAND (2003) gebildet haben, die eine mittlere Blattgröße, den niederliegenden Wuchs von *V. satureiifolia* und behaarte Kelchblätter wie bei *V. teucrium* aufweisen. *V. subsect. Pentasepalae* in Südwestdeutschland bleibt ein wichtiges Taxon für weitere Untersuchungen.

### ***Veronica teucrium***

*V. teucrium* ist oktaploid mit  $2n = 64$  (ALBACH & al. 2008; ROJAS-ANDRÉS & al. 2015), darunter mehrere Zählungen aus Deutschland (DERSCH in GREGOR & HAND 2014; SCHEERER 1937). Sie ist die Art mit der höchsten Chromosomenzahl der Gattung in Deutschland. Angehts der klaren Unterscheidung von anderen deutschen Arten durch die Chromosomenzahl, aber der Schwierigkeiten, sie morphologisch konsequent von *V. austriaca* zu unterscheiden, sind Genomgrößen wichtig, um die Arten zu unterscheiden. Die geringste Genomgröße für *V. teucrium* ist die hier veröffentlichte für eine Pflanze aus der Ukraine und der von ALBACH & GREILHUBER (2004) veröffentlichte Wert von 2,24 pg und 2,25 pg. Die meisten anderen Werte liegen bei etwa 2,30 pg (ALBACH & KOSACHEV, in prep.) bis zu dem hier aus Ungarn berichteten Wert von 2,60 pg. Die Messung aus Deutschland ( $1C = 2,41$  pg) liegt dazwischen (ROJAS-ANDRÉS & al. 2020). Weitere oktaploide Arten der Gattung in Europa sind *V. sennenii* aus Nordspanien und *V. angustifolia* aus Westeuropa (Mittel- und Ostfrankreich, Westschweiz und Norditalien). Die hier veröffentlichte Genomgröße von *V. angustifolia* (2,20 pg; Tabelle 6) liegt am unteren Ende der Werte, die für *V. teucrium*, aber auch für *V. angustifolia* von ROJAS-ANDRÉS & al. (2020);  $1C = 2,35\text{--}2,75$  pg) angegeben wurden.

### ***Veronica austriaca***

*V. austriaca* ist eine hexaploide Art ( $2n = 48$ ) mit einem östlichen bis südöstlichen Verbreitungsgebiet, das westlich bis nach Bayern reicht. Ihr Vorkommen in Baden-Württemberg ist umstritten (ROJAS-ANDRÉS & MARTINEZ-ORTEGA 2016). Es sind drei Unterarten anerkannt, wobei nur subsp. *dentata* in Deutschland vorkommt (ROJAS-ANDRÉS & MARTINEZ-ORTEGA 2016). Ausnahmen von der Hexaploidie sind Tetraploide, die aus Bosnien-Herzegowina gemeldet wurden (DELGADO & al. in MARHOLD & KUČERA 2018), und Oktaploide aus Bulgarien (PEEV 1978). Oktaploide aus der Schweiz und Deutschland (BRANDT 1952, 1961) sollten, ähnlich wie die von ROJAS-ANDRÉS & MARTINEZ-ORTEGA (2016) erwähnten Exemplare aus Baden-Württemberg, genauer auf Verwechslungen mit *V. angustifolia* sensu PADILLA-GARCÍA & al. (2018) untersucht werden. Für *V. austriaca* aus Deutschland ist keine Genomgröße verfügbar,

aber die Werte aus anderen Regionen liegen zwischen  $1C = 1,635\text{--}2,10$  pg, ohne einen Unterschied zwischen den Unterarten (ROJAS-ANDRÉS & al. 2015, 2020; ŠMARDÁ & al. 2019).

## **4. Fazit**

ALBACH & al. (2008) gaben eine Übersicht über die Chromosomenzahlen von *Veronica* und stellten fest, dass die Chromosomenzahlen für 310 von 448 *Veronica*-Arten verfügbar sind. Seitdem sind die Chromosomenzahlen für weitere 10 Arten verfügbar geworden (DOOST-MOHAMMADI & al. 2021; HA & al. 2022; SINGH et al. in MARHOLD & KUČERA 2016, DELGADO & al. in MARHOLD & KUČERA 2018; SHIUCHI & KANEMOTO 2001), wobei weitere 10 Arten neu erkannt wurden, sodass jetzt Chromosomenzahlen für 320 von 458 Arten (70 %) verfügbar sind. Chromosomenzahlen sind für alle in Deutschland vorkommenden Arten verfügbar, aber nur von 22 (59 %) Arten stammen sie tatsächlich von deutschen Pflanzen. Bei den Genomgrößenmessungen, die von BENNETT & SMITH (1976) für *Veronica* begonnen wurden, sieht die Situation etwas düsterer aus, da weltweit nur für 162 Arten (35 %) Werte vorliegen (Albach, unveröffentlicht). Für die in Deutschland vorkommenden Arten liegen für alle bis auf zwei (95 %) Genomgrößen vor, Chromosomenzählungen für Pflanzen aus Deutschland jedoch nur für 10 von 37 Arten (27 %). Für drei Arten ist intraspezifische Variation der Ploidie in Deutschland bekannt (*V. chamaedrys*, *V. spicata*, *V. longifolia*), für andere ist sie möglich (*V. cymbalaria*). Darüber hinaus ist die Ploidie-Information für mehrere Artengruppen mit subtilen morphologischen Unterscheidungsmerkmalen ein wichtiges Merkmal zur Überprüfung der Artbestimmung. Wir stellen hier die Referenz für solche Studien zur Verfügung, die darauf abzielt, die Differenzierung von Artenkomplexen auf der Mikroebene oder bis hin zur regionalen Ebene zu erkennen. Taxa, die es wert sind, solche Studien durchzuführen, sind die mikroskalige Differenzierung zwischen *V. hederifolia* und *V. sublobata*, die regionale Verteilung der Taxa von *V. subsect. Pentasepalae* im Südwesten Deutschlands oder die Ausbreitung der diploiden *V. chamaedrys* nach Norden und Westen in Bayern und möglicherweise darüber hinaus.

## 5. Danksagung

Wir bedanken uns bei Silvia Kempen, Sabrina Schöngart und Kai Sohn für die Unterstützung im Labor. Ein Teil dieser Studie wurde von der VW-Stiftung gefördert (Förderkennzeichen 97771).

## 6. Literatur

- ALBACH, D. C. 2007: Amplified fragment length polymorphisms and sequence data in the phylogenetic analysis of polyploids: multiple origins of *Veronica cymbalaria* (*Plantaginaceae*). – *New Phytol.* 176: 481–498. – <https://doi.org/10.1111/nph.13424>
- 2021: *Veronica* L. – p. 683–692. In: MÜLLER, F., RITZ, C., WESCHE, K. & WELK, E. (ed.), *Rothmaler – Exkursionsflora von Deutschland – Grundband*, ed. 22. – Berlin, Heidelberg: Springer Spektrum.
- & CHASE, M. W. 2001: Paraphyly of *Veronica* (*Veroniceae*; *Scrophulariaceae*): Evidence from the internal transcribed spacer (ITS) sequences of nuclear ribosomal DNA. – *J. Pl. Res.* 114: 9–18. – <https://doi.org/10.1007/PL00013971>
- & GREILHUBER, J. 2004: Genome size variation and evolution in *Veronica*. – *Ann. Bot. (Oxford)* 94: 897–911. – <https://doi.org/10.1093/aob/mch219>
- , MARTINEZ-ORTEGA, M. M., DELGADO SANCHEZ, L., WEISS-SCHNEEWEISS, H., ÖZGÖKCE, F. & FISCHER, M. A. 2008: Chromosome numbers in *Veroniceae*: Review and several new counts. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 95: 543–566. – <https://doi.org/10.3417/2006094>
- , SCHÖNSWETTER, P. & TRIBSCH, A. 2006: Comparative phylogeography of the *Veronica alpina* complex in Europe and North America. – *Molec. Ecol.* 15: 3269–3286. – <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02980.x>
- , STERNBURG, M. VON, SCALONE, R. & BARDY, K. 2009: Phylogenetic analysis and differentiation of *Veronica* subgenus *Stenocarpon* in the Balkan Peninsula. – *Bot. J. Linn. Soc.* 159: 616–636. – <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00958.x>
- ARYAVAND, A. 1975: Contribution à l'étude cytologique de quelques Angiospermes de l'Iran. – *Bot. Not.* 128: 299–311.
- ATHA, D., LEWIS, L., WOLKENBERG, S., WERI-ER, D. & ALBACH, D. C. 2021: First report of *Veronica sublobata* (*Plantaginaceae*) for New York. – *Phytoneuron* 2021-27: 1–5.
- BAACK, E., MELO, M. C., RIESEBERG, L. H. & ORTIZ-BARRIENTOS, D. 2015: The origins of reproductive isolation in plants. – *New Phytol.* 207: 968–984. – <https://doi.org/10.1111/nph.13424>
- BAI, C., ALVERSON, W. S., FOLLANSBEE, A. & WALLER, D. M. 2012: New reports of nuclear DNA content for 407 vascular plant taxa from the United States. – *Ann. Bot. (Oxford)* 110: 1623–1629. – <https://doi.org/10.1093/aob/mcs222>
- BARDY, K. E., ALBACH, D. C., SCHNEEWEISS, G. M., FISCHER, M. A. & SCHÖNSWETTER, P. 2010: Disentangling phylogeography, polyploid evolution and taxonomy of a woodland herb (*Veronica chamaedrys* group, *Plantaginaceae* s.l.) in southeastern Europe. – *Molec. Phylogen. Evol.* 57: 771–786. – <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.06.025>
- BEATUS, R. 1936: Die *Veronica*-Gruppe *Agrestis* der Sektion *Alsinebe* GRISEB., ein Beitrag zum Problem der Artbildung. – *Z. Indukt. Abstammungs- Vererbungsl.* 71: 353–381. – <https://doi.org/10.1007/BF01848873>
- BENNETT, M. D. 1972: Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. – *Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B, Biol. Sci.* 181: 109–135. – <https://doi.org/10.1098/rspb.1972.0042>
- & SMITH, J. B. 1976: Nuclear DNA amounts in angiosperms. – *Philos. Trans., Ser. B* 274: 227–274. – <https://doi.org/10.1098/rstb.1976.0044>
- & SMITH, J. B. 1991: Nuclear DNA amounts in angiosperms. – *Philos. Trans., Ser. B* 334: 309–345. – <https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0120>
- BILINSKI, P., ALBERT, P. S., BERG, J. J., BIRCHLER, J. A., GROTE, M. N., LORANT, A., QUEZADA, J., SWARTS, K., YANG, J. & ROSS-IBARRA, J. 2018: Parallel altitudinal clines reveal trends in adaptive evolution of genome size in *Zea mays*. – *PLOS Genet.* 14: e1007162. – <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007162>
- BÖCHER, T. W. 1944: The leaf size of *Veronica officinalis* in relation to genetic and environmental factors. – *Dansk Bot. Ark.* 11: 1–20.



- BOWERS, J. E. & PATERSON, A. H. 2021: Chromosome number is key to longevity of polyploid lineages. – *New Phytol.* 231: 19–28. – <https://doi.org/10.1111/nph.17361>
- BRANDT, J.-P. 1952: Contribution a la cytologie du genre *Veronica*. – *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 75: 179–188.
- 1961: Cytotaxinomie et cytogeographie de *Veronica prostrata* L. – *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 84: 39–85.
- BUONO, D., KHAN, G., VON HAGEN, K. B., KOSACHEV, P. A., MAYLAND-QUELLHORST, E., MOSYAKIN, S. L. & ALBACH, D. C. 2021: Comparative phylogeography of *Veronica spicata* and *V. longifolia* (*Plantaginaceae*) across Europe: Integrating hybridization and polyploidy in phylogeography. – *Frontiers Pl. Sci.* 11: 588354. – <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.588354>
- CARTA, A., BEDINI, G. & PERUZZI, L. 2020: A deep dive into the ancestral chromosome number and genome size of flowering plants. – *New Phytol.* 228: 1097–1106. – <https://doi.org/10.1111/nph.16668>
- CASTRO, M., CASTRO, S. & LOUREIRO, J. 2012: Genome size variation and incidence of polyploidy in *Scrophulariaceae* sensu lato from the Iberian Peninsula. – *AoB Plants* 2012: pls037. – <https://doi.org/10.1093/aobpla/pls037>
- DEICHMANN, U. 2015: Chromatin: Its history, current research, and the seminal researchers and their philosophy. – *Perspect. Biol. Med.* 58: 143–164. – <https://doi.org/10.1353/pbm.2015.0024>
- DOOSTMOHAMMADI, M., MIRTADZADINI, M. & BORDBAR, F. 2021: Chromosome numbers of some annual *Veronica* (*Plantaginaceae*) with report of *V. tenuissima* from flora of Iran. – *Feddes Repert* 132: 158–166. – <https://doi.org/10.1002/fedr.202100002>
- DZHUH, M. A. & DMITRIEVA, S. A. 2001: Chromosome numbers in the species of the genus *Veronica* (*Scrophulariaceae*) from Byelorussia. – *Bot. Zhurn.* 86(8): 144–147.
- ELLMOUNI, F. Y., KARAM, M. A., ALI, R. M. & ALBACH, D. C. 2017: Molecular and morphometric analysis of *Veronica* L. section *Beccabunga* (HILL) DUMORT. – *Aquat. Bot.* 136: 95–111. – <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.09.010>
- , —, — & — 2018: Systematic treatment of *Veronica* L. Section *Beccabunga* (HILL) DUMORT (*Plantaginaceae*). – *Taeckholmia* 38: 168–183. – <https://doi.org/10.21608/TAEC.2018.5481.1000>
- FISCHER, M. A. 1967: Beiträge zur Cytotaxonomie der *Veronica hederifolia*-Gruppe (*Scrophulariaceae*). – *Österr. Bot. Z.* 114: 189–233. – <https://doi.org/10.1007/BF01373910>
- 1975: The *Veronica hederifolia* group: Taxonomy, Ecology, and Phylogeny. – p. 48–60. In: WALTER, S. M. (ed.), Report on the Conference, Botanical Society of the British Isles. – Wien: Verlag des Naturhistorischen Museums Wien.
- 1987: On the origin of *Veronica persica* (*Scrophulariaceae*) – a contribution to the history of a neophytic weed. – *Pl. Syst. Evol.* 155: 105–132. – <https://doi.org/10.1007/BF00936294>
- GREGOR, T. & HAND, R. (ed.) 2009: Chromosomenzahlen von Farn- und Samenpflanzen aus Deutschland 4. – *Kochia* 4: 37–46. – <https://doi.org/10.21248/kochia.v4.144>
- & — (ed.) 2012: Chromosomenzahlen von Farn- und Samenpflanzen aus Deutschland 6. – *Kochia* 6: 143–150. – <https://doi.org/10.21248/kochia.v6.95>
- & — (ed.) 2014: Chromosomenzahlen von Farn- und Samenpflanzen aus Deutschland 8. – *Kochia* 8: 63–70. – <https://doi.org/10.21248/kochia.v8.72>
- & PAULE, J. (ed.) 2022: Chromosomenzahlen von Farn- und Blütenpflanzen aus Deutschland 15. – *Kochia* 15: 211–218. – <https://doi.org/10.21248/kochia.v15.137>
- & — (ed.) 2023: Chromosomenzahlen von Farn- und Samenpflanzen aus Deutschland 16. – *Kochia* 16: 171–174. – <https://doi.org/10.21248/kochia.v16.172>
- GREILHUBER, J. 1998: Intraspecific variation in genome size: A critical reassessment. – *Ann. Bot. (Oxford)* 82: 27–35. – <https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0725>
- HA, M. K. T. T., SAMANTHA, S. S., CABAUG, R. A. M., YI, J.-H., OH, H. J., KWON, H. H., SANG-YONG, K. & HWANG, Y.-J. 2022: Cytogenetic analysis and genome size estimation of Korean native *Veronica* taxa. – *Flower Res. J.* 30: 41–52. – <https://doi.org/10.11623/frj.2022.30.2.01>
- HAND, R. 2003: Anmerkungen zu *Veronica orsiniana*, *Veronica satereiifolia* und *Veronica teucrium* an Mosel und Saar. – *Ber. Bot. Arbeitsgem. Südwestdeutschl.* 2: 41–50.

- 2023: Beiträge zur Fortschreibung der Florenliste Deutschlands (Pteridophyta, Spermatophyta) – Fünfzehnte Folge. – *Kochia* 16: 175–191. – <https://doi.org/10.21248/kochia.v16.173>
- & GREGOR, T. (ed.) 2015: Chromosomenzahlen von Farn- und Samenpflanzen aus Deutschland 9. – *Kochia* 9: 105–108. – <https://doi.org/10.21248/kochia.v9.66>
- HARTL, D. 1966/1968: *Veronica*. – p. 156–236. In: HARTL, D. & WAGENITZ, G. (ed.), *Gustav Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, ed. 2. – Berlin & Hamburg: Paul Parey.
- HESSEN, D. O., VENTURA, M. & ELSEY, J. J. 2008: Do phosphorus requirements for RNA limit genome size in crustacean zooplankton? – *Genome* 51: 685–691. – <https://doi.org/10.1139/G08-053>
- HIDALGO, O., GARCIA, S., GARNATJE, T., MUMBRÚ, M., PATTERSON, A., VIGO, J. & VALLE, J. 2015: Genome size in aquatic and wetland plants: fitting with the large genome constraint hypothesis with a few relevant exceptions. – *Pl. Syst. Evol.* 301: 1927–1936. – <https://doi.org/10.1007/s00606-015-1205-2>
- HOFELICH, A. 1935: Die Sektion *Alsinebe* GRISEB. der Gattung *Veronica* in ihren chromosomalen Grundlagen. – *Jahrb. Wiss. Bot.* 81: 541–572.
- HOSSEINNEJAD AZAD, G., MEHREGAN, I., NEJADSATTARI, T. & ALBACH, D. C. 2020: The relationship analysis of taxonomical, phylogeographical, variation and genetical structure between *Veronica anagallis-aquatica* L. populations in Iran. – *Arch. Pharm. Pract.* 22: 54–61.
- HUBER, A. 1927: Beiträge zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen in der Gattung *Veronica*. I. Die Kernuntersuchungen in der Gattung *Veronica*. – *Jahrb. Wiss. Bot.* 66: 359–380.
- HÜGIN, G. & HÜGIN, H. 2001: Die Mittelmeerpflanze *Veronica cymbalaria* nördlich der Alpen – Ein Hinweis auf Klimaveränderung? – *Flor. Rundbr.* 35: 1–10.
- KOSACHEV, P. A., ALBACH, D. C. 2015: Genome size and ploidy level of *Veronica* subgenus *Pseudolysimachium* (*Plantaginaceae*) in the Altai. – p. 74–78. In: *Problemy izuczenija rastitel'nogo pokrova Sibiri: Materialy V mezhdunarodnoy naucznoy konferentsii, posvjaschennoy 130-letiju Gerbarija im. P.N. Krylova i 135-letiju Sibirskogo botanicheskogo sada Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*, Tomsk. – Tomsk, Russland: Tomsk University Press.
- LIPPERT, W. & HEUBL, G. R. 1989: Chromosomenzahlen von Pflanzen aus Bayern und angrenzenden Gebieten (Teil 2). – *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 60: 73–83.
- LYSAK, M. A. & DOLEZEL, J. 1998: Estimation of nuclear DNA content in *Sesleria* (*Poaceae*). – *Caryologia* 51:123–132. – <https://doi.org/10.1080/00087114.1998.10589127>
- MÁJOVSKÝ, J., UHRÍKOVÁ, A., JAVORCIKOVÁ, D., MICIETA, K., KRÁLÍK, E., DUBRAVCOVÁ, Z., FERÁKOVÁ, V., MURIN, A., CERNUSÁKOVÁ, D., HINDÁKOVÁ, M., SCHWARZOVÁ, T. & ZÁBORSKY, J. 2000: Ad conspectum flora Slovaciae karyotaxonomicum supplementum primum. – *Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comen., Bot. Suppl.* 1: 1–120.
- MARCHANT, N. G. 1970: Experimental taxonomy of *Veronica* section *Beccabunga* GRISEB. – Cambridge: University of Cambridge.
- MARHOLD, K. 2012: IAPT/IOPB chromosome data 13. – *Taxon* 61: 889–902. – <https://doi.org/10.1002/tax.614023>
- 2014: IAPT/IOPB chromosome data 17. – *Taxon* 63: 1148–1155. – <https://dx.doi.org/10.12705/635.34>
- & BREITWIESER, I. 2011: IAPT/IOPB chromosome data 12. – *Taxon* 60: 1784–1796. – <https://doi.org/10.1002/tax.606033>
- & KUČERA, J. 2016: IAPT/IOPB chromosome data 21. – *Taxon* 65: 673–676. – <https://doi.org/10.12705/653.44>
- & — 2018: IAPT chromosome data 28. – *Taxon* 67: 1235–1245. – <https://doi.org/10.12705/676.39>
- & — 2019: IAPT chromosome data 31. – *Taxon* 68: 1374–1380. – <https://doi.org/10.1002/tax.12176>
- MAYROSE, I. & LYSAK, M. A. 2020: The evolution of chromosome numbers: mechanistic models and experimental approaches. – *Genome Biol. Evol.* 13. – <https://doi.org/10.1093/gbe/evaa220>
- METZING, D., GARVE, E., MATZKE-HAJEK, G., ADLER, J., BLEEKER, W., BREUNIG, T., CASPARI, S., DUNKEL, F. G., FRITSCH, R., GOTTSCHLICH, G., GREGOR, T., HAND, R., HAUCK, M., KORSCH, H., MEIEROTT, L., MEYER, N., RENKER, C., ROMAHN, K., SCHULZ, D., TÄUBER, T., UHLEMANN, I., WELK, E., WEY-

- ER, K. VAN DE, WÖRZ, A., ZAHLHEIMER, W., ZEHM, A. & ZIMMERMANN, F. 2018: Rote Liste und Gesamtartenliste der Farn- und Blütenpflanzen (*Tracheophyta*) Deutschlands. – p. 13–358. In: METZING, D., HOFBAUER, N., LUDWIG, G. & MATZKE-HAJEK, G. (ed.), Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands. Band 7: Pflanzen. – Münster: Landwirtschaftsverlag.
- MEUDT, H. M., ROJAS-ANDRÉS, B. M., PREBBLE, J. M., LOW, E., GARNOCK-JONES, P. J. & ALBACH, D. C. 2015: Is genome downsizing associated with diversification in polyploid lineages of *Veronica*? – *Bot. J. Linn. Soc.* 178: 243–266. – <https://doi.org/10.1111/boj.12276>
- MIREK, Z. & FISCHER, M. A. 1986: Additions to the ecogeography of *Veronica vindobonensis* with special reference to Poland. – *Phyton* (Horn) 26: 107–129.
- MÜLLER, L.-L. B., ZOTZ, G. & ALBACH, D. C. 2019: *Bromeliaceae* subfamilies show divergent trends of genome size evolution. – *Sci. Rep.* 9: 5136. – <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41474-w>
- O'CONNOR, C. & MIKO, I. 2008: Developing the chromosome theory. – *Nat. Educ.* 1: 44.
- PADILLA-GARCÍA, N., ROJAS-ANDRÉS, B. M., LÓPEZ-GONZÁLEZ, N., CASTRO, M., CASTRO, S., LOUREIRO, J., ALBACH, D. C., MACHON, N. & MARTÍNEZ-ORTEGA, M. M. 2018: The challenge of species delimitation in the diploid-polyploid complex *Veronica* subsection *Pentasepalae*. – *Molec. Phylogen. Evol.* 119: 196–209. – <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.11.007>
- PANDIT, M. K., WHITE, S. M. & POCOCK, M. J. O. 2014: The contrasting effects of genome size, chromosome number and ploidy level on plant invasiveness: a global analysis. – *New Phytol.* 203: 697–703. – <https://doi.org/10.1111/nph.12799>
- PAULE, J., GREGOR, T., SCHMIDT, M., GERSTNER, E.-M., DERSCH, G., DRESSLER, S., WESCHE, K. & ZIZKA, G. 2017: Chromosome numbers of the flora of Germany – a new online database of georeferenced chromosome counts and flow cytometric ploidy estimates. – *Pl. Syst. Evol.* 303: 1123–1129. – <https://doi.org/10.1007/s00606-016-1362-y>
- PEEV, D. R. 1978: Taxonomija i microevolucija na divorastjastite predstaviteli na rod *Veronica* L. (velikdence) v Balgarija. – p. 72–106. In: KOZUHAROV, S. I. & KUZMANOV, B. A. (ed.), Evolution of flowering plants and florogenesis. – Sofia: Bulgarian Academy of Sciences.
- PETROV, D. A. 2002: Mutational equilibrium model of genome size evolution. – *Theor. Pop. Biol.* 61: 533–546. – <https://doi.org/10.1006/tpbi.2002.1605>
- PRANČL, J., KAPLAN, Z., TRÁVNÍČEK, P. & JAROLÍMOVÁ, V. 2014: Genome size as a key to evolutionary complex aquatic plants: polyploidy and hybridization in *Callitriche* (*Plantaginaceae*). – *PLoS ONE* 9: e105997. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105997>
- PUSTAHIIJA, F., BROWN, S. C., BOGUNIC, F., BASIC, N., MURATOVIC, E., OLLIER, S., HIDALGO, O., BOURGE, M., STEVANOVIC, V. & SILJAK-YAKOVLEV, S. 2013: Small genomes dominate in plants growing on serpentine soils in West Balkans, an exhaustive study of 8 habitats covering 308 taxa. – *Plant Soil* 373: 427–453. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1794-x>
- RICE, A., GLICK, L., ABADI, S., EINHORN, M., KOPPELMAN, N. M., SALMAN-MINKOV, A., MAYZEL, J., CHAY, O. & MAYROSE, I. 2015: The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers. – *New Phytol.* 206: 19–26. – <https://doi.org/10.1111/nph.13191>
- ROJAS-ANDRÉS, B. M., ALBACH, D. C. & MARTÍNEZ-ORTEGA, M. M. 2015: Exploring the intricate evolutionary history of the diploid-polyploid complex *Veronica* subsection *Pentasepalae* (*Plantaginaceae*). – *Bot. J. Linn. Soc.* 179: 670–692. – <https://doi.org/10.1111/boj.12345>
- & MARTÍNEZ-ORTEGA, M. M. 2016: Taxonomic revision of *Veronica* subsection *Pentasepalae* (*Veronica*, *Plantaginaceae* sensu APG III). – *Phytotaxa* 285: 1–100. – <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.285.1.1>
- , PADILLA-GARCÍA, N., PEDRO, M. D., LÓPEZ-GONZÁLEZ, N., DELGADO, L., ALBACH, D. C., CASTRO, M., CASTRO, S., LOUREIRO, J. & MARTÍNEZ-ORTEGA, M. M. 2020: Environmental differences are correlated with the distribution pattern of cytotypes in *Veronica* subsection *Pentasepalae* at a broad scale. – *Ann. Bot.* 125: 471–484. – <https://doi.org/10.1093/aob/mcz182>
- SCALONE, R., KOLF, M. & ALBACH, D. C. 2013: Mating system variation in *Veronica* (*Plan-*

- taginaceae*): inferences from pollen/ovule ratios and other reproductive traits. – *Nordic J. Bot.* 31: 372–384. – <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2012.01706.x>
- SCHEERER, H. 1937: Experimentelle und zytologische Untersuchungen innerhalb der *Veronica*-Gruppe *Pentastepala*. – *Flora* 131: 287–323. – [https://doi.org/10.1016/S0367-1615\(17\)32983-X](https://doi.org/10.1016/S0367-1615(17)32983-X)
- 1939: Chromosomenzahlen aus der schleswig-holsteinischen Flora. I. – *Planta* 29: 636–642. – <https://doi.org/10.1007/BF01908960>
- SCHLENKER, G. 1936: Systematische Untersuchungen über die Sektion *Beccabunga* der Gattung *Veronica*. – *Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih.* 90: 1–40.
- SHIUCHI, T. & KANEMOTO, T. 2001: Chromosome numbers of plants cultivated in the Botanic Gardens of Toyama(2). – *Bull. Bot. Gard. Toyama* 6: 47–51.
- SILJAK-YAKOVLEV, S., PUSTAHIIJA, F., ŠOLIĆ, E. M., BOGUNIĆ, F., MURATOVIĆ, E., BAŠIĆ, N., CATRICE, O. & BROWN, S. C. 2010: Towards a Genome Size and Chromosome Number Database of Balkan Flora: C-Values in 343 Taxa with Novel Values for 242. – *Advanced Sci. Lett.* 3: 190–213. – <https://doi.org/10.1166/asl.2010.1115>
- ŠMARDÁ, P., KNAPEK, O., BŘEZINOVÁ, A., HOROVÁ, L., GRULICH, V., DANIHELKA, J., VESELY, P., ŠMERDA, J., ROTREKLOVA, O. & BUREŠ, P. 2019: Genome sizes and genomic guanine + cytosine (GC) contents of the Czech vascular flora with new estimates for 1700 species. – *Preslia* 91: 117–142. – <https://doi.org/10.23855/preslia.2019.117>
- STUESSY, T. F. 2009: Plant taxonomy: the systematic evaluation of comparative data. – New York City, NY, USA: Columbia University.
- SUDA, J., WEISS-SCHNEEWEISS, H., TRIBSCH, A., SCHNEEWEISS, G. M., TRÁVNÍČEK, P. & SCHÖNSWETTER, P. 2007: Complex distribution patterns of di-, tetra-, and hexaploid cytotypes in the European high mountain plant *Senecio carniolicus* (Asteraceae). – *Amer. J. Bot.* 94: 1391–1401. – <https://doi.org/10.3732/ajb.94.8.1391>
- TEMSCH, E. M., GREILHUBER, J. & KRISAI, R. 2010: Genome size in liverworts. – *Preslia* 82: 63–80.
- THALER, I. 1953: Die Ausbreitung von *Veronica filiformis* Smith. – *Phyton* (Horn) 5: 41–54.
- TISCHLER, G. 1935: Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins, mit Ausblicken auf andere Florengebiete. – *Bot. Jahrb. Syst.* 67: 1–36.
- 1937: Die Halligenflora der Nordsee im Lichte cytologischer Forschung. – *Cytologia Fujii Jubil. Vol.*: 162–170.
- WULFF, H. D. 1937: Chromosomenstudien an der schleswig-holsteinischen Angiospermen-Flora 1. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 55: 262–269. – <https://doi.org/10.1007/BF01908960>
- ZONNEVELD, B. J. 2019: The DNA weights per nucleus (genome size) of more than 2350 species of the Flora of The Netherlands, of which 1370 are new to science, including the pattern of their DNA peaks. – *Forum Geobot.* 8: 24–78. – <https://doi.org/10.3264/FG.2019.1022>