

UEBER DIE BEDEUTUNG DER KARYOLOGIE DER CARYOPHYLLACEAE

VON H. ROHWEDER

RESUMEN

Sobre la importancia de la cariología de las cariofiláceas. — El autor, basándose en la relación C/KL que indica cuántas unidades nucleares de espacio, están en condiciones de duplicar la masa hereditaria existente durante las dos divisiones de madurez, establece 11 grupos de especies en el género *Dianthus*, concepto que ha sido reforzado por datos anatómicos posteriores.

Se han hecho numerosos cortes transversales de yemas florales tomando en cuenta sólo los que presentaban divisiones de reducción desde la meta hasta la anafase. Luego saca diversas conclusiones :

1ª Que todas las yemas de una misma especie tienen cromosomas de igual tamaño y forma ;

2ª Referente a la teoría de que las especies que se adaptan a nuevas zonas de distribución pierden masa hereditaria, *Silene inflata*, presenta cromosomas más grandes al conquistar las altitudes medias de los Alpes ; los más pequeños se hallan en los puntos más boreales de Alemania y en las altitudes alpinas ;

3ª De dos especies que morfológica y anatómicamente se parecen y con C/KL concordante, se debe considerar más joven en evolución la que presenta cromosomas y núcleos menores ;

4ª Que las plantas cosmopolitas, de gran dispersión, triunfan sobre las otras por poseer mayor C/KL , y, que las que viven en grandes altitudes, poseen C/KL pequeño ;

5ª Que el género *Dianthus* que posee 15 cromosomas es el más cercano a la forma primitiva que parece haber tenido igual número de cromosomas, de la cual han derivado las otras por fusión de cada dos de ellos.

Después de medir centenares de unidades de cromosomas establece que los cromosomas grandes ofrecen medidas dos veces mayores que los pequeños. Considera que hay dos grupos de Cariofiláceas : el de 9 cromosomas, 6 grandes y 3 pequeños, aquéllos tienen igual masa que 12 de los peque-

ños; el de 8 cromosomas, 7 grandes y 1 pequeño con iguales relaciones que el grupo anterior. No se ha hallado el número básico 7, ausencia que ha hecho posible esta teoría, encontrándose, en cambio, todos los números básicos de 15 a 8 que dan 8 grupos a los cuales se asignan los géneros según su número básico.

Im Laufe der verflorenen 14 Jahre wurden 109 Arten der *Caryophyllaceen* am Kieler Botanischen Institut von mir karyologisch untersucht. Besonderer Nachdruck wurde auf die Durcharbeitung der Gattung *Dianthus* gelegt, von der allein 71 Arten, Bastarde, Aufspaltungen und Mutationen gezüchtet und cytologisch bearbeitet wurden. Die Ergebnisse dieser Arbeiten erschienen 1934 in den Botanischen Jahrbüchern und 1939 in den Beiheften zum Botanischen Centralblatt. Die Anregung zu diesen Arbeiten und ihre Förderung verdanke ich Herrn Professor Tischler, dem Leiter des Kieler Instituts.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen gründen sich auf Schnitte durch Blütenknospen, die sich in der Reduktionsteilung befinden. Auf Wurzelspitzenpräparate wurde verzichtet, da die Chromosomen in somatischen Zellen ihrer Masse nach schwer zu bestimmen sind. Ausserdem sind sie in verschiedenen Zellen verschieden gross. Es wurden nur solche Schnitte gewertet, die Reduktionsteilung während der Meta-bis Anaphase aufwiesen; in diesen Stadien hatten alle Knospen der gleichen Art gleich grosse und gleich geformte Chromosomen. Die Chromosomen fast aller *Caryophyllaceen* mit Ausnahme von *Möhringia* erscheinen als mathematische Kugeln oder Ellipsoide; die zugehörigen Kernräume sind Sphäroide, deren Rauminhalte leicht bestimmt werden konnten. Die Messungen wurden auf Grund von Zeichnungen vorgenommen, die von möglichst vielen Chromosomen — resp. Kerneinheiten entworfen wurden. Der Quotient aus der gesamten Chromosomenmasse einer Pollenmutterzelle während Spätdiakinese und dem dazu gehörigen Kernraum wird C/KL genannt. Er gibt an, wieviel Kernraumeinheiten in der Lage sind, während der beiden Reifeteilungen die vorhandene Erbmasse zu verdoppeln. Er ist also der mathematische Ausdruck einer Leistung. Weil sich Chromosomen — und Kernmasse einer Art somit als scharf zu erfassende Artkonstanten erweisen, kann das Chromosomen-Kernplasma-

Verhältnis C/KL in den Dienst der Systematik und Phylogenie gestellt werden.

Caryophyllaceen, die sich äusserlich älmlich sehen, deren Verwandtschaft also schon aus morphologischen Gründen wahrscheinlich ist, konnten mit Hilfe des C/KL auf den Grad ihrer Verwandtschaft geprüft werden. Weisen solche Pflanzen, die die Systematik zu Gruppen zusammenstellt, im C/KL ähnliche Werte auf, so wird die Annahme einer Verwandtschaft gestützt. Im anderen Fall liegt Konvergenz vor. Andererseits können Pflanzen, die unter verschiedenen Umweltsbedingungen trotz ähnlicher Erbmasse verschiedene Formen angenommen haben, angenähert gleiches C/KL aufweisen. Im Laufe der Untersuchungen haben beide Möglichkeiten Belege gefunden.

So konnte innerhalb der Gattung *Dianthus* 11 Gruppen festgestellt werden, innerhalb deren die Arten mehr oder minder mit einander nahe verwandt erschienen. Diese Gruppen wurden lediglich mit Hilfe des C/KL gefunden. Durch nachträgliche anatomische Untersuchungen habe ich mein System stützen können. Dabei befinde ich mich mit der Auffassung von Vierhapper immer, mit Williams zumeist in Uebereinstimmung. Wo Differenzen auftreten, geben mir eingehende Untersuchungen aller erfassbaren äusseren Merkmale Recht.

Interessant sind die Kernmessungsergebnisse innerhalb polyploider Reihen. Nahe verwandte Arten, die sich im Grad der Polyploidität unterscheiden, weisen angenähert gleiches C/KL auf. Bei Addition eines oder mehrerer Genome wird der Kernraum zwar vergrössert, aber nicht in dem Masse, wie es der addierten Chromosomenmasse entspricht, sondern etwas weniger. So steigt denn tatsächlich das C/KL, wenn ein höherer Polyploiditätsgrad erreicht wird, etwas an. Es ergab sich somit die allgemeine Gesetzmässigkeit, dass diejenige Art einer polyploiden Reihe das grösste C/KL aufwies, die den höchsten Polyploiditätsgrad erreicht hatte. Das C/KL einer Polyploiden liegt aber stets in der Nähe des entsprechenden Wertes derjenigen Art, aus der sich die abgeleitete Art entwickelt hat. Aus diesem Verhalten lassen sich in bezug auf die Phylogenie der Arten interessante Schlüsse ziehen.

So liess sich wahrscheinlich machen, dass das hochpolyploide

Cerastium triviale sich mit *C. glomeratum*, *C. semidecandrum* und *tetrandrum* aus einer gemeinsamen Urform entwickelt hat, dass aber *C. arvense*, *C. candidissimum* und *C. tomentosum* eine andere Wurzel stet haben müssen. Die Gattung *Cerastium* erscheint also in ihrem Gefüge nicht einheitlich zu sein, was von der Systematik bestätigt wird. Ausserdem geht die erste Gruppe offensichtlich zu apomiktischen Fortpflanzungsmethoden über, während die andere grossblumige Gruppe streng an der Fremdbestäubung festhält. Aehnliche Verhältnisse haben sich bei der Untersuchung der Stellarien ergeben. *Stellaria nemorum* hat verwandtschaftlich wenig mit *St. media* zu tun. Auch die Gattung *Sagina* ist nicht einheitlich. Gewisse Abänderungen von Linnés Auffassung haben sich auf Grund der Kernraum-Chromosomenmessungen als untunlich erwiesen. So wurde *Tunica saxifraga* als echte Nelke erkannt, die in die *Graniticus*-Gruppe gehört. Ferner erwies sich *Heliosperma quadrifidum* als echte *Silene*; der Bau der Chromosomen verweist eindeutig in diese Gattung.

Im Sinne der Auffassung, dass eine Art bei der Anpassung an neue Lebensräume an Erbmasse einbüsst, konnte gezeigt werden, dass *Silene inflata*, die sich gegenwärtig in Schleswig-Holstein einbürgert, in den mittleren Höhenlagen der Alpen die grössten Chromosomen aufweist. Messungen an mitteldeutschem und norddeutschen Material ergaben kleinere Einheiten. Die kleinsten Chromosomen wurden an den nördlichsten Standorten in Schleswig-Holstein sowie im alpinen Hochgebirge ermittelt. Hieraus ist zu schliessen, dass *Silene venosa*, die seltsame Hochgebirgsform von *S. inflata*, die am Gletschertrand und an der Vegetationsgrenze im Geröll der Dolomiten vorkommt, mit der Eroberung der Hochgebirgswelt starke Einbusse an Erbmasse erfahren hat.

Wir haben somit hinreichenden Grund zu der Annahme, dass von 2 Arten, die auf Grund anatomischer und morphologischer Untersuchungen sich als verwandt erweisen und in ihrem C/KL angenähert übereinstimmen, diejenige stet als die stammesgeschichtlich jüngere angesprochen werden muss, die die kleineren Chromosomen und kleineren Kerne aufweist. Die Richtigkeit dieser Regel wurde ausnahmslos bestätigt, da in allen

polyploiden Reihen der höchste Grad an Polyploidität mit den kleinsten Chromosomen gepaart erschien. Im Lichte dieser Gesetzmässigkeit sind demnach die Polyploiden als die jüngsten Schöpfungen der Natur aufzufassen, die infolge ihrer reichen Ausstattung mit Erbmasse ihre diploiden Ausgangsformen aus dem Felde schlugen und z.T. völlig vernichteten. Ueberall sehen wir die Beobachtung bestätigt, dass Arten mit grossem C/KL solche mit kleinerem Chromosomen-Kernraum-Verhältnis überverteilen. Es besteht also eine gesetzmässige Beziehung zwischen der Grösse des C/KL und der Vitalität. Wenn wir die Extremwerte der untersuchten Arten herausgreifen, so ist dies Gesetz offensichtlich. *Dianthus Armeria* hat das kleinste C/KL mit 1/732. Er ist in bezug auf seine Standorte im höchsten Masse unet und macht im Kampf ums Dasein den Eindruck hoffnungsloser Unterlegenheit. Dagegen weist *Möhringia trinervia* ein C/KL = 1/7,85 auf, also einen Wert, etwa 100 mal so gross ist wie die Vergleichsgrösse von *D. Armeria*. Diese Art erweckt den Eindruck einer stammesgeschichtlich ganz jungen Art mit unverbrauchter Kampfkraft. Sie hat sich dem dunklen Schatten des Buchenwaldes angepasst und begnügt sich mit einer geringen Lichtmenge, die für *Anemone nemorosa* nicht mehr ausreicht. Wie ich in der *Plantä* 1937 an der Gattung *Dianthus* nachgewiesen habe, lässt sich innerhalb dieser Gattung die Zunahme der Kampfkraft mit steigendem C/KL verfolgen. So ist es denn auch nicht weiter verwunderlich, dass alle Unkräuter unter den Caryophyllaceen ein hohes C/KL aufweisen. Dies gilt vor allen Dingen für das kosmopolite *Cerastium triviale* = *caespitosum* und für *Stellaria media*, Arten, deren Kampfkraft ausserordentlich hoch zu bewerten ist.

Andererseits sind Arten mit kleinem C/KL besonderen Standorten wie dem Hochgebirge angepasst. Jedenfalls sind die diploiden Nelken Kinder des Hochgebirges der Alpen und finden sich hier an wenig zugänglichen Stellen. *Silene otites* wächst in Dünentälern unserer Nordseeinseln auf altdiluvialen Boden und *Viscaria vulgaris* steht an Wegrändern der alten Geest. *Silene quadrifidum* ist im alpinen Hochgebirge beheimatet und *Silene nutans* findet sich an bewaldeten Hängen des Elbufers.

Aber nicht alle Diploiden unter den nelkenartigen Gewächsen sind im Aussterben begriffen wie z.B. die diploiden Nelken. Vielmehr habe ich eine Reihe diploider Arten aufzeigen können, die über eine ausserordentliche Kampfkraft verfügen. Zu diesen gehören z.B. die lebenskräftigen Stellarien, Sagienen und Spergularien sowie *Scleranthus annuus*. Diese weisen samt und sonders ein hohes C/KL auf. Sie erwecken den Eindruck phylogenetisch junger Arten, die den Kampf mit den Polyploiden getrost aufnehmen. Bei einer Reihe dieser Diploiden konnte ich den Wahrscheinlichkeitsbeweis erbringen, dass sie durch Fusion homologer Einheiten entstanden sind. Die Urform dieser diploiden Caryophyllaceen scheint 15 Chromosomen gehabt zu haben, wie die Gattung *Dianthus* sie noch jetzt aufweist. Diese steht der Urform also am nächsten. Von hier scheint die Ableitung in der Weise vor sich gegangen zu sein, dass je 2 Chromosomen mit einander verschmolzen. Ich konnte durch Messungen von Hunderten von Einheiten den Beweis erbringen, dass die grossen Chromosomen doppelt so viel Masse enthalten wie die kleinen. Die Neunergruppe der Caryophyllaceen weist nämlich unter je 9 Einheiten 6 grosse und 3 kleine auf. Da die 6 grossen Chromosomen eben soviel Masse enthalten wie 12 kleine, so nehmen diese 9 Einheiten denselben Raum ein wie 15 kleine. Die Achtergruppe zeigt in ihren Platten unter je 8 Einheiten 7 grosse und ein kleines Chromosom; sie liefert also das entsprechende Bild, wie wir es an der Neunergruppe kennengelernt haben. Die Grundzahl 7 wurde nicht gefunden. Würde sie gefunden, so wäre die hier vertretene Ansicht nicht mehr zu halten. Dass die Urform aller Caryophyllaceen der Gattung *Dianthus* nahe verwandt ist, wurde durch 5 Präparate erbracht, die erweisen, dass eine polyploide Nelke, deren Wurzelspitze 90 Einheiten aufwies, in der Metaphase 15 grosse Chromosomen hatte, deren Rauminhalt 3 mal so gross war wie der normaler Einheiten. Hier ist also der Beweis erbracht, dass Nelken dazu neigen, ihre Chromosomen fusionieren zu lassen, und der Annahme, dass die Urform aller Caryophyllaceen der Gattung *Dianthus* nahe gestanden hat, wird wenig Widerstand begegnen. Dieser Widerstand wird um so geringer sein, als gerade innerhalb der Gattung *Dianthus*

mehrere polyploide Reihen aufgezeigt werden konnten. So ergab sich, dass unsere Federnelken sich auf dem Wege über *D. Lumnitzeri* aus *D. superbus* ähnlichen Vorfahren entwickelt haben müssen. Die Neigung zur Bildung polyploider Rassen ist jedenfalls innerhalb der Gattung *Dianthus* nachgewiesen, sowie ihre Anlage zu Fusionen homologer Einheiten.

Während aber bei der Gattung *Dianthus* Blütengrösse und Duft mit dem Polyploiditätsgrad zunehmen, finden wir recht oft bei den stammesgeschichtlich jüngeren Gattungen eine Abnahme der Fertilität und demgemäss auch eine starke Einschränkung der Pollenzahl. Solche Arten wie die kleinblütigen Cerastien, Minuartien, Saginen, Stellarien, Arenaria und Holosteum sowie die beiden *Honckenya* — Rassen gehen deutlich zu apomiktischen Fortpflanzungs — methoden über. Ausserlich ist dies Verhalten am Verschwinden der Blütenteile sichtbar sowie an der Tatsache, dass kaum Insekten, auch nicht die kleinsten, in den wenig sichtbaren Blüten gefunden werden.

Da innerhalb der Caryophyllaceen alle Grundzahlen von 15 bis 8 gefunden wurden, so konnten 8 Gruppen aufgestellt werden, denen die einzelnen Gattungen ihrer Grundzahl nach beigeordnet wurden. Einige Gattungen wurden so getrennt, dass sie verschiedenen Gruppen zugeteilt wurden. Diese Gruppen entsprechen verschiedenen Sektionen im System von Ascherson-Graebner. Durch karyologische Messungen wurden somit lediglich Tatsachen unterstrichen, die schon der Systematik bekannt waren.

Ausserordentlich reizvoll sind ferner die Beziehungen der Karyologie zur Oekologie, wie sie sich aus meinen Arbeiten ergeben haben. Mit dem Uebergang zu einem höheren Polyploiditätsgrade werden andere Lebensräume erobert. So findet sich das *Cerastium triviale* mit $n = 72$ in anmoorigen Wiesen, während Formen mit niederen Genomsätzen auf Aeckern und an Wegrändern vorkommen. *C. glomeratum* mit $n = 36$, das dem *C. triviale* nahe verwandt ist, lebt auf bestem Weizenboden an feuchten Senkungen und *C. tetrandrum* aus der gleichen Verwandtschaft mit ähnlichem C/KL kommt nur in Dünentälern unserer Nordseeinseln vor. *C. tomentosum* und *candidissimum*, Hornkräuter aus Italien und Griechenland, sind zu Gartenpflan-

zen geworden, und *C. arvensis* lebt auf entkalkten Böden der Moränenschuttköpfe. *Honkenya* mit $n = 24$ fand ich am Schleibach an der Ostseeküste und die Rasse mit $n = 32$ im salzhaltigen Sand der Nordsee, wo sie unter viel schwierigeren Bedingungen lebt als am Schleibach. *Scleranthus annuus* ist zum Ackerunkraut der Geest geworden und *Sc. perennis* findet sich an Wegrändern der sandigsten Geest. Die diploiden Nelken sind so selten, dass sie z.T. staatlich geschützt worden sind, während die polyploiden Vertreter dieser Gattung sich durch Stecklinge vermehren und gewissermassen wie Unkräutern wachsen. Die diploiden Nelken vertragen Kalk und Stickstoff im Boden offensichtlich nicht, während die polyploiden mit jedem Boden vorlieb nehmen.

LITERATURVERZEICHNIS

- HAGERUP, O. 1932. *Svensk Botan. Tidskr.* Bd. 26, p. 137 ff.
 — 1932 b. *Dansk Botan. Arkiv.* Bd. 8, p. 1 ff.
 — 1933. *Hereditas.* Bd. 18, p. 122 ff.
 FAGERLIND, F. 1934. *Hereditas.* Bd. 19, p. 223 ff.
 — 1937. (Diss.) *Acta Horti Bergiani.* Bd. 11, Nr. 9.
 HERIBERT NILSSON, N. 1931. *Hereditas.* Bd. 15, p. 309 ff.
 MÜNTZING, A. 1930. *Hereditas.* Bd. 14, p. 153 ff.
 — 1933. *Ebenda.* Bd. p. 223 ff.
 — 1936. *Ebenda.* Bd. 21.
 ROHWEDER, H. 1934. *Engler's Botan. Jahrb.* Bd. 66.
 — 1936. *Beih. z. Botan. Centralbl.* Bd. 54.
 — 1937 a. *Planta.* Bd. 27, Heft 4.
 — 1937 b. *Ebenda.* Bd. 27, Heft 4.
 — 1939. *Beih. z. Bot. Centralbl.* Bd. 59.
 TISCHLER, G., 1934. *Botan. Jahrb.* Bd. 47, Heft 1.
 — 1937. *Cytologia,* S. 162 ff.
 — 1939. *Vortrag gehalten in Liverpool.*
 WULFF, H. D. 1937. *Habilit.-Schrift, Jahrb. f. Wissenschaftl. Bot.* Bd. 84, Heft 5.