

Einleitung

Objektyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern**

Band (Jahr): **11 (1954)**

PDF erstellt am: **06.07.2024**

Nutzungsbedingungen

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

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

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

Haftungsausschluss

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

PETER ROHNER

Zytologische Untersuchungen an einigen schweizerischen Hemi-Oreophyten

I. Einleitung

A. Die Bedeutung der Polyploidie für die Evolution

Die hohe Bedeutung der Polyploidie für die Evolution der Pflanzen wird heute allgemein anerkannt.

Es sprechen dafür schon die allgemeine Verbreitung und relative Häufigkeit polyploider Pflanzen.

Dann besteht aber auch ein offensichtlicher Zusammenhang zwischen der Chromosomenzahl und der Gruppierung der Pflanzen im natürlichen System. Die Chromosomenzahl ist als wichtiges Kriterium für die systematische Stellung einer Pflanze neben das morphologische und serologische getreten.

Ferner hat sich gezeigt, daß stark polymorphe Familien, die sich heute offenbar in einer dynamischen Entwicklungsphase befinden, auch größere Unterschiede in der Chromosomenzahl aufweisen als stabilere Familien. Dies bezieht sich sowohl auf größere Häufigkeit polyploider Formen (TISCHLER 1950, S. 217) als auch auf das Vorkommen verschiedener Basiszahlen (Aneuploidie, Dysploidie) (TISCHLER am VII. Botanikerkongreß in Stockholm, vervielfältigte Zusammenfassung).

Es ist außerdem darauf hinzuweisen, daß auffallend viele Kulturpflanzen polyploid sind. Es scheint, daß bei der Wahl polyploider Pflanzen zur Züchtung von Nutzpflanzen der Mechanismus, den DARWIN (1859) als unbewußte Zuchtwahl bezeichnet hat, wirksam gewesen ist. Wir haben in den Nutzpflanzen das Produkt einer sozusagen künstlich gesteuerten Evolution vor uns und damit einen ganz besonderen Ausschnitt des ganzen Entwicklungsgeschehens.

Zusammenfassungen über die Bedeutung der Polyploidie für die Evolution sind auf Grund des jeweils zur Zeit ihrer Abfassung vorliegenden Materials schon verschiedentlich veröffentlicht worden (MÜNTZING 1936, A. und D. LÖVE 1949). Bei DOBZHANSKY (1939, S. 135 ff.) sind die theoretischen Grundlagen des gesamten Problems dargestellt.

Eine ausführliche Darstellung über die Beteiligung der Polyploidie bei den Kulturpflanzen finden wir bei SCHIEMANN (1932, 1943).

B. Die Wirkungsweise der Polyploidie

Wenn sich die Polyploidisierung bei der Artbildung auswirken soll, müssen den polyploiden Formen, zum mindesten in einzelnen Fällen, Eigenschaften zugebilligt werden, die ihnen Selektionsvorteile verschaffen. Es ist deshalb naheliegend, zu untersuchen, ob sich bei polyploiden Formen physiologische Besonderheiten nachweisen lassen, die eine solche Vermutung zulassen.

Es muß allerdings scharf unterschieden werden, ob man dabei natürliche oder künstlich erzeugte Polyploide untersucht. Im ersten Falle muß berücksichtigt werden, daß zwischen dem Moment der Polyploidisierung und der Untersuchung eine längere, ja in der Regel eine sehr lange Zeit verfließen kann, während welcher die Pflanze sich durch Mutationen verändert hat. Man untersucht demnach in diesem Falle nicht die Wirkung der Polyploidie an sich, sondern die Eigenschaften einer durch mutative Veränderungen entstandenen Form, wobei allerdings durch die Vermehrung der Chromosomen zweifellos neue Voraussetzungen geschaffen worden sind (MELCHERS 1946). Im zweiten Fall ist es möglich, festzustellen, ob die Polyploidie an sich schon neuartige Eigenschaften zur Folge hat. Diese künstlich geschaffenen Arten sind autopolyploid, außer in den seltenen Fällen, in denen sie durch Art- oder Gattungskreuzungen erhalten worden sind. Soweit aber bis heute Versuche über die physiologischen Eigenschaften künstlich erzeugter autopolyploider Rassen vorliegen, ist meines Wissens noch nie ein überzeugender Nachweis erbracht worden, daß sich diese Rassen durch solche physiologische Besonderheiten auszeichnen, welche einen Selektionsvorteil bieten. Das Gegenteil ist aber schon mehrmals festgestellt worden. So wies PIRSCHLE zum Beispiel nach, daß sich künstliche polyploide Rassen gegen unphysiologische UV-Strahlung empfindlicher zeigen als ihre diploiden Ausgangsrassen (PIRSCHLE 1941). Auch die Kälteresistenz von Autopolyploiden ist herabgesetzt (BOWDEN 1940).

Am schwierigsten dürfte es halten, bei allopolyploiden Formen durch das Experiment nachzuweisen, wie sich zum Beispiel bei einer Artkreuzung und daraus entstandener Allopolyploidie die Neukombination der beteiligten Gene physiologisch auswirkt. Es gibt aber sicher Fälle, bei denen Allopolyploide gegenüber ihren Ausgangsarten oekologisch anspruchsloser sind. Dies ist zum Beispiel bei *Galeopsis Tetrahit* der Fall (MÜNTZING 1930, 1932).

Die große Anspruchslosigkeit von Bastarden ist eine schon alte Erfahrung. Es wird sich in Zukunft erweisen müssen, wieviele von ihnen als Allopolyploide anzusehen sind.

Da aber ganz allgemein, auch bei gut untersuchten, sozusagen paradigmatischen Arten die Genetik der Phanerogamen fast ausschließlich auf morphologischen Merkmalen fußt, weiß man noch sehr wenig über spezielle physiologische Eigenschaften einzelner Mutanten, im Gegensatz zur Systematik der niederen Kryptogamen. So ist auch noch keine auf breiterer Grundlage ruhende Technik geschaffen worden, um solche bei höheren Pflanzen zu identifizieren. Die Prüfung der physiologischen Besonderheiten natürlicher intraspezifischer polyploider Rassen wird einmal erweisen müssen, worin zum Teil die Vorteile der Polyploidisierung liegen. Heute können nur allgemeine Schlüsse gezogen werden, die zeigen, daß Unterschiede zwischen diploiden und polyploiden Formen da sein müssen. Sie stützen sich auf Unterschiede in ihren oekologischen Ansprüchen. Deshalb hat heute die Verbindung der Pflanzengeographie, besonders der oekologischen Pflanzengeographie, mit der Polyploidieforschung ihre Berechtigung.

Wir erhalten damit brauchbare Kriterien zur Beurteilung der physiologischen Leistungen polyploider Pflanzen. Allerdings sind die pflanzengeographischen und oekologischen Methoden nur indirekte Methoden für die Beurteilung der physiologischen Eigenschaften, so daß der Brauchbarkeit dieser Kriterien Grenzen gesetzt sind, deren man sich stets bewußt bleiben muß.

C. Das pflanzengeographische Kriterium

Die Verbreitung polyploider Formen im Vergleich mit ihren diploiden Verwandten kann Anhaltspunkte über das physiologische Verhalten polyploider Pflanzen geben.

Voraussetzung für solche Vergleiche ist aber eine möglichst weitgehende zytologische Durchforschung eines bestimmten Florengebietes.

Es ist bereits ein großes Material zytologisch bekannter Arten vorhanden, das in verschiedenen tabellarischen Zusammenstellungen veröffentlicht worden ist (DARLINGTON und JANAKI 1945; TISCHLER 1921/1922, 1927, 1931, 1936, 1937, 1938, 1950; A. und D. LÖVE 1948).

Von vielen Autoren wurden einheitliche systematische Gruppen, zum Beispiel einzelne Gattungen oder Familien, zytologisch untersucht. Das Ziel dieser Arbeiten ist eine Abklärung der systematischen Zusammenhänge innerhalb einer Gattung oder Familie auf Grund der Chromosomenzahlen.

Leider ist die Herkunft der untersuchten Pflanzen in vielen Arbeiten nicht bekannt, da diese botanischen Gärten entnommen worden sind. Dieser Umstand macht die Resultate für Fragen, die im Zusammenhang mit der geographischen Verbreitung oder mit oekologischen Bedingungen stehen, unbrauchbar und für solche systematischer Natur zum mindesten fragwürdig. Auf diesen Umstand macht ARWIDSSON (1938) aufmerksam. Es wäre zu wünschen, daß bei zukünftigen zytologischen Arbeiten nur wild wachsendes, systematisch gut bekanntes Primärmaterial verwendet würde, von dem der Fundort genau bekannt ist. Ganz abwegig ist es, wenn nach einer Lokalfloren Pflanzenlisten herausgeschrieben und darin die Chromosomenzahlen nach der Literatur eingetragen werden. Nur Originaluntersuchungen an Pflanzen in den betreffenden Gebieten vermögen die tatsächlichen Verhältnisse zu erfassen. In diesem Punkt wurde in manchen statistischen Arbeiten gefehlt.

Es bleibt noch darauf hinzuweisen, daß die Durchforschung einzelner Florengebiete im eben geschilderten Sinne noch sehr ungleich weit gediehen ist, wenn man die ganze Erde ins Auge faßt. TISCHLER (VII. Botanikerkongreß in Stockholm 1950, vervielfältigte Zusammenfassung) schätzt die Zahl der chromosomal untersuchten Arten auf etwa 10 Prozent. Genauere Kenntnisse besitzen wir erst über bestimmte Florengebiete der gemäßigten und kalten Zone, vornehmlich in Europa. A. und D. LÖVE (1949) machen darauf aufmerksam, daß fast ausschließlich nur solche Gebiete genau erforscht sind, die mehr oder weniger direkt die Auswirkungen der letzten Eiszeiten erfahren haben. Untersuchungen in Gebieten, die außerhalb dieser Zonen liegen, könnten manche Resultate der heutigen Forschung in ein neues Licht rücken.

Die Statistik, als die am häufigsten angewandte pflanzengeographische Methode, soll eine Antwort auf die Frage er-

lauben, ob die polyploiden Pflanzen bestimmten Bedingungen gegenüber positiven Selektionswert haben.

Es handelt sich dabei um die Feststellung, zu welchem Prozentsatz die Phanerogamen eines bestimmten Florengebietes polyploid bzw. diploid sind. Insofern der Statistik Originaluntersuchungen an den Vertretern des betreffenden Gebietes zugrunde liegen, kann man sich der Beweiskraft dieser Methode nicht entziehen. Immerhin dürfen aus den erhaltenen Zahlen nicht Schlüsse gezogen werden, die über das hinausgehen, was die Methode zu leisten imstande ist.

In verschiedener Hinsicht steht die Arbeit auf diesem Gebiete noch ganz am Anfang, besonders wegen der relativen Enge des heute schon durchforschten Areals. A. und D. LÖVE (1949) erwähnen als Gebiete, die so weit durchforscht sind, daß die Zahlen als beweiskräftig angesehen werden dürfen: Timbuktu, Cycladen, Sizilien, Zentral-Ungarn, Schleswig-Holstein, Dänemark, Großbritannien, Faeröer Inseln, Island, Insel Kolgudjew, Finnland, Norwegen, Südgrönland und Spitzbergen. Die Prozentzahlen dieser Gebiete lassen erkennen, daß mit zunehmender geographischer Breite der Anteil der Polyploiden gegenüber demjenigen der Diploiden ansteigt, und zwar sowohl für die Monokotylen als auch für die Dikotylen. Dasselbe scheint auch der Fall zu sein, wenn man den Prozentsatz polyploider Arten in entsprechenden Pflanzenassoziationen südlicher und nördlicher Gebiete vergleicht (A. und D. LÖVE 1949).

Eine umstrittene Frage ist die, ob das gleiche für Gebirgsgegenden der Fall sei oder nicht, das heißt, ob die Gebirge einen höheren Prozentsatz polyploider Phanerogamen aufweisen als die Ebenen des gleichen Klimagebietes. Wenn dies der Fall wäre, würde die Verallgemeinerung weitgehend erlaubt sein, wie sie HAGERUP (1931) zum erstenmal aufgestellt hat, Standorte mit extremen Bedingungen seien in höherem Maße von Polyploiden besiedelt als solche mit ausgeglicheneren Bedingungen.

Das bis jetzt vorliegende Material über Gebirgsgegenden ist noch widersprechend. Von SOKOLOVSKAJA und STRELKOVA (1938, 1939 und 1940, nach A. und D. Löve 1949) wurde eine Zunahme der Polyploiden mit zunehmender Höhe über Meer für die Gebirge des Pamir und des Altai sowie des Kaukasus nachgewiesen. Von GUSTAFSSON (1947, 1948) wird dies für die Gebirge von Fennoscandia bestritten (nach A. und D. Löve 1949).

Für die Alpen fehlen noch die notwendigen Grundlagen. Die Schule FAVARGER, Neuenburg, hat dazu aber schon große Beiträge geleistet, so daß in absehbarer Zeit auch für die Alpen die Frage abgeklärt werden kann. Dies wird von größtem Interesse sein.

Eine Beeinträchtigung der Schlußfolgerungen aus den statistischen Untersuchungen liegt darin, daß die verschiedenen Formen der Polyploidie mehr oder weniger gleich gewertet werden. Dabei wäre es sehr wichtig, wenn da Unterscheidungen vorgenommen würden.

Vor allem ist es wichtig, Arten, die als Polyploide isoliert dastehen, von solchen Arten zu unterscheiden, bei denen diploide und polyploide Rassen (die letzteren wurden als intraspezifische polyploide Rassen bezeichnet) ein und derselben Art nebeneinander vorkommen (TISCHLER 1946). Es muß wohl angenommen werden, daß die Polyploidie bei den ersteren früher entstanden ist als bei den letzteren. Dabei ist allerdings darauf zu achten, daß Allopolyploide oft isoliert dazustehen scheinen, da sie ihrem Phänotypus nach nicht als Rassen einer ihrer Ursprungsarten angesehen werden können. Wenn möglich sollten zur Abklärung der systematischen Stellung der untersuchten Arten genaue morphologische und anatomische Untersuchungen herangezogen werden. Welchen Wert solche Untersuchungen haben, geht meines Erachtens schon aus dem Text hervor, der über *Galeopsis Tetrahit* und *G. bifida* bei HEGI, Flora von Mitteleuropa, zu finden ist. *G. Tetrahit* wurde bekanntlich von MÜNTZING (1932) synthetisch als Allopolyploide aus *G. speciosa* und *G. pubescens* hergestellt. *G. bifida* erwies sich, gleich *G. Tetrahit*, als tetraploid. Der Text bei Hegi, der lange vor dieser Synthese entstanden ist, lautet für *G. Tetrahit* folgendermaßen: «Die sehr zahlreichen und zum Teil gegen *G. pubescens*, *G. bifida* und *G. speciosa* schwer abzugrenzenden und durch wohl durchwegs hybride Übergänge verbundenen Formen werden am besten auf vier Varietäten verteilt...». Bei *G. bifida* lautet der Text: «Habituell der vorigen Art (*G. Tetrahit*) sehr ähnlich und vielleicht nur eine Unterart oder Varietät derselben».

ARWIDSSON (1938) sieht nur die Fälle von intraspezifischen polyploiden Rassen als die geeigneten an, um die Frage zu untersuchen, inwieweit Polyploidie Selektionsvorteile schafft. In der Tat wissen wir über den Zeitpunkt der Polyploidisierung isoliert dastehender polyploider Arten so wenig wie über die Umweltsbedingungen, die zur Zeit ihrer Entstehung den selektionierenden Einfluß ausgeübt haben. An diesen letzteren Formen können wir höchstens nachweisen, falls sie in hohem Prozentsatz zu finden sind, daß ihre Polyploidisierung in früheren erdgeschichtlichen Perioden unbekanntem Einflüssen gegenüber einen Selektionsvorteil bedeutet hat. Es brauchen aber keineswegs dieselben Umweltsbedingungen gewesen zu sein, die heute im Gebiet ihrer Verbreitung herrschen. Ihre

relative Häufigkeit in diesem Gebiete kann auch florensgeschichtlich erklärt werden.

Die Fälle intraspezifischer polyploider Rassen sind besonders interessant zur Abklärung heute wirksamer Umweltbedingungen. Es sind auch die Beispiele, die sich zu eingehenden physiologischen Untersuchungen anbieten; denn bei ihnen liegt die Entwicklung einer neuen Reihe auf Grund der Polyploidisierung sozusagen *in statu nascendi* vor.

Bei einigen solchen Arten wurde festgestellt, daß die diploiden Rassen ein enger begrenztes Ausbreitungsgebiet aufweisen als die polyploiden. Es muß auch bei einigen vermutet werden, daß die diploiden Reliktcharakter haben (MANTON 1934).

D. Das Kriterium der oekologischen Ansprüche

Vorerst sei festgestellt, daß eine scharfe Grenze zwischen geographischen und oekologischen Rassen nicht gezogen werden kann. Es können für eine Pflanze beide Kriterien zutreffen. Sie kann zugleich aus florensgeschichtlichen Gründen geographisch und aus physiologischen Gründen oekologisch isoliert sein. TURESSON hat für die verschiedenen physiologischen Rassen, welche sich vermutlich unter den heute noch wirksamen oekologischen Bedingungen auseinander entwickelt haben, den Begriff Oekotypus geschaffen (TURESSON 1926). Der Oekotypus Turessons ist also ein Schritt innerhalb einer heute vor unsern Augen ablaufenden phylogenetischen Entwicklung, sozusagen eine Momentaufnahme aus dem Werden einer neuen Art, entsprechend dem dynamischen Artbegriff Dobzhanskys. Seine Definition (TURESSON 1926, S. 32) ist deshalb auch nicht starr: «Die Biotypenmasse ist außerdem in eine Anzahl Biotypengruppen oder Rassen aufgeteilt, von denen jede für ein gewisses Klima oder sogar ein gewisses Lokalklima spezialisiert ist. Ich habe diese Biotypengruppen als Oekotypen bezeichnet und verstehe also darunter je eine Gruppe nahe verwandter Biotypen, die an einem gewissen Standort aus der heterogenen Artpopulation durch die sortierende und kontrollierende Wirkung der am Standorte herrschenden oekologischen Faktoren ausdifferenziert wurde.»

Die Abgrenzung, was in einem konkreten Fall zu einem Oekotypus gerechnet werden muß, ist stets nach Ermessen neu abzuwägen. Es ist natürlich nicht gesagt, daß aus allen heutigen Oekotypen neue Arten hervor-

gehen; es handelt sich bei ihnen nur um potentielle Entwicklungsstufen. Ob sich aus ihnen wirklich eine neue Art bilden wird, ist eine Frage der zukünftigen Florengeschichte. TURESSON (1926, S. 37) hat solche florengehistorische Vorgänge durch Vergleiche zwischen der nordischen und alpinen Flora sehr wahrscheinlich machen können. Es handelt sich darum, daß sich bestimmte Gebirgsoekotypen nach der durch die Eiszeiten veranlaßten Wanderung entweder nur in den Alpen (*Silene vulgaris*, *Scabiosa columbaria*) oder nur im Norden (*Melandrium rubrum*, *Rumex acetosa*, *Geum rivale*) ausgebildet haben. Er deutet diese Erscheinung so, daß gewisse Biotypen, aus denen sich später der ausgesprochene Gebirgsoekotypus entwickelt hat, auf der Wanderung aus der Artpopulation ausgeschieden worden sind. Die Florengeschichte hat also die potentiell schon vorhandene Form des Oekotypus in einem Areal verwirklicht und im andern ausgemerzt. Daß polyploide Formen zugleich Oekotypen sein können, ist durch die heute bekannten Verhältnisse bereits sichergestellt (zum Beispiel HOWARD 1948). Unter dem Eindruck der Zugkräftigkeit der neu entstandenen Polyploidieforschung wird aber heute leicht übersehen, daß doch wohl die weitaus größere Zahl von oekologischen Rassen durch ganz normale mutative Veränderungen entstanden sein und unter sich gleiche Chromosomenzahl aufweisen können, diploide oder polyploide.

TURESSON (1938) hat durch seine Forschungsarbeit ein nicht zu übersehendes Korrektiv gegeben. Ein kurzes Zitat (S. 413) soll zeigen, in welcher Weise: «The present study shows that the chromosome number is remarkably stable and constant within Linnean species. The cytological analysis of a number of types, inhabiting extreme habitats and climates, has also shown that these types do not differ in numbers of chromosomes from those types of the same species, which inhabit less extreme habitats. These findings give no support to the ideas expressed by Hagerup and Tischler, that the species reacts upon severe habitat conditions with polyploidy, and that the polyploids are better adapted to extreme environmental conditions than the diploids. On the contrary, the data presented above confirm the belief that, as a generale rule, species react upon severe habitat conditions with the differentiation of ecotypes, without any change in chromosome number.»

Die Widersprüche, die sich aus dieser Betrachtung im Vergleich mit dem unwiderleglichen statistischen Material ergeben, lassen sich nur mit der Überlegung MELCHERS (1946) lösen. Nach ihm besteht der Vorteil der polyploiden Formen darin, daß sie durch die Vermehrung der Allele

als Folge der Chromosomenvermehrung feiner abgestufte Merkmalskombinationen aufweisen, und zwar durch polymere Faktoren, als die diploiden. Damit bieten sie den selektionierenden Kräften ein reicheres Muster von Anpassungsmerkmalen. Nach dieser Überlegung bilden sowohl diploide als auch polyploide Rassen auf genau gleiche Weise Oekotypen aus, und zwar auf Grund von Genmutationen. Die polyploiden sind aber dann den diploiden überlegen, da sie eine größere Typenmannigfaltigkeit aufweisen. Damit ist zugleich eine Erklärung für die weitere Verbreitung der polyploiden Rassen gefunden.

Es ist unverkennbar, daß unter dem ersten Eindruck der Ergebnisse, die die statistischen Analysen einzelner Gebiete gezeitigt hatten, lamarckistische Züge in der Interpretation dieser Ergebnisse auftraten. Es bildete sich die Vorstellung heraus, daß eine polyploide Art vom Moment ihrer Entstehung an in bestimmten Gebieten, besonders in solchen mit extremen oekologischen Bedingungen, positiven Selektionswert hätte und daß es zugleich diese extremen Bedingungen selbst gewesen seien, die die Polyploidie hervorgebracht hätten (HAGERUP 1931).

Für polyploide Pflanzen ist eine Bevorzugung sowohl extrem trockener (HAGERUP 1931) als auch extrem nasser Standorte (HOWARD 1948) nachgewiesen worden.

Die vorliegende Arbeit schließt sich der pflanzengeographischen Richtung an und setzt sich zum Ziel, bestimmte Beziehungen zwischen der geographischen Verbreitung und den zytologischen Verhältnissen nahe verwandter Pflanzenarten an einigen konkreten Beispielen abzuklären.

II. Methodologisches, Wahl des Untersuchungsmaterials

A. Grundgedanke

Angeregt durch Herrn Professor W. Rytz, Bern, stellte ich eine Auswahl von Arten unserer näheren Umgebung zusammen, die erlauben sollte, an einigen konkreten Beispielen zu prüfen, ob Chromosomenaberrationen in florensgeschichtlich neuerer Zeit eine wesentliche Rolle gespielt haben oder nicht. Nach der Terminologie von RYTZ (1935) wurden dafür *Hemi-Oreophyten* gewählt, d. h. Gebirgsarten mit vikariierenden Arten im Tiefland. Es waren durchwegs Arten, die