

33. Otto Renner und Walter Kupper: Artkreuzungen in der Gattung *Epilobium*.

(Eingegangen am 15. März 1921. Vorgetragen in der Märzszitzung.)

Gleichzeitig mit E. LEHMANN (im Sommer 1917) haben auch wir begonnen, Kreuzungen in der Gattung *Epilobium* auszuführen¹⁾. Da LEHMANN über die bisher gewonnenen Ergebnisse zweimal berichtet hat²⁾ und wir in der Deutung der Befunde nicht durchweg mit ihm übereinstimmen, sollen unsere Erfahrungen, soweit sie sich mit seinen Veröffentlichungen berühren, kurz mitgeteilt werden.

Unsere Versuche sind, wie augenscheinlich auch die LEHMANNschen, von dem Gedanken ausgegangen, daß die *Epilobien* ähnliche Vererbungseigentümlichkeiten zeigen könnten wie die verwandten *Önotheren*. Vor allem mußte geprüft werden, ob die Weidenröschen konstante Bastarde liefern, aus denen keine Homozygoten herauspalten. Bis jetzt ist davon nichts zum Vorschein gekommen. Dagegen neigt LEHMANN zu der Annahme, schon die aus dem Freien gehalten, zu den Kreuzungen verwendeten Sippen seien heterogame Heterozygoten wie *Oenothera muricata*, übermittelten im Pollenkern anderes Erbgut als im Eikern. Auch das trifft nach unserer Meinung nicht zu³⁾.

Den experimentellen Befund, auf den LEHMANN seine Vermutung gründet, können wir bestätigen. Reziproke Kreuzungen zwischen zwei *Epilobium*-Arten geben, wie auch frühere Untersucher schon berichtet haben (Literatur bei LEHMANN), mitunter, doch

1) Während wir im Heeresdienst von München abwesend waren, hat Herr Dr. HIRMER eine größere Zahl von Kreuzungen im Nymphenburger Garten für uns ausgeführt. Wir sagen ihm dafür unseren besten Dank.

2) Zuletzt in diesen Berichten, 1919, S. 347. Vorher in Zeitschr. f. Bot. 1918, 10, 457.

3) LEHMANN hat für seine *Epilobium*-Mischlinge eine Nomenklatur gewählt, die sich an die von DE VRIES für die *Önotheren* geschaffene und von mir übernommene ziemlich eng anschließt. Dieses Nomenklatorsystem, das von Mängeln sicher nicht frei ist, hat er kürzlich in diesen Berichten (1920 S. 166) kritisiert. Im Mittelpunkt steht der Vorwurf, daß ich die Verbindung *velans-rubens* als *fallax* und nicht als *velutina* bezeichne. Der Kritiker hat übersehen, daß ich ausgesprochen habe, man könne der Verbindung *albicans-velans* = *albivelutina* — auch diesen Namen vermißt L. — die *fallax* als *rubi-velutina* gegenüberstellen (Zeitschr. f. Bot. 1919, 11, S. 364). — RENNER.

keineswegs immer, deutlich verschiedene Mischlinge. Daraus zu schließen, daß die diploiden Zellkerne der betreffenden Arten aus zwei verschiedenen haploiden Chromatinsystemen zusammengesetzt seien wie die der komplexheterozygotischen Önotheren, und daß jeweils der eine Komplex in den Eizellen, der andere im Pollen aktiv sei, halten wir für verfehlt. Eine solche DE VRIESsche Heterogamie ist nur möglich bei Inaktivierung je eines der beiden Komplexe in jedem Geschlecht, und die Inaktivierung muß sich wenigstens im Pollen morphologisch ausprägen, d. h. mindestens die Hälfte der Pollenkörner muß funktionsuntüchtig sein¹⁾. Bei keiner der geprüften spontanen Arten (*Epilobium hirsutum*, *parviflorum*, *montanum*, *roseum*, *palustre*) ist etwas davon zu bemerken, während künstlich hergestellte wie spontan angetroffene Mischlinge ihre Bastardnatur in der teilweisen oder völligen Sterilisierung des Pollens aufs deutlichste zur Schau tragen.

Nach unserer Meinung kann die Verschiedenheit der reziproken Mischlinge hier wie in den zahlreichen ähnlichen Fällen nur auf Plasmawirkung zurückgeführt werden, wobei offen bleibt, ob es sich um Wirkung des Cytoplasma oder der Plastiden oder beider Elemente handelt. In den Kreuzungen *Epilobium parviflorum* $\times$ *roseum* und *E. roseum* $\times$ *parviflorum* sind die Kernkombinationen identisch, weil beide Elternsippen homozygotisch sind, aber trotzdem sind die beiden Verbindungen nicht genotypisch gleich; sie unterscheiden sich ja äußerlich voneinander, trotzdem sie unter denselben Kulturbedingungen nebeneinander wachsen. Zur Verkörperung des Genotypus eines diploiden Wesens gehören eben nicht bloß zwei haploide Kerne, sondern auch noch ein Plasma²⁾. Wären die reziproken Verbindungen genau gleich, so könnten wir annehmen, die Plasmen der beiden Arten seien identisch; wir hätten noch lange nicht das Recht zu dem Urteil, das Plasma bedeute für die Vererbung nichts. Die Verschiedenheit der reziproken Bastarde beweist, daß die Plasmen von *E. parviflorum* und *E. roseum* sich in ihrer Konstitution voneinander unterscheiden. Selbst wenn das Plasma für das Chromatin nichts als nährendes Substrat sein sollte, dürften wir die Unterschiede zwischen solchen Mischlingen nicht rein phänotypisch nennen, weil ein Kern ohne Plasma eben nicht existiert. Voraus-

1) Vgl. RENNER, Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Önotheren. Zeitschr. f. Botanik 1919, 11, 305.

2) CORRENS hat schon 1901 [diese Berichte, Bd. 19, S. (88)] die Ansicht vertreten, „daß der Entfaltungsmechanismus beim Kinde im wesentlichen der der Mutter sein wird“.

setzung für diese Auffassung ist natürlich, daß das Plasma nicht vom Kern aus im Lauf des Zusammenlebens modifiziert wird¹⁾. Aber nach Beobachtungen an Önotheren findet eine merkbare Veränderung der Konstitution des Plasma durch den sippenfremden Kern nicht statt: die Unterschiede zwischen reziproken Bastarden werden im Lauf mehrerer Generationen nicht verwischt.

Die Bastarde zwischen dem geradstengeligen *E. parviflorum* und den durch nickende Gipfel ausgezeichneten Arten (*E. montanum*, *roseum*, *palustre*) nicken stärker, wenn *E. parviflorum* Vater als wenn es Mutter ist. Leicht angedeutet ist das Nicken meist auch bei den Eizellenbastarden des *E. parviflorum* mit den genannten Arten, wie z. B. selbst in LEHMANNs Abbildung von *E. (parviflorum × montanum) triste* (1919, S. 351) deutlich zu sehen ist. Mindestens ebenso deutlich nicken in unseren Kulturen die Gipfel der von LEHMANN als *rigidum* bezeichneten Verbindung *E. parviflorum × roseum*. Aber selbst angenommen, das Überhängen der Stengelgipfel fehle hier vollständig, so bewiese das keineswegs, daß der Pollen von *E. montanum* das genotypische Element, das gewöhnlich Nicken hervorruft, nicht überträgt, im Gegensatz zu den Eizellen, die dieses Nicken vererben. Vielmehr kommt der Charakter der gekrümmten Stengelspitzen dann nicht oder schwach zur Ausprägung, wenn die Kernkombination *parviflorum · montanum* im Plasma von *E. parviflorum* zu leben gezwungen ist, während dieselbe Kernkombination mit *montanum*-Plasma einen kräftig nickenden Biotypus hervorbringt. Die Erscheinung ist einfach als Dominanzwechsel bzw. als Valenzverschiebung zu verstehen: ob aufrechter oder nickender Stengel dominiert bzw. prävaliert, hängt vom Plasma ab, und zwar begünstigt das Plasma jeder Art die Ausprägung des der betreffenden Art eigenen Charakters. Man möchte solche Metroklinie in all den Merkmalen erwarten, in denen nicht bei beiden reziproken Mischlingen das gleiche Valenzverhältnis auftritt. Für die von JONES²⁾ beschriebenen sehr stark metroklinen Bastarde zwischen *Digitalis purpurea* und *D. ambigua* scheint das wirklich zu gelten, aber nach LEHMANN sind seine reziproken *Epilobium*-Mischlinge in verschiedenen Merkmalen patroklin.

Unsere Erfahrungen an den reziproken Bastarden zwischen *E. parviflorum* und *roseum* stimmen mit denen LEHMANNs nicht ganz überein. Ungefähr gleich sind bei beiden Mischlingen fol-

1) Auch diese Frage wird von CORRENS aufgeworfen l. c. p. (91).

2) W. N. JONES, Species hybrids of *Digitalis*. Journ. of Genetics 1912, 2, 71—88.

gende Merkmale ausgebildet: a) von *E. roseum*: Kanten am Stengel, deutliche Blatt- und Brakteenstiele, spitze Gestalt der Blütenknospen, große Zahl einfacher Haare am Fruchtknoten, Aufwärtskrümmung aller einfachen Haare, deutliche Knötchen auf der Kutikula der Haare; b) von *E. parviflorum*: große Zahl und beträchtliche Länge der einfachen Haare an Stengel und Blatt, beträchtliche Länge der Drüsenhaare in der Blütenregion. Alle Haarcharaktere sind dabei $\pm$ intermediär zwischen den Elterarten. Deutlich unterschieden sind die beiden Bastarde in der Laubfarbe, im Grad des Überhängens der Stengelgipfel, in der Kronblattgröße. Nach der Mutter schlagen jeweils die Laubfarbe (*E. parviflorum* hat dunkleres Laub als *roseum*, ebenso $p \times r$ dunkleres als $r \times p$) und der Grad des Nickens. In der Größe der Petala steht $r \times p$ zwischen den Eltern, $p \times r$ dagegen hat Kronblätter, die noch kleiner sind als die von *roseum*. Abgesehen von der Blumenblattgröße, über die noch zu reden sein wird, finden wir also in den Merkmalen, in denen die reziproken Mischlinge sich unterscheiden, Hinneigen zum Typus der Mutter.

In der Entscheidung: Metroklinie oder Patroklinie scheint uns das Hauptproblem der reziproken Bastarde zu liegen. LEHMANN hat, fasziniert durch die heterogamen Önotheren, bei denen es eigentlich reziproke Mischlinge im selben Sinn wie bei Homozygoten im idealen Fall gar nicht gibt, die Tragweite seiner Befunde nicht erkannt. Es wird deshalb genau zu prüfen sein, ob wirklich patroklin-differente Charaktere vorkommen, die nach seiner Darstellung bei den Epilobien häufiger wären als metroklin-differente.

Daß die Gestalt der Stengelspitzen bzw. ihre geotropische Stimmung — denn hier wie bei den Önotheren handelt es sich wohl um geonyktinastische bzw. „nyktigeotropische“ Bewegungen — überhaupt nur durch das Plasma und nicht durch die Kerne vererbt wird, ist unwahrscheinlich schon deswegen, weil auch die Eizellenbastarde von *E. parviflorum* mit *E. roseum* usw. das Nicken nicht ganz vermissen lassen. Durch andere Erfahrungen wird die Annahme strikt widerlegt: Das geradstengelige *E. hirsutum* gibt mit Pollen von *E. montanum*, *roseum*, *palustre* deutlich nickende Bastarde. Und wenn die Bastarde von *E. parviflorum* ♀ außer den wenig überhängenden Gipfeln verkümmerte Petala und ganz sterilen Pollen besitzen, so weist das wieder darauf hin, daß das *parviflorum*-Plasma kein günstiges Substrat für die Kerne der anderen Arten ist, keineswegs darauf, daß die Eizellen des *E. parviflorum* als solche eine Anlage zu mißbildeten Kronblättern oder zu sterilem

Pollen vererben. Daß die Merkmale der gehemmten Petala und des tauben Pollens „an *E. parviflorum* selbst nicht zu erkennen sind“ (LEHMANN, S. 353), hat somit nichts Auffälliges. Umgekehrt dagegen gewöhnt sich der *parviflorum*-Kern in *montanum*- und *roseum*-Plasma augenscheinlich besser ein, denn bei den reziproken Bastarden unterbleibt die Störung der Kronblattausbildung und fällt der Pollen besser aus.

Es ist vielleicht nicht überflüssig hervorzuheben, daß bei den Önotheren die Verschiedenheit reziproker, in Beziehung auf die Kernkombinationen identischer Mischlinge neben der DE VRIESschen Heterogamie herläuft. Die Verschiedenheit kann dabei so weit gehen, daß die eine Verbindung überhaupt nicht lebensfähig ist. So ist *Oenothera* (*muricata* × *Lamarckiana*) *gracili-laeta*, = *curvans-gaudens* mit *muricata*-Plasma, ein seltener „metakliner“ Bastard, lebensfähig und fruchtbar, während der auf reziprokem Weg gewonnene Mischling *O.* (*Lamarckiana* × *muricata*) *gracili-laeta*, = *gaudens-curvans* mit *Lamarckiana*-Plasma, in Form winziger blasser Sämlinge stirbt.

Die weitgehende Pollensterilität unserer *Epilobium*-Mischlinge hat uns bisher verhindert eine größere F₂-Generation aufzuziehen. Aber für die Analyse eines Bastardes ist ja die Rückkreuzung mit reinen Sippen, und zwar die Bestäubung des Bastardes mit dem Pollen der homozygotischen Sippen, ein unvergleichlich besseres Werkzeug als die Selbstbestäubung. Denn einmal ist die Aufspaltung der Nachkommenschaft viel übersichtlicher, wenn das Keimzellenmaterial im einen Geschlecht einförmig war, und zweitens können, wenn der Bastard als Mutter und die Homozygote als Vater dient, die Zahlenverhältnisse nicht durch verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit genotypisch verschiedener Pollenschläuche gefälscht werden. Über solche haploiden Kombinationen, die als Embryosäcke nicht lebensfähig sind — und solche wird es häufig geben —, können wir freilich nie unmittelbar durch die Kultur etwas erfahren. — Die Rückkreuzung *E.* (*hirsutum* × *palustre*) × *hirsutum* ergab eine vorläufig unübersehbare Mannigfaltigkeit der Formen, von sehr *hirsutum*-ähnlichen Individuen einerseits und F₁-ähnlichen andererseits bis zu den sonderbarsten, teils kräftigen, teils sehr schwächlichen „extravaganten“ Typen, wie HERIBERT-NILSSON das von Weiden ausführlich beschrieben hat. Entsprechend war das Ergebnis der Rückkreuzung *E.* (*hirsutum* × *palustre*) × *palustre*; das Auftreten sehr *palustre*-ähnlicher Individuen weist wie das der F₁-ähnlichen in der Rückkreuzung mit *E. hirsutum* darauf hin, daß der *palustre*-Komplex, der aus dem Pollen der Spezies

stammt, sehr wohl auch in den Eizellen vorkommen kann, also nicht heterogam ist. Von der Nachkommenschaft der Kreuzung *E. (hirsutum* $\times$ *palustre*) $\times$ *montanum* ist hervorzuheben, daß einzelne Individuen dieselben Krüppel mit verkraüselten Blättern waren, wie sie die F_1 von *E. hirsutum* $\times$ *montanum* darstellten.

Die bis jetzt gewonnenen Erfahrungen lassen also erkennen, daß bei Artkreuzungen in der Gattung *Epilobium* typische, weitgehende Mendelspaltung auftritt, und daß von den Vererbungsanomalien der komplexheterozygotischen Önotheren keine vorkommt.

München-Nymphenburg, im Juli 1920.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [39](#)

Autor(en)/Author(s): Renner Otto, Kupper Walter

Artikel/Article: [Artkreuzungen in der Gattung Epilobium. 201-206](#)