

# Strukturelle Hybridität bei *Lilium umbellatum*.

Von

HANS WANNER (Zürich).

Arbeiten aus dem Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich

III. Serie Nr. 3.

(Mit 7 Abbildungen im Text.)

---

(Als Manuskript eingegangen am 23. Oktober 1941.)

---

Da viele Lilienarten verhältnismässig leicht zu kreuzen sind, wurde dieses Mittel zur Vergrösserung der Formenmannigfaltigkeit bei den beliebten Gartenpflanzen schon früh und ausgiebig benutzt. Schon FOCKE (1881) berichtet über eine Anzahl von Lilienbastarden, die von englischen Gärtnern und Liebhabern hergestellt wurden. Er teilt auch mit, dass häufig die Vermutung ausgesprochen werde, wonach viele der neuerdings, d. h. in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts, aus Ostasien in die europäischen Gärten eingeführten Lilienarten hybriden Ursprungs seien. FOCKE führt die Entstehung dieser Vermutung darauf zurück, dass viele der bei uns kultivierten Lilienarten vollständig steril sind. In vielen Fällen beruhe diese Sterilität jedoch darauf, dass diese Pflanzen eine Fremdbestäubung erfordern, um Früchte anzusetzen. Diese Vermutung hat sich teilweise als richtig erwiesen, indem nach neueren Untersuchungen einige Lilienarten Parasterilität aufweisen. Trotzdem hält FOCKE es selbst für wahrscheinlich, dass viele kultivierte Lilien hybriden Ursprungs sind, allerdings ohne diese Ansicht näher zu begründen. Verschiedene Untersuchungen haben nun gezeigt, dass das tatsächlich der Fall ist. Im Handel und in den Gärten existiert jedoch eine so grosse Anzahl von verschiedenen Arten und Bastarden, deren Ur-

sprung meistens unbekannt blieb oder vergessen wurde, dass es selbst für den Kenner schwierig ist, die verschiedenen Elterformen wieder zu erkennen oder Bastarde und reine Formen voneinander zu unterscheiden. Als Folge dieser Unklarheiten herrscht auch bei den Lilien ein ziemlich grosser nomenklatorischer Wirrwarr. Von der in Frage stehenden *L. umbellatum* fand ich allein etwa ein halbes Dutzend Synonyme. Ihre systematische Stellung innerhalb der Gattung *Lilium* findet sie nach BAILEY (1927) im Subgenus *Isotirion* (Lilien mit aufrecht stehenden Blüten). Diese in unsern Gärten häufig anzutreffende Art («Bauernlilie») gehört zu der Kategorie von Lilien, für die ein hybridogener Ursprung angenommen wird.

Das Wann, Wie und Wo ihrer Entstehung wird jedoch in der mir zugänglich gewesenen Literatur nirgends erwähnt und dürfte auch unbekannt sein. In PAREY'S grossem Gartenhandbuch (BONSTEDT 1931) finden wir nur eine sehr unbestimmte Angabe: «Zwischen den Arten *L. davuricum*, *bulbiferum*, *croceum* und *Thunbergianum* existieren in den Gärten so viele Kreuzungen, dass die Urformen nur noch selten anzutreffen sind. Man sollte sie alle unter dem Namen *L. umbellatum hort.* zusammenfassen und mit Sortennamen belegen.» MATHER (1936) schreibt, dass *L. umbellatum* als ein Bastard zwischen *L. Thunbergianum* und *L. croceum* betrachtet werde. Die Gründe, die zu dieser Annahme geführt haben, sind mir unbekannt, dürften sich jedenfalls aber auf morphologische Aehnlichkeiten zwischen den erwähnten Arten und *L. umbellatum* stützen.

In solch unsicheren Fällen müssen wir uns begnügen zu fragen, wie wir überhaupt die hybridogene Natur einer Pflanze und im speziellen von *L. umbellatum* feststellen können. Es stehen uns dazu prinzipiell verschiedene Wege zur Verfügung. Dem Systematiker genügt im allgemeinen die Tatsache, dass eine Pflanze morphologisch intermediär zwischen zwei reinen Formen ist, um sie als Bastard bezeichnen zu können. Genetisch wird der Begriff jedoch viel weiter gefasst, indem als Bastarde alle diejenigen Formen bezeichnet werden, die heterozygot sind für ein oder mehrere erblich bedingte Merkmale. Für Pflanzen, deren Entstehung wir nicht kennen, ist diese letztere Fassung des Begriffes Bastard entschieden vorzuziehen. In diesem Fall stehen uns zwei Untersuchungsmöglichkeiten offen: 1. Wir können rein genetisch vorgehen und Nachkommenschaftsprüfungen der zu untersuchenden Pflanzen vornehmen. Dieser Weg ist natürlich dann unmöglich, wenn, wie im vorliegenden Fall, die Pflanzen steril sind. Dann bleibt uns nur noch die zweite Möglichkeit offen, nämlich die Untersuchung des Verhaltens der

Chromosomen des vermeintlichen Bastards bei der Reduktionsteilung.

Eine solche Untersuchung ergab bei *Lilium umbellatum* kurz folgende Resultate:

Die Pflanze besitzt  $n=12$  Chromosomen, wie aus der Zahl der Bivalenten in der Metaphase I geschlossen werden kann. Mit einer geringen Häufigkeit treten auch Univalente auf. Aus dieser Chromosomenzahl folgt sofort, dass *L. umbellatum* kein numerischer Bastard ist, da alle übrigen Lilien (mit Ausnahme von *L. tigrinum*, die triploid ist) ebenfalls  $n=12$  Chromosomen besitzen.

Die Art der Störungen der Meiose lassen vielmehr darauf schliessen, dass es sich um einen strukturellen Bastard handelt, d. h. einen Bastard, der aus der Vereinigung von Gameten entstanden ist, die sich in bezug auf ihren Chromosomenbau unterscheiden. Die angewandte Untersuchungsmethode (KES — Schmierpräparate) erlaubte es, schon relativ frühe Meiosestadien zu analysieren. Im Diplotän kann man sehr häufig Chromosomenkonfigurationen sehen, die grundsätzlich etwa der in Abb. 1 dargestellten entsprechen.

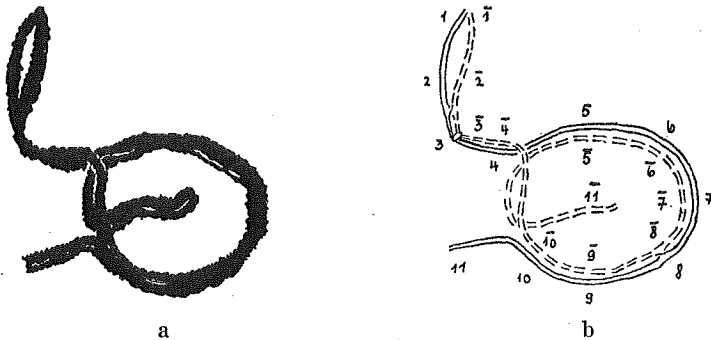


Abb. 1

Ein Diplotän-Bivalent mit Schlinge. *a* Beobachtung, *b* Interpretation.

(3800  $\times$ )

Aus diesem Bild können schon weitgehende Konsequenzen gezogen werden: Bezeichnet man die homologen Segmente der beiden gepaarten Chromosomen mit Zahlen, so sieht man, dass im einen Chromosom die Reihenfolge der Segmente für die Länge der

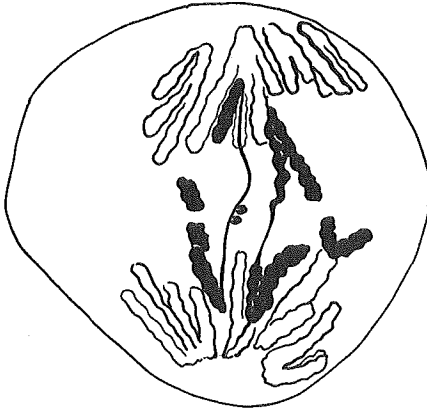


Abb. 2

Anaphase I mit 2 Brücken und Fragmenten. (1700×)

Schlinge umgekehrt ist, verglichen mit der Reihenfolge der Segmente im Chromosom, das vom andern Elter stammen muss. Neuere Untersuchungen haben gezeigt, dass viele Arten, und zwar sowohl Pflanzen wie Tiere, sich durch solche Inversionen in ihren Chromosomen unterscheiden. Die Rolle, die sie in der Evolution spielen, ist jedoch noch nicht ganz klar. Es muss aber angenommen werden, dass viele Artunterschiede in solchen Inversionen lokalisiert sind und zwar aus folgenden Gründen: Wir wissen von der *Drosophila*-Genetik her,

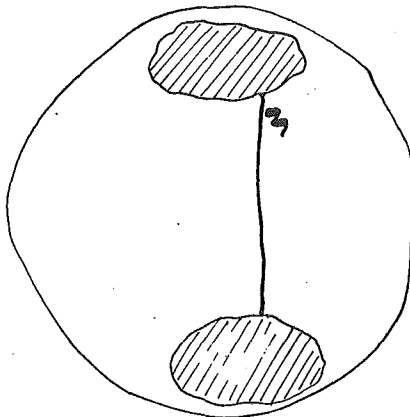


Abb. 3

Telophase I mit Brücke und Fragment. (1700×)

dass innerhalb von Inversionen oft — aber nicht immer — Cr.-o.<sup>1)</sup> unterdrückt ist. Es werden nun zwei Arten gekreuzt, deren Unterschiede hauptsächlich auf Genen beruhen, die in homologen Chromosomen, aber invertiert, d. h. in der umgekehrten Reihenfolge lokalisiert sind. Cr.-o. sei im Bastard innerhalb dieser Inversionen unterdrückt (Cr.-o. kann, infolge der Sterilität der Cr.-o.-Gameten, auch dann nicht zur Wirkung kommen, wenn es tatsächlich vorkommt). Als notwendige Folge davon bleiben die elterlichen Artmerkmale beisammen, d. h. die nächste Generation zeigt im wesent-

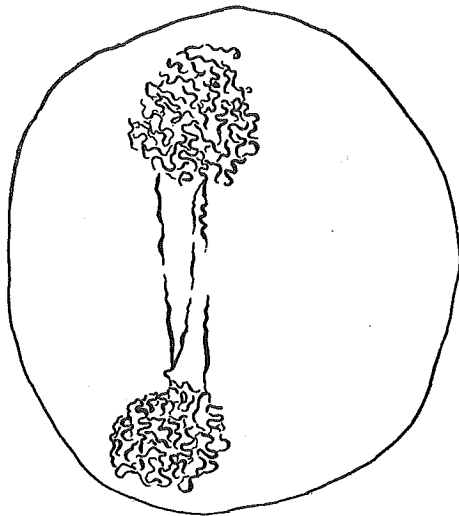


Abb. 4  
Telophase I mit 3 Brücken. (1700×)

lichen wieder eine Aufspaltung in die beiden Elternformen, eine Erscheinung, die bei vielen Artkreuzungen schon lange bekannt war, und damit eine natürliche Erklärung findet.

Bei vielen Pflanzen ist es nicht möglich, die frühen Meiosestadien, in denen Inversionen aus den Paarungsbildern abgeleitet werden können, zu untersuchen. In späteren Stadien sind infolge der starken Kontraktion der Chromosomen Inversionen nicht mehr direkt wahrnehmbar. Indirekt lassen sie sich aber auch in diesen Fällen noch nachweisen; nämlich dann, wenn Cr.-o. innerhalb der Inversionsschlinge stattfindet. Nimmt man den einfachsten Fall

<sup>1)</sup> Cr.-o. = Crossing-over.

eines einzigen Cr.-o. an (vergl. Abb. 1b), so gehen aus den insgesamt vier Chromatiden, die an diesem Cr.-o. teilnehmen, zwei normale Chromatiden, eine dicentrische Chromatide mit zwei Spindelfaseransatzstellen (SFA) und eine acentrische Chromatide mit keiner SFA hervor. In der ersten Anaphase der Meiose ist die dicentrische Chromatide als Brücke zwischen den Anaphase- bzw. Telophasekernen wahrnehmbar, die acentrische Chromatide bleibt als Fragment in der Spindel liegen. (Abb. 2—5.)

Neben diesem einfachen Fall gibt es noch viele Möglichkeiten von Cr.-o.-Kombinationen in- und ausserhalb der Inversionen mit den jeweils entsprechenden Anaphasebildern.

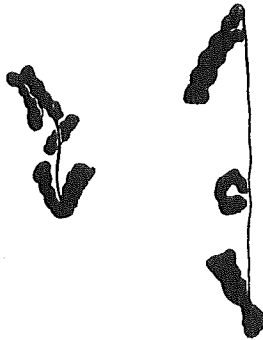


Abb. 5

Anaphase I, 2 Brücken an verschiedenen Chromosomentypen. *a* zweischenkliges Chromosom, *b* einschenkliges Chromosom. (1700×)

Da in einzelnen PMZ von *L. umbellatum* gleichzeitig zwei verschiedene Brücken wahrgenommen werden können (Abb. 2 und 5), muss man annehmen, dass die Pflanze auch für mindestens zwei Inversionen heterozygot ist. Dieser Schluss darf jedoch nicht umgekehrt werden: Wenn Inversionen heterozygot vorhanden sind, brauchen keine Brücken in der Anaphase sichtbar zu werden, nämlich dann nicht, wenn innerhalb der Inversion kein Cr.-o. stattfindet. Auch bestimmte Cr.-o.-Kombinationen in- und ausserhalb der Inversion können normale Trennung der Chromosomen zur Folge haben.

Der Verlust der in den Chromosomenfragmenten enthaltenen Gene führt in den meisten Fällen zur Degeneration der die defekten Chromosomen besitzenden Gameten, d. h. Cr.-o. innerhalb der Inversion bewirkt Sterilität. Die vollständige Sterilität von *L. umbel-*

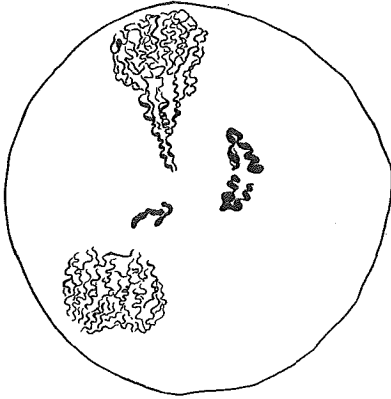


Abb. 6

Rechts univalentes Chromosom das sich geteilt hat, links Überreste von Brücken (am oberen Telophasekern), zwischen den beiden Kernen zwei Fragmente.

(1360×)

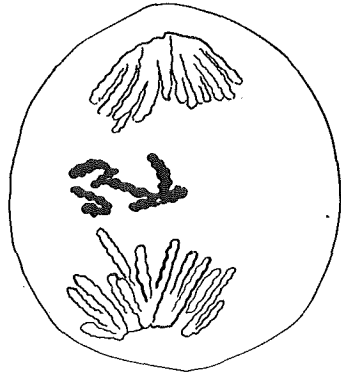


Abb. 7

2 univalente Chromosomen, das links liegende hat sich schon geteilt (die relativen Längen der Schenkel lassen darauf schliessen, dass die beiden Univalenten «homolog» sind). (1360×)

*latum* ist sicher zu einem grossen Teil auf diese Ursache zurückzuführen, da in etwa 70 % aller PMZ Anaphase- und Telophase-I-Brücken beobachtet werden konnten. Eine andere Ursache, deren Möglichkeit durch die Beobachtung von univalenten Chromosomen (Abb. 6 und 7) ebenfalls gegeben ist, besteht in der numerisch ungleichen Verteilung von ganzen Chromosomen. Dieses Auftreten von Univalenten, auf das schon MATHER (1936) hingewiesen hat, ist zugleich ein weiterer Beweis von strukturellen Unterschieden zwischen den homologen Chromosomen.

### Zusammenfassung.

*Lilium umbellatum* («Bauernlilie») ist ein struktureller Bastard, der für mindestens zwei Inversionen heterozygot ist. Das Auftreten von Univalenten deutet ebenfalls auf das Vorhandensein von strukturellen Unterschieden zwischen den Chromosomen hin. Die Sterilität von *L. umbellatum* muss zu einem grossen Teil als Folge von Cr.-o. in den Inversionen und numerisch ungleicher Verteilung von Chromosomen erklärt werden.

**Angeführte Literatur.**

BAILEY, H.: Standard Cyclopedia of Horticulture. 2<sup>nd</sup> ed. New York 1927.

BONSTEDT, C.: Parey's Blumengärtnerei, Berlin 1931.

FOCKE, W. O.: Die Pflanzenmischlinge, Berlin 1881.

MATHER, K.: Meiosis in Liliun, 1935, Cytologia 6, 354—380.

---