

17. O. Renner: Über Sichtbarwerden der Mendelschen Spaltung im Pollen von Önotherabastarden.

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 12. Februar 1919.)

Mit der Frage, ob die spaltenden Unterschiede zweier Sippen, die sich in der Beschaffenheit der haploiden Sporen (genauer Gonosporen) unterscheiden, schon in den Sporen der F_1 -Generation sichtbar werden, hat sich in den ersten Jahren der MENDEL-Forschung (CORRENS¹) abgegeben. Farbrassen von *Epilobium angustifolium*, *Papaver rhoeas*²), die außer verschieden gefärbter Blumenkrone auch verschieden gefärbten Pollen besitzen, liefern nach seinen Erfahrungen immer eine F_1 mit einheitlich gefärbten Mikrosporen, wobei Färbung der Sporenhaut (auch der Intine bei *Epilobium*) oder des Zellinhalts (bei *Papaver*) über Farblosigkeit dominiert. Bei der Pigmentierung der haploiden Sporen kann man nun allerdings leicht verstehen, daß sie noch ganz vom diploiden Soma geprägt wird, in dessen Inneren, allen stofflichen Beeinflussungen zugänglich, die Sporen sich entwickeln. Aber nach BATESON und PUNNET gilt dasselbe Verhalten, Dominanz eines der Haplonten zukommenden Charakters in den Sporen der ersten Bastardgeneration, auch für die Gestalt der Pollenkörner: der Bastard zwischen zwei Rassen von *Lathyrus odoratus*, die sich unter anderem in der Körperform der Mikrosporen unterscheiden — längliche Körner bei der einen, kuglige bei der andern Varietät —, soll lauter länglichen Pollen erzeugen, länglich soll dominieren über kuglig. Das Beispiel ist wegen der hier zum ersten Mal beobachteten Erscheinung der Faktorenkoppelung in alle Lehrbücher übergegangen, ohne daß, so viel ich sehen kann, auf das Überraschende des Befundes aufmerksam gemacht wird. Viel verständlicher wäre doch, wenn die Pollenkörner, die die Anlage für runde Pollenform übertragen, selber schon rund wären. Bei der

1) CORRENS, Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsen-Typus. Botan. Zeit. 1902, 60, II. Abt., Sp. 79. — Hier auch die frühere Literatur.

2) Weiter *Geranium pratense*, nach brieflicher Mitteilung von Herrn CORRENS, der mich in meinem literaturfernen Exil mit freundlichem Rat unterstützt hat.

Art, wie die Sporentetraden sich ausbilden, ist ja zu erwarten, daß der einzelnen Spore der Umriß nicht durch irgendwelche vom Sporophyten vorgezeichnete Lagebeziehungen mechanisch aufgeprägt wird, die Anlage für rund könnte also unmittelbar in der einzelnen Spore, der das rezessive Allelomorph zugeteilt wird, Form gewinnen. Wenn das nicht geschieht, so ist das wohl nur unter der Annahme zu verstehen, daß das Kugligwerden der Pollenkörner, bei Vorhandensein des Gens für runde Form, ein Substrat voraussetzt, wie es nur in den Antheren des rezessiv-homozygotischen Sporophyten gegeben ist. Die Abhängigkeit der Gestaltung der verschiedensten Thallophyten von der Zusammensetzung des Nährsubstrats schließt diese Möglichkeit ja nicht aus. Jedenfalls können wir von Dominanz im gewöhnlichen Sinn bei haploiden Biotypen nicht sprechen. In der Spore selber ist ja kein genotypisches Element vorhanden, das dem Gen für runde Form entgegenarbeiten könnte, die Realisierung der runden Form wird nur durch das fremde Mittel unterdrückt. In den Fällen von Sporenfärbung, die wir oben erwähnt haben, ist echte Vererbung des dominierenden Charakters auf den genotypisch rezessiv geprägten Haplonten erst recht nicht vorhanden, es liegt vielleicht nur eine Übertragung fertig gebildeter Farbstoffe oder doch sehr weit vorbereiteter Vorstufen der Pigmente auf die Keimzellen, die selber nicht mit der Fähigkeit die betreffenden Stoffe zu erzeugen ausgestattet sind, vor.

Es könnte scheinen, als ob die Erörterung dieser Verhältnisse nur durch eine übertriebene Wertung des Generations- bzw. Phasenwechsels herausgefordert wäre. Die Mikrosporen der Blütenpflanzen können ja als Zellen des Sporophyten aufgefaßt werden, die ganz unter der somatischen, phänotypischen Induktion von seiten des auch bei Heterozygotie phänotypisch einheitlich geprägten Diplonten stehen und nicht selbständig genug werden, um sich bei genotypischer Verschiedenheit auch phänotypisch zu differenzieren. Aber es gibt tatsächlich Fälle, in denen die Pollenkörner einer Heterozygote so viel Unabhängigkeit vom Sporophyten an den Tag legen¹⁾. Verwunderlich ist das keineswegs, im Gegenteil. Denn nach der Isolierung der Sporenmutterzellen führt die Einzelspore doch ein Dasein, dessen Ungebundenheit sich in allerhand morphologischen Freiheiten kund tut. Es genügt, an die

1) Die Angabe FOCKES, daß der Bastard zwischen *Melandryum album* und *M. rubrum* zwei deutlich verschiedene, mit den beiden elterlichen Typen übereinstimmende Pollenformen bildet, ist von CORRENS nicht bestätigt worden.

Lappenbildungen des Önotherenpollens zu erinnern, mit dem wir es nun zu tun haben.

Die Pollenkörner der gewöhnlichen, diploiden *Oenothera*-Rassen sind dreilappig, die der tetraploiden *gigas*-Mutante der *O. Lamarckiana* haben vier Lappen. Bei den triploiden *semigigas*-Formen, die durch Kreuzung diploider Sippen mit Riesentypen zu gewinnen sind, ist die Aufspaltung des Pollens in elterliche und intermediäre Sporenformen unmittelbar zu beobachten. Die Modalitäten der Chromosomenverteilung sind noch nicht ganz klar, doch unterscheiden sich die fertigen Pollenkörner in der Gestalt: sie sind teils drei-, teils vierlappig mit symmetrischer Ausbildung der

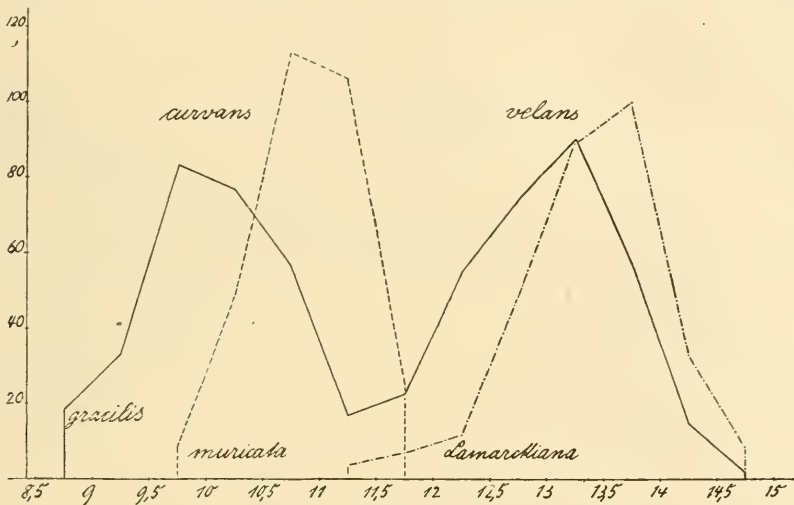


Abb. 1.

Lappen, teils haben sie drei große Haupt- und einen kleineren Nebenlappen. Die Vermutung hat einiges für sich, daß die vierlappigen Körner diploid, die dreilappigen haploid sind, und die Zwischenformen Chromosomenzahlen zwischen 14 und 7 besitzen!).

1) GATES (Tetraploid mutants and chromosome mechanisms, Biolog. Centralbl. 1913, 33, S. 128) nimmt das für *O. Lamarckiana* an, bei der gelegentlich vierlappige Körner vorkommen. — ROSENBERG (Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*, in K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 1909, Bd. 43, Nr. 11, S. 40) hat gelegentlich gefunden, daß in einer Pollentetrade des Bastardes zwei Zellen nach Größe und Form den Pollenkörnern der *D. longifolia*, zwei denen der *D. rotundifolia* gleichen, ist aber über die Deutung des Befundes zu keinem ganz sicheren Urteil gekommen. Die Chromosomenverhältnisse liegen bei seinem Bastard ganz ähnlich wie bei den *semigigas*-Sippen, weil die eine Art doppelt so viel Chromosomen hat wie die andere.

Weniger auffallende Unterschiede als zwischen gewöhnlichen und Riesenformen finden sich nun in der Pollenbeschaffenheit auch zwischen verschiedenen normalchromosomigen Arten, wie *O. Lamarckiana* und *muricata*. Die voll entwickelten keimfähigen Pollenkörner der *O. Lamarckiana* sind beträchtlich größer als die entsprechenden von *O. muricata*, dazu haben die ersten zur Zeit der Bestäubung schlank-spindelförmige, die zweiten plumpere Stärkekörner. Die Maße von je 300 Pollenkörnern sind, in Mikrometerteilstrichen ausgedrückt (1 Teilstrich = 12,2 μ) und in Klassen von $\frac{1}{2}$ Teilstrich Abstand zusammengefaßt, in der Tabelle wiedergegeben, graphisch stellt den Befund die Abbildung 1 dar; als Durchmesser eines Pollenkorns ist die Entfeinerung zwischen den Scheitelpunkten zweier Eckklappen bestimmt. In beiden Fällen hat die Variantenverteilung ein einziges, sehr ausgeprägtes Maximum.

		8,5	9,1	9,6	10,1	10,6	11,1	11,6	12,1	12,6	13,1	13,6	14,1	14,6	max. min. Zahl		
		bis	bis	bis	bis	bis	bis	bis	bis	bis	bis	bis	bis	bis			
		9	9,5	10	10,5	11	11,5	12	12,5	13	13,5	14	14,5	15			
<i>Lamarckiana</i>	a						3	2	3	9	39	32	11	1	14,8	11	100
	b							1	7	26	26	34	5	1	14,7	12	100
	c							4	2	13	24	34	17	6	14,8	11,8	100
	a + b + c						3	7	12	48	89	100	33	8	14,8	11	300
<i>muricata</i>	a			5	32	45	16	2							12	9,8	100
	b			1	7	32	50	10							12	10	100
	c			2	9	36	40	13							12	9,6	100
	a + b + c			8	48	113	106	25							12	9,6	300
(Lam. mur.) <i>gracilis</i>	a		2	16	31	14	2	5	9	17	17	28	7	2	15	9,5	150
	b	16	26	34	8	5	5	2	8	26	44	20	6		14,5	8,5	200
	c		3	22	24	20	8	14	33	22	4				13,4	9,4	150
	d	2	2	11	14	17	2	2	5	9	25	9	2		14,2	8,6	100
	a + b + c + d	18	33	83	77	56	17	23	55	74	90	57	15	2	14,5	8,5	600

Im Pollen des Bastardes *O. (Lamarckiana* × *muricata) gracilis* fallen schon bei schwacher Vergrößerung auf den ersten Blick zwei deutlich unterschiedene Größenklassen von gesunden Körnern auf. Die Messung von 600 Körnern aus vier Materialien, die auf verschiedenem Weg gewonnen sind, aber alle die Zusammensetzung *velans* = *curvans* haben, ergab die wieder in der Tabelle und in der Kurvenabbildung zusammengestellten Maße. Die Kurve der Variantenverteilung ist scharf zweigipflig. Wie die Variabilität der Pollengröße der beiden Arten etwas transgrediert, so treten beim Bastard nicht zwei vollkommen geschiedene Kurvenstücke auf, aber trotzdem ist jedes einzelne Pollenkorn mit Sicherheit der

einen oder der anderen Klasse zuzuweisen, weil die Gestalt der Stärkekörner verschieden ist: die großen Pollenkörner haben spindelige, die kleinen kurz walzenförmige bis fast kugelige Stärke (Abb. 2). Dazu ist die Sporenhaut, besonders die Intine an den Eckklappen, meistens deutlich dünner bei spindeliger Stärke als bei der plumpen Form. Wenn wir diese Charaktere als ausschlaggebend ansehen, so erweist sich die Größe der beiden Pollenklassen als genau gleich; auf 100 Körner mit spindeliger Stärke kommen 100 mit plumper Stärke.

Aus der Kreuzung $O. biennis \times (Lam. \times muric.) gracilis$ ist mir bekannt, daß die *gracilis* zweierlei aktive Pollentypen besitzt,

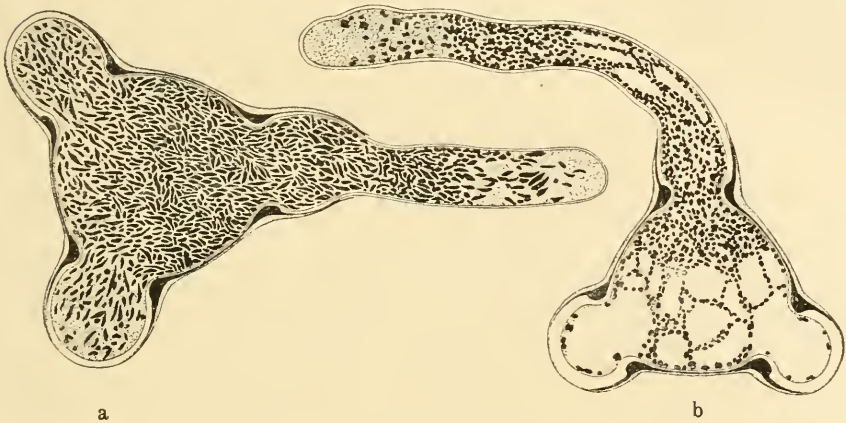


Abb. 2. Gekeimte Pollenkörner von *O. (Lamarck. \times muricata) gracilis*.
a) *velans*-, b) *curvans*-Korn.

velans (von *Lamarckiana*) und *curvans* (von *muricata*). Die *velans*-Verbindungen (*velutina* und *fallax*) treten aber viel häufiger auf als die *curvans*-Verbindung (*bienni-gracilis*), woraus ich den Schluß gezogen habe, daß der *curvans*-Pollen langsamer wächst als der *velans*-Pollen¹⁾. Bei der Kreuzung *O. Lamarckiana* \times (*Lam. \times mur.*) *gracilis* habe ich überhaupt nur *Lamarckiana* = *gaudens* (♀) · *velans* (♂) zu sehen bekommen, keine *gracilis* = *velans* · *curvans*; hier ist der *curvans*-Pollen also vielleicht überhaupt nicht ans Ziel gelangt.

Nun lassen sich in einem Griffel, der mit *gracilis*-Pollen bestäubt ist, die Pollenschläuche an der Stärkeform gut unterscheiden; daß die Keimschläuche der beiderlei Pollenformen recht verschieden aussehen, besonders nach der Behandlung mit Jod,

1) Diese Berichte 1918, Bd. 35, S. (25).

zeigt die Abbildung 2; die wiedergegebenen Pollenkörner sind auf Glas in kleinen feuchten Kammern zur Keimung gebracht. Die Zerlegung von mit *gracilis*-Pollen belegten *Lamarckiana*-Griffeln hat aber ergeben, daß die Pollenschläuche mit spindelförmiger Stärke den anderen zum größten Teil weit vorausseilen, somit nach dem Ergebnis der Züchtungsversuche den Komplex *velans* in sich führen. Wir dürfen also den Schluß ziehen: die großen Pollenkörner des Bastardes *O.* (*Lamarckiana* × *muricata*) *gracilis* sind *Lamarckiana*- oder genauer *velans*-Pollen, die kleinen sind *muricata*- oder genauer *curvans*-Pollen. Die beiden Gipfel der *gracilis*-Kurve fallen mit den Gipfeln der Kurven von *muricata* und *Lamarckiana* nicht zusammen, und auch die Minimalgröße ist bei *gracilis* kleiner als bei *muricata*, die Pollenzellen des Bastards sind also im Mittel kleiner als die entsprechenden Sporen der Elterarten. Das kann sehr wohl eine Wirkung des diploiden Bastardsoma sein, doch ist zur sicheren Entscheidung der Frage noch umfangreicheres Erfahrungsmaterial nötig.

Was MENDEL geahnt hat, ist hier mit Augen zu sehen. Der Bastard erzeugt zweierlei Keimzellen — in Wirklichkeit wahrscheinlich noch mehr Klassen, denn es sind zahlreiche früh absterbende, leere Pollenkörner vorhanden —, die den Keimzellen der Elterarten entsprechen. Und so wie die gekeimten Pollenkörner der Arten als morphologisch wohl unterscheidbare Gamontenpflänzchen erscheinen, so zerfällt die haploide Generation des Bastards, soweit sie lebensfähig ist, in zwei genau gleich große Klassen gut geschiedener Biotypen mit verschiedenem morphologischem Habitus und verschiedenem physiologischem Verhalten.

Der geschilderte Fall ist unter den mir bis jetzt bekannt gewordenen der prägnanteste, aber die Möglichkeit, auf statistischem Wege, durch Ermittlung der Häufigkeitsverteilung in den Größenklassen, morphologische Zweiförmigkeit des Pollens festzustellen, ist bei solchen Önotherenformen, deren Pollen durch Züchtungsversuche als dityp erwiesen ist, ganz gewöhnlich¹⁾. Für *Oenothera Lamarckiana* allerdings gilt das nicht, wie die oben mitgeteilten Zahlen zeigen; entweder unterscheiden sich die *velans*- von den *gaudens*-Pollenkörnern gar nicht in der Größe, oder die Mittelwerte liegen so nahe beieinander, daß eine Zweigipfligkeit der Variationskurve nur bei großen Zahlen der Kornindividuen und bei kleinen

1) CORRENS (Über Bastardierungsversuche mit *Mirabilis*-Sippen, diese Berichte 1902, Bd. 20, S. 604) berichtet, daß *M. jalapa* kleinere Pollenkörner hat als *M. longiflora* und daß im tauglichen Pollen des Bastards deutlich geschiedene Größenklassen nicht auftreten. Der Pollen ist aber auch sicher nicht dityp, sondern polytyp.

Abständen der Größenklassen deutlich zum Vorschein kommt. Dafür ist ein Unterschied in der Wachstumsgeschwindigkeit, wie ich ihn früher vermutet habe, durch das Bestäubungsexperiment sichergestellt. Wird *O. biennis* mit *Lamarckiana*-Pollen reichlich bestäubt, so überwiegt in der bekanntlich zweiförmigen F_1 die *velutina* weit über die *laeta*, dagegen sind bei spärlicher Bestäubung die beiden Zwillinge ziemlich genau gleich häufig. Das ist nur so zu verstehen, daß die *gaudens*-Pollenschläuche im Mittel hinter den *velans*-Schläuchen zurückbleiben und, falls die Zahl der Pollenschläuche größer ist als die der verfügbaren Samenanlagen, infolge der Konkurrenz seltener zur Ausführung der Befruchtung kommen als ihrer relativen Zahl auf der Narbe entspricht¹⁾.

Auch die Forderung des Gegenstücks des *gracilis*-Typus, nämlich die, daß Formen mit erfahrungsgemäß monotypem Pollen eine eingipflige Variabilitätskurve der Pollengröße liefern, ist erfüllt. Diese eingipflige Kurve tritt aber nur dann auf, wenn bloß die keimfähigen Sporen gemessen werden. Neben den guten Pollenkörnern finden sich nämlich bei heterogamen Formen, wie *O. biennis*, *muricata*; *O. (biennis* × *Lamarckiana)* *laeta* und *velutina*, in genau gleicher Zahl auch keimungsunfähige, noch recht weit entwickelte, oft anders geformte Stärke führende, meist kleinere Körner, von denen wir mit viel Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, daß sie den jeweils inaktiven, im Züchtungsexperiment sich nicht offenbarenden Komplex darstellen. Auch hier ist also die Aufspaltung in zwei Klassen augenfällig. Es handelt sich hierbei nicht um die ganz leeren noch viel kleineren Körner, über die z. B. GEERTS sehr umfangreiche Untersuchungen angestellt hat und die außer bei den heterogamen Arten *biennis* und *muricata* auch bei der isogamen *Lamarckiana* vorkommen. Was diese ganz schlechten Sporen bedeuten, ist noch nicht klar, vielleicht enthalten sie Anlagenkomplexe, die aus Elementen der beiden reinen Komplexe gemischt sind. Jedenfalls ist zwischen der Pollenbeschaffenheit der heterogamen und der der isogamen Komplexheterozygoten die nach der Theorie geforderte Beziehung hergestellt. Reichliches Beobachtungsmaterial soll zu gelegener Zeit mitgeteilt werden.

Ulm, im Januar 1919.

1) Vergleiche dazu CORRENS, Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Berlin 1917, Bd. 51, S. 685—717.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1919

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Renner Otto

Artikel/Article: [Über Sichtbarwerden der Mendelschen Spaltung im Pollen von Önotherabastarden. 129-135](#)