

BEZIEHUNGEN ZWISCHEN CHROMOSOMENGRÖSSE UND VITALITÄT INNERHALB DER GATTUNG DIANTHUS.

Von
HEINRICH ROHWEDER
(Kiel).

(Eingegangen am 15. November 1937.)

MÜNTZING (1936) hat in seiner letzten umfassenden Arbeit zum Polyploiditätsproblem Stellung genommen. Er weist darauf hin, daß intraspezifische Polyploide sich von ihren vermuteten Ursprungstypen niederen Polyploiditätsgrades durch Zunahme der Größenordnung gewisser Organe oder gar im Habitus unterscheiden. Er berichtet von 4-Typen, die dicker und höher sind als die entsprechenden 2-Typen bei dunklerem Blattgrün, größeren Blüten, breiteren und längeren Blättern und größeren Samen. Jedoch nicht immer wirkt sich ein höherer Polyploiditätsgrad in der Betonung eines auffälligen Merkmals aus. Während gelegentlich kleinchromosomige Polyploide Gigaseigenschaften zeigen, gibt es kleinwüchsige Polyploide, bei denen zwischen der Zahl und Größe der Organe und der Zahl der Chromosomen keine Beziehungen zu bestehen scheinen. Wenn keine Korrelation zwischen dem Ausbildungsmodus der Organe und den Chromosomen angenommen werden kann, so soll nach MÜNTZINGS Annahme ein Optimum für das Anwachsen der Chromosomen bestehen, jenseits dessen die Arten winziger und überhaupt weniger lebensfähig werden, um uns im Grenzfall als völlig lebensunfähig entgegenzutreten.

Dieser Ansicht MÜNTZINGS pflichtet FAGERLIND (1937) bei. Er weist auf RANDOLPHS *Zea 8 mays* hin, der als wenig lebensfähiger Zwerg erscheint. Diese Tatsache kann er sich nur mit Hilfe der Theorie MÜNTZINGS erklären. Andererseits hat v. WETTSTEIN mit der Zunahme des Polyploiditätsgrades eine Zunahme der Zellengröße und gleichzeitig eine Abnahme der Zellenzahl nachgewiesen, so daß hiermit das Gleichbleiben der Körpergröße oder gar ihre Abnahme bei zunehmender Chromosomenzahl einleuchtend erklärt werden kann. In anderen Fällen scheint dagegen die Zellengröße mit zunehmendem Polyploiditätsgrad ab-, die Zellenzahl dagegen zuzunehmen. So kann die Bedeutung der Polyploidie in positivem oder negativem Sinn in die Erscheinung treten. Auch scheinen innerhalb der Gattungen Grenzwerte zu bestehen, ober- und unterhalb von denen die Bedeutung der Polyploidie zu- oder abnimmt. Ferner weisen beide Forscher darauf hin, daß Chromosomen-Diminution oft Kernschrumpfung und Zellverkleinerung nach sich ziehe, so daß selbst im Fall höheren Polyploiditätsgrades Riesenwuchs nicht in die Erscheinung treten kann. Auch besonders große Chromosomen können als Ursache für Gigaswuchsformen angesehen werden, wie TISCHLER (1918) für *Phragmites communis* f. *pseudodonax* nachgewiesen hat. Ferner

findet FAGERLIND, daß die Chromosomengröße fast gesetzmäßig mit dem Polyploiditätsgrad abnimmt, so daß die Gesamtmasse der Chromosomen durch Polyploidie nicht wesentlich erhöht wird. Damit müßte nach dem bisher Gesagten in vielen Fällen die Bedeutung der Polyploidie illusorisch werden, weil eine besondere Wirkung der Polyploidie zunächst auf Genanhäufung zurückgeführt werden muß.

Da es sich in den beiden angeführten Arbeiten um groß angelegte Zusammenfassungen eigener Ergebnisse und solcher fremder Forscher handelt, so geht aus dem Gesagten deutlich hervor, daß Polyploidie innerhalb der Gattungen, zum mindesten aber innerhalb der Familien, ganz verschiedenartig wirken kann. Es erscheint also notwendig, diesbezügliche eindeutige Gesetzmäßigkeiten, die sich bei der cytologischen Untersuchung einer Pflanzengruppe ergeben haben, zur Sprache zu bringen. Weil ich bei der Behandlung der Gattung *Dianthus* (ROHWEDER 1934) auf diese Dinge wenig Wert legte, die mir für das Gesamtproblem der Polyploidie jetzt wesentlich erscheinen, so möchte ich in den folgenden Ausführungen hierüber einige Worte sagen, welche die bereits veröffentlichten diesbezüglichen Gedankengänge ergänzen sollen.

Seit 1927 habe ich 71 Arten der Gattung *Dianthus* in ihren natürlichen Lebensgemeinschaften untersucht und Kerne sowie Chromosomen der Spätdiakinesen messend miteinander verglichen. Dabei fand ich die bereits veröffentlichten Gesetzmäßigkeiten, die das Polyploiditätsproblem angehen. Diese sagen etwa aus, daß mit steigendem Polyploiditätsgrad das vegetative Wachstum zu- und das generative abnimmt. Die diploiden Nelken der Heiden und Hochgebirge sind zarte, empfindliche Pflanzen, die Kalk und andere Düngermittel des Menschen nicht vertragen. Die 6-Typen dagegen wachsen in jedem Boden wie Unkraut, lassen sich durch Ableger vermehren, bilden mächtige Rasen und Polster und verlängern ihre Blütezeit, wobei Blütenduft und Farbe der Petalen zunehmen. In der erwähnten Arbeit behandelte ich in diesem Zusammenhang lediglich die Polyploiden, weil mir der ihnen zukommende hohe Grad an Vitalität eben nur da aufgefallen war. Die Diploiden der einzelnen Gruppen, die durch die Zäsuren der Chromosomen-Kernraummessung entstanden waren, hatte ich auf ihren Vitalitätsgrad nicht untersucht. Dies soll in den folgenden Zeilen nachgeholt werden. Es wird sich zeigen, daß schon mit der Größe der Einzelchromosomen und dem Chromosomen-Kernraumverhältnis die Vitalität der Arten der Gattung *Dianthus* zunimmt.

I. Die Untersuchungsergebnisse der Gattung Dianthus, soweit sie den Zusammenhang zwischen Chromosomenmasse- oder Chromosomen-Kernraumverhältnis einerseits und Vitalität andererseits betreffen.

Um den Vitalitätsgrad einer Art einigermaßen sicher bestimmen zu können, erscheint es erforderlich, sie nicht nur im Kulturversuch, sondern

vor allen Dingen in der freien Natur selbst zu beobachten. Darum habe ich in diesem Zusammenhang mit Vorzug die in der Provinz Schleswig-Holstein beheimateten *Dianthi* miteinander verglichen, weil ich ihre Standorte von Kiel aus leicht aufsuchen konnte. Damit erreichte ich, daß ich vor allen Dingen solche Arten miteinander verglich, die auf gleicher geographischer Breite zwischen Ostsee und Nordsee etwa den gleichen klimatischen Bedingungen ausgesetzt sind.

1. *Dianthus Armeria* L.

Die Art gilt wegen des vorliegenden Herbarmaterials als heimische Art der Provinz Schleswig-Holstein und hat in TISCHLERs Arbeit von 1935 unter Nr. 114 Platz gefunden. Sie ist hier allerdings mit einem Ausrufungszeichen versehen worden, wodurch zum Ausdruck gebracht werden soll, daß sie in der Provinz wohl noch nicht bodenständig geworden ist. Ich möchte dem hinzufügen, daß ich sie in den 10 Jahren, die ich mich um die Caryophyllaceen bemühe, in unserer Provinz trotz eifriger Forschung noch nicht gesehen habe. Auch ist von Mitarbeitern der floristischen Arbeitsgemeinschaft Schleswig-Holsteins in dieser Zeit niemals ein Vertreter dieser Art gefunden worden.

Der letzte Nachweis von *D. Armeria* in der Nähe von Kiel an der Ostseeküste stammt aus dem Jahre 1913. Vor rund 60 Jahren fand HENNINGS ein Exemplar in der Nähe der Kieler Sternwarte, und aus dem Jahre 1868 stammt die berühmt gewordene Pflanze des schleswig-holsteinischen Provinzialherbars, welche PRAHL bei Hohwacht an der Ostsee entdeckte. Ergänzen wir diese Angaben durch die bemerkenswerte Tatsache, daß FRITSCH in seiner ausgezeichneten Flora von Österreich von *D. Armeria* in bezug auf Vorkommen und Standort keine genaueren Angaben macht, sondern nur die Tatsache ihres Vorkommens erwähnt, und daß HEGI berichtet, unsere Art fände sich „zerstreut und meist einzeln an Waldrändern, buschigen Abhängen, sonnigen Hügeln, in lichten Wäldern, Kastanienhainen, Weinbergen und Wegrändern“, so erhalten wir den Eindruck einer unsteten, bald hier, bald da erscheinenden Art, deren Ökologie schwer zu ergründen ist. Wenn sie nirgendwo in geschlossenen Beständen vorkommt, kann man auch ihren Anteil an der Besiedelungsdichte einer Bodenfläche nie richtig bewerten und wird sie immer als Adventivpflanze ansprechen, von der nicht sicher angegeben werden kann, wo sie zu Hause ist oder wo sie ihr Lebensoptimum findet. Man wird dann auch nie aussagen können, über welche besonderen Kräfte und Fähigkeiten eine solche Art verfügt. Das Unstete und Haltlose hängt offenbar mit der geringen Lebensdauer zusammen. Wenn die Pflanze in ihren vielen Früchten die sehr zahlreichen Samen zur Reife gebracht hat, stirbt sie ab. Die Wurzel ist in keinem Fall den unwirtlichen Verhältnissen im Winter gewachsen. Die perennierenden Pflanzen der Umgebung breiten sich dann über die Stelle, wo die abgestorbene

Pflanze gestanden hat, aus. Wenn der Frühling das frische Grün bringt, werden die jungen Sämlinge, soweit sie inzwischen ihre Wurzeln ins Erdreich haben treiben können, gar leicht überwuchert und erstickt.

Daher scheint die Erhaltung der Art wesentlich vom Menschen abzuhängen, der gelegentlich geschlossene Pflanzenbestände durchbricht und so für Adventivpflanzen geeigneten Boden schafft. Nur so läßt sich das zerstreute Auftreten von *D. Armeria* in der nächsten Nähe menschlicher Gewese erklären. Die Art ist diploid und hat, wie viele Pflanzen mit einfacher Erbmasse, zwar starke geschlechtliche Potenzen, dafür aber auffallend geringe vegetative Ausbreitungsmöglichkeiten.

Die Reifeteilungen liegen außerordentlich früh, wie ich dies sonst nur bei Stellarien beobachten konnte. Die Phasen der Meiosis lösen einander in schnellem Tempo ab, so daß die Erfassung der Metaphase auf Schwierigkeiten stößt. Es liegen diese Beobachtungen durchaus im Sinne MÜNTZINGS (1936, S. 294), der für eine Verlangsamung der Blütenentfaltung in vielen Fällen Polyploidie verantwortlich macht. Auch die 1934 von NISHIYAMA am Hafer gemachten Beobachtungen, daß Pflanzen mit niedriger Chromosomenzahl eine geringe Kälteresistenz besitzen, wird durch diese Art in auffallender Weise bestätigt. So verdarb mir ein Nachtfrost im Anfang Mai 1929 meine im Freien gezogenen Kulturen von *D. Armeria*, während die polyploiden Nelken die Kälte vertrugen.

Der Rauminhalt der Chromosomen in der Spätdiakinese beträgt nur $0,385\mu^3$. Er faßt also nur die Hälfte von dem der folgenden Art. Der Kern ist im Verhältnis zur Chromosomenmasse mit $262\mu^3$ recht groß, so daß das mit C/KL bezeichnete Verhältnis zwischen Chromosomenmasse und dem lichten Kernraum den minimalen Wert von $1/732$ erhalten konnte. Die angeführten Größen sind Grenzwerte, wie sie kleiner innerhalb der Caryophyllaceen nicht gefunden wurden. Dem entsprechen die Unbeständigkeit der Art, die geringe Wurzelbildung, die Unfähigkeit, Ausläufer, Ranken und Blattrosetten anzulegen, die geringe Leuchtwirkung der dunkelroten, unscheinbaren Blüten, die mangelhafte Honigabsonderung und das völlige Versagen des Wiederergänzungsvermögens. Wenn FAGERLIND (1937) als bewiesen annimmt, daß Polyploide in der Lage sind, Neuland zu erwerben, so kann von dieser diploiden Art mit Bestimmtheit behauptet werden, daß sie hierzu nicht in der Lage ist, wenn sie auch immer wieder den Versuch dazu macht, was wir aus dem sporadischen Auftreten der Art schließen können. Andererseits bringt die Pflanze es fertig, alle Phasen von der Keimung bis zur Samenreife in 3 Monaten zu durchlaufen. Die in den Blattwinkeln der oberen Blätter stehenden doldenartigen Wickel blühen fast geschlossen auf und verblühen in wenigen Tagen. Die Merkmale dieser Diploiden sind etwa die gleichen, die FAGERLIND (1937) für gewisse N-Typen (Normaltypen) aufführt und stehen an keiner Stelle mit seiner Zusammenfassung im Widerspruch.

2. *Dianthus deltoides*.

Auch von dieser Art habe ich bereits 1934 die Ergebnisse meiner cytologischen Untersuchungen veröffentlicht. Ich möchte sie aber im Rahmen dieser Arbeit, die den Vitalitätsgrad der Arten behandeln soll, nicht entbehren, da sie geeignet ist, die Steigerung der Vitalität mit Zunahme des C/KL zu erweisen. *D. deltoides* nimmt in mancher Beziehung zwischen der schwach lebensfähigen *D. Armeria* und lebenskräftigeren Formen eine vermittelnde Stellung ein.

Der Rauminhalt der Chromosomen ($VC = 0,79 \mu^3$) ist über doppelt so groß wie der von *D. Armeria* ($VC = 0,385 \mu^3$). Damit dürfen wir annehmen, daß die Summe der Gene, welche in beiden Arten den Nelkentyp bedingen, in *D. deltoides* mehr als verdoppelt vorliegt, womit die beobachtete Steigerung der Lebensfähigkeit der Art in Zusammenhang gebracht werden kann. Das cytologische Maß für den gesteigerten Lebenswillen unserer Art sehe ich in der Chromosomen-Kernplasma-relation, die ich als reichlich doppelt so groß er fand wie bei *D. Armeria* ($C/KL = 1/352$ gegenüber $1/732$). Diesem Befund entspricht die Tatsache, daß *D. deltoides* mehrjährig ist und somit nicht in jedem Winter, wenn die Samen gereift sind und die Blütentriebe verwelken, vom eroberten Standort weichen muß, wie *D. Armeria*.

D. deltoides wird in unserer Provinz als gute Art der heimatlichen Flora zugerechnet, weil sie sowohl auf den Sandflächen der letzten Vereisung als auch im Gebiet der alten Geest gesunde und lebenskräftige Bestände aufweist. Wo sie allerdings mit kalkhaltigem Boden oder gar mit Ton in Berührung kommt, verschwindet sie wieder, wie ich dies bereits 1934 feststellte. Dies Verhalten stimmt mit den Beobachtungen wohl überein, auf die sich ASCHERSON-GRÄBNER und HEGI stützen, wenn sie als Standorte der Pflanze trockene Wiesen, Raine, Waldränder, Sandfelder, Föhrenwälder, trockene Flachmoore, Sand- und Kiesböden aufführen.

Wenn die Art, wie ASCHERSON-GRÄBNER ausdrücklich betonen, in Norddeutschland auch auf Lehmboden gefunden worden ist, so muß demgegenüber gesagt werden, daß hier in Schleswig-Holstein die Funde auf Lehm oder gar Ton immer seltener werden. Außerdem konnte ich feststellen, daß solche auf Lehm wachsenden Pflanzen kaum keimkräftige Samen hervorbringen. Auch erwies sich ein erheblicher Prozentsatz der Pollenmutterzellen bereits in frühem Entwicklungsstadium als degeneriert; Pflanzen dagegen, die ich bei Husum auf dem kalkarmen Boden der Rißeiszeit fand, lieferten normale Teilungen.

Die Antheren von *D. deltoides* bilden rund 63% Pollen mehr als die von *Armeria*. Die Fertilität hat also mit Zunahme der Chromosomengröße ebenfalls zugenommen. Auch ist bei unserer Art eine Verlängerung der Antheren um 44% zu verzeichnen. Die Stadien der Meiosis folgen nicht so hastig aufeinander wie bei *D. Armeria*. Die Metaphase wird

infolgedessen häufiger und leichter gefunden als bei der vorigen Art. Die Blüten sind im Vergleich mit *D. Armeria* geradezu als prahlerisch zu bezeichnen. Der Duft ist nicht stark, aber wahrnehmbar. Die Grundachse ist verzweigt und treibt nichtblühende Triebe, was ich bei *D. Armeria* nie sah. Aus abgeschnittenen Stengeln kann unsere Art, wie jede andere diploide Nelke, keine Wurzeln treiben. Wird sie vom Sande überschüttet oder von Fäkalien überdeckt, so geht sie ein, was ich mehrfach beobachten konnte. Das Regenerationsvermögen, die vegetative Triebkraft und die Widerstandskraft gegen die giftige Wirkung von Kalk oder Stickstoff erscheinen zwar der vorigen Art gegenüber erhöht, sind aber doch noch recht schwach ausgebildet.

Die Stelle, an der ich die Fixierung von *D. deltoides* vornahm, befindet sich etwa 6 km südlich von Ratzeburg am Ausgang des Dorfes Schmilau am Wege zum nahen Königsmoor am Rande eines alten, wenig befahrenen Feldweges. Der Boden ist hier mit einer dichten Schicht verfilzter Pflanzen bedeckt, deren Wurzeln aus der torfigen Unterlage absterbender Pflanzenteile die nötigen Bodensalze mit dem Wasser aufnehmen.

Die Versuche, unsere Art im Kieler Botanischen Garten einzubürgern, sind mehrfach gescheitert. Nach 1, 2 oder höchstens 3 Jahren einigermaßen gesunden Wachstums ging sie ein. Es handelte sich um Pflanzen, die ich von ihren natürlichen Standorten entnahm und in den Garten an geeigneten Stellen anpflanzen ließ. Diese Beobachtung scheint einer anderen zu widersprechen, nämlich der, daß Gärtnerereien Formen der Art vertreiben, die sich als recht dankbare Gartenpflanzen in alpinen Anlagen erweisen. Diese Formen sind mäßiger im Wuchs, bestocken sich mehr als die wilden Formen der Heiden und haben größere, auffälligere Blüten, die sich durch erhöhte Leuchtkraft auszeichnen. Ich habe diese Formen noch nicht zytologisch untersucht, vermute aber, daß sie 4-Typen sind, um mich der Ausdrucksweise FAGERLINDS zu bedienen. Meine Vermutung fußt auf der Beobachtung GAIRDNERs (1931), der einen *D. 4-Carthusianorum* fand, während die heimischen Formen der Karthäusernelke $n = 15$ aufweisen.

Zusammenfassend läßt sich von unserer Art aussagen, daß mit Zunahme der Chromosomenmasse auf das Doppelte und mit einer Steigerung des C/KL auf den gleichen Wert die Vitalität zugenommen hat. Damit ist eine Steigerung folgender Merkmale verbunden: Die Wurzel geht tiefer in den Boden, sie wird winterfest; die Blätter werden zahlreicher und stehen dichter, so daß ein Ansatz zur Blattrosettenbildung vorhanden ist. In dem ihr zusagenden Lebensraum kann die Art den Kampf mit polyploiden Arten aufnehmen, die nur schwer in ihre Bestände einzudringen vermögen. Die Blüten werden größer; sie brechen mehrere Wochen früher auf als die der einjährigen *Armeria*-Nelke. Die Blütezeit ist verlängert, der Duft verstärkt. Die Länge der Antheren zur Zeit der Metaphase nimmt zu, ebenfalls die Anzahl der angelegten Pollenmutter-

zellen. Der Kern ist im Verhältnis zur Größe der Chromosomen kleiner, als dies nach dem Befund bei *D. Armeria* erwartet werden konnte. Abgenommen hat dagegen die Höhe des Wuchses. Unsere Art ist schlaff im Habitus, der bei *D. Armeria* als straff bezeichnet werden muß.

3. *Dianthus silvestris* und Form *subacaulis* WULF.

Abweichend von meinem Programm, das lediglich die Behandlung schleswig-holsteinischer Nelken der geographischen Breite Kiels vorsah, bringe ich eine Art aus den Dolomiten, da diese besonders geeignet ist, gewisse Funktionssteigerungen bei zunehmender Chromosomenmasse und steigendem C/KL anzuzeigen.

D. silvestris wurde in den Dolomiten im Rauhbachtal oberhalb von St. Vigil in einem urtümlichen, von Menschen kaum berührten Bestand angetroffen und cytologisch untersucht. Er erreichte hier eine Höhe von 40 cm und darüber. Je weiter ich die Pflanze den Wildbach hinauf verfolgte, um so kleiner wurde sie, bis sie oberhalb der Faneshütte am Südabhang des Limosees an einem nach Süden geneigten Steilhang kurz vor der Vegetationsgrenze in die kurzstengelige Form *subacaulis* überging. Hier wurden abermals Fixierungen vorgenommen. Außer durch ihre Kurzstengeligkeit unterscheidet sich die Form *subacaulis* von der Stammform *silvestris-inodorus* noch durch die prächtigen, leuchtenden Blüten und die tief braune Kelchröhre, die an der Sonnenseite oft fast schwarz erscheint.

Der cytologische Befund bestätigte die nahe Verwandtschaft der beiden Rassen. Die Chromosomengröße und der Kernraum zeigten keine meßbaren Unterschiede. Das C/KL wurde in beiden Fällen mit 1:92 festgelegt. Aber in der Anzahl der gebildeten PMZ zeigten sich insofern Verschiedenheiten, als die Form an der Vegetationsgrenze 43,5% weniger PMZ ausbildet als die Stammform im 1000 m tiefer gelegenen, von Hochwald rings eingeschlossenem Flußtal, in dem die Winde ihre austrocknende Wirkung längst nicht in dem Maße entfalten können wie im baumlosen Hochgebirge. Die sichtbaren und meßbaren Unterschiede im Phänotyp der beiden Formen scheinen erblich zu sein, weil die im Kieler Garten gezogenen Pflanzen beider Rassen ihre Form bewahrten. Sie gingen allerdings beide bald ein. Beide Formen sind diploid. Sie vertragen fruchtbare Böden nicht; an den Standorten befanden sich die Wurzeln in torfiger Unterlage. Die Art meidet offensichtlich die Nähe der Menschen.

Die Fähigkeit, in höhere Gebirgsregionen vorzudringen, hat unsere Art mit *D. alpinus*, *D. glacialis* und *D. neglectus* gemein. Die gesunde Lebenskraft des *D. silvestris* kommt durch die hohe Zahl der gebildeten PMZ zum Ausdruck, welche mit 670 bzw. 380 selbst die des *D. Carthusianorum* um das 2,58fache bzw. um das 1,45fache übertrifft und die von *D. deltoides* gar um das 3,44fache bzw. um das 1,95fache.

Selbst die Form der Hochgebirge vermag noch mehr Pollen zu erzeugen als eine der vorher erwähnten Nelken. Die Fertilität hat demnach auch bei dieser Nelke mit zunehmendem C/KL meßbare Fortschritte gemacht. Das Regenerationsvermögen polyploider Nelken ist jedoch auch bei dieser Art zu vermissen.

Der Boden ist am Standort vollständig durch Wurzeln verfilzt. Das Wasser, welches eindringt, kann nicht abziehen. Der Untergrund ist daher auch im Hochsommer nach langer Trockenheit feucht. Anpassung an ausgesprochenen Wassermangel wie bei *D. Carthusianorum* haben wir hier nicht zu erwarten. Entsprechend der normalen Höhe des *D. silvestris* von 40 cm war an der Fundstelle oberhalb von St. Vigil der Pflanzenwuchs aller hier vorkommenden Arten höher als am Limosee an der Vegetationsgrenze. Beide Stellen waren unbeschattet und wurden von der vollen Mittagssonne beleuchtet und erwärmt.

Unsere Art hat eine Chromosomenmasse von $4,08 \mu^3$ zu verzeichnen, während *D. deltoides* mit $VC = 0,79 \mu^3$ noch nicht den fünften Teil hiervon aufzuweisen hat. Das C/KL mit 1/92 ist gegenüber dem von *D. deltoides* mit 1/352 etwa 4mal so groß wie bei der Vergleichsart. Damit steht im Einklang, daß die Summe der Pollenmutterzellen in den Antheren fast den 3,5fachen Wert der Vergleichsart bildet. Die Zunahme in der Fertilität läuft also fast mit der Zunahme des C/KL parallel. Interessant ist die Abnahme dieser Zahl im Hochgebirge an der Vegetationsgrenze, wo sie auf die Hälfte sinkt. Der Kampf um den Lebensraum wird hier so schwer, daß das Sparsamkeitsgesetz jeden Luxus verbietet, den die Art sich unter günstigeren Bedingungen in einer um 850 m geringeren Höhe im Windschutz hoher Bäume leisten kann. Demgemäß hat auch die Länge der Antheren zugenommen. Selbst bei der Form *subacaulis* ist dies festzustellen. Nach dem gleichen Sparsamkeitsgesetz nimmt auch die Honigbildung bei der Hochgebirgsform ab, so daß sie hier mit gewissem Recht als geruchlos bezeichnet werden kann (*f. inodorus*). In den Tiefenlagen weist die Art einen angenehmen Duft auf und wird hier auch von Schmetterlingen besucht. Andererseits hat die andere Umwelt des Hochgebirges die Schönheit und Leuchtkraft der Art zu erhöhen vermocht. Vielleicht ist dies eine Wirkung des Lichtes selbst, das in größeren Höhen mehr kurzwellige Strahlen aufweist als in tieferen Lagen. Die Rosettenbildung ist in beiden Fällen gut zu erkennen, an der Vegetationsgrenze jedoch besser als unten im Waldgebiet. Die Blühdauer ist gegenüber der von *D. deltoides* mächtig erhöht. Ich beobachtete die Bestände 2 Wochen, ohne daß die Farbenpracht der mit Blüten übersäten Gebirgsweisen nachgelassen hätte. Während andere Nelken diploiden Charakters mit kleinem C/KL fast synchron aufblühen und verwelken, schiebt sich bei unserer Art mit dem 8fachen C/KL einer *D. Armeria* eine Blütenknospe nach der anderen aus dem Wickel hervor, blüht aus und vergeht, bis nach etwa 3 Wochen die Blüteperiode unserer

Art zu Ende geht. Die Farbwirkung wird bei *D. silvestris* teilweise vom Kelch ausgeübt, der braunrot anläuft, was besonders bei der Hochgebirgsform stark in die Erscheinung tritt. Bei Nelken mit kleinerer Chromosomenmasse ist dies nicht beobachtet worden. Das vegetative Ausbreitungsvermögen der Art, wie es sich in der Rosettenbildung, in der Häufung von Blättern und in der Verstärkung von Blattgrün anzeigt, ist bei der Art stärker entwickelt als bei *D. deltooides*, wenn auch nicht in dem Maße, wie es nach der Zunahme der Chromosomenmasse vermutet werden könnte. Der Habitus ist straff und massig, nie schlaff wie bei der vorigen Art. Der Stengel erreicht eine Höhe wie bei *D. Armeria*, ist aber fester und widerstandsfähiger gegen Biegen und Brechen als bei *D. Armeria*. Vielleicht läßt sich hier bereits eine gewisse Erhöhung der Widerstandskraft gegenüber den Ca-Ionen des Bodenwassers feststellen, wie wir sie bei polyploiden Arten zugeben müssen. Denn die Art wächst ja auf Kalkgestein. Allerdings kommen die Wurzeln mit dem Stein selbst wohl nie in Berührung, da sie sich in Torf befinden, von dem die Höhlungen des Gesteins angefüllt ist. Immerhin ist anzunehmen, daß sich der Kalk der Wände dieser Höhlungen im kohlenensäurehaltigen Wasser immer etwas lösen wird.

Sämtliche Merkmale, die uns bei der vorigen Art entgegengetreten sind, erscheinen uns bei *D. silvestris* bzw. f. *subacaulis* in verstärkter Form. Andere treten uns hier zum erstenmal entgegen.

4. *Dianthus Carthusianorum* L.

D. Carthusianorum ist der dritte Vertreter der Gattung *Dianthus* in unserer Provinz, dessen Vitalität eingehend und im Zusammenhang mit dem cytologischen Befund untersucht wurde. Der Rauminhalt der Chromosomen ergab sich als 7,7mal so groß wie der des *D. deltooides* und 21,2mal so groß wie der des *D. Armeria*. Die Art ist diploid und verfügt nicht über die erstaunliche Anpassungsbreite der polyploiden *Dianthi*; sie übertrifft aber die vorangehenden Arten in der Masse ihrer Chromosomen zum Teil erheblich. So ist es zu verstehen, daß *D. Carthusianorum* es vermocht hat, sich den überaus schwierigen Lebensbedingungen im Dünengebiet der Nordseeinsel Amrum anzupassen und hier zu behaupten.

Die Pflanze wächst zwar an solchen Stellen, wo sie nicht vom Meerwasser bespült werden kann. Aber Blüten und Blätter schmecken hier wie alle Dünenpflanzen der Insel stark nach Kochsalz, und destilliertes Wasser, in das man einige Blüten der Pflanze hineingelegt hat, liefert mit Silbernitrat eine starke Chlorreaktion. Der Dünen sand, in dem die Pflanzen wachsen, ist sehr arm an Bodensalzen außer NaCl, das durch den Wind vom Meer in die Dünen hineingetragen und an den Pflanzen besonders nachts bei der Taubildung abgesetzt wird.

Als ich die Arbeit von 1934 abschloß, war auf Amrum nur ein Fleckchen bekannt, wo die Art einigermassen häufig vorkam. Es war allerdings

beobachtet worden, daß einige Vertreter dieses *Dianthus* mit Rasensoden nach Norddorf verschleppt worden waren. Nach meinen Beobachtungen im vorigen Jahr und nach denen von Herrn W. CHRISTIANSEN hat sich die Art aber südlich des Dorfes in den letzten Jahren mächtig ausgebreitet, so daß bereits mehrere Weiden mit ihr übersät sind. Dies sind ebene, mit Dünen sand dick belegte, zumeist mit *Rumex acetosella* und *Jasione*, bzw. *Weingaertneria* bewachsene, vor Jahren umgebrochene Heideflächen, die man mit Serradella und Spergel zu besetzen versucht hat. Hier gedeiht *D. Carthusianorum* ausgezeichnet und breitet sich zur Freude der Pflanzenfreunde mächtig aus. Im letzten Jahr hat Herr CHRISTIANSEN sie sogar am Bahndamm zwischen St. Michaelisdorf und Meldorf an der Westküste der Provinz beobachtet. Es ist also mit einer weiteren zahlenmäßigen Zunahme der Nelke in der Provinz zu rechnen. Wenn die Ausbreitung der Art an den beschriebenen Standorten auch zumeist mit Bodenbewegungen, die durch Menschenhand verursacht wurde, im Zusammenhang steht, so ist hieraus doch auf einen gesteigerten Lebenswillen zu schließen, weil sich eine Reihe kampfkraftiger Unkräuter ähnlich verhält.

Diesem gesteigerten Lebenswillen der Art entspricht das hohe C/KL, welches das von *D. deltoides* um das 4,75fache übertrifft. Hiermit stehen auch die kräftige Wurzelentfaltung und die Bildung von Schößlingen im Zusammenhang, sowie die Widerstandskraft gegenüber den Winterschäden und das hohe Alter, das die einzelne Pflanze erreichen kann. So habe ich in meinem eigenen Garten in Kiel einen *D. Carthusianorum* aus Amrum bereits 7 Jahre in kräftigem Zustand stehen, während ein *D. deltoides*, den ich aus der Nähe von Husum in den Botanischen Garten von Kiel verpflanzte, bereits nach einigen Jahren einging, trotz der sorgsamsten Pflege durch sachkundige Gärtner.

Die in Schleswig-Holstein beobachtete höhere Anpassungsfähigkeit unserer Art steht im Einklang mit den allgemeinen Standortsangaben von ASCHERSON-GRÄBNER betreffend *D. Carthusianorum*, zu dem die von mir untersuchte Form gehört: „Meist an trockenen und sandigen Orten, in den Ebenen und niederen Lagen im mittleren und nördlichen Gebiet die verbreitetste Rasse, aber auch in Gebirgen, dort auf trockenen, mageren Wiesen. . .“; und HEGI schreibt von ihr: „Ziemlich häufig, doch nicht überall, auf sandigen Hügeln, in trockenen Wäldern, auf Heide- wiesen, Sandsteppen, an sonnigen Grashängen, Dämmen, Eisenbahn- dämmen, Ackerrändern, Felsen. . .“ Auch HEGIs Angaben über die „ausdauernde und dichtrasige“ Wuchsform unserer Art und über die „kriechende und ästige Grundachse“, die „sterile und blühende Sprosse“ treibt, bilden eine ausgezeichnete Ergänzung zu dem, was oben und ein- gangs von unserer Nelke gesagt wurde. Die Erhöhung der Lebenskraft unserer Art, verglichen mit derjenigen der beiden vorher behandelten *Dianthi*, findet ihren zahlenmäßigen Ausdruck im durchschnittlichen

Durchmesser und der Länge des Antherenraumes mit $23,6\mu$ gegenüber $19,3\mu$ und 520μ gegenüber 420μ bei *D. deltoides* und $21,4\mu$ bzw. 300μ bei *D. Armeria*.

Die Anzahl der in einem Antherenfach zur Ausbildung gelangenden PMZ beträgt bei unserer Art 260 im Vergleich mit *D. deltoides*, wo nur 195, und mit *D. Armeria*, wo nur 120 im gleichen Raum angelegt werden. *D. Carthusianorum* übertrifft den *D. deltoides* also im Durchmesser des Antherenfaches um 22,2%, in der Länge des Antherenfaches um 23,8% und in der Zahl der im Fach angelegten PMZ um 33,3%, und *D. Armeria* wird in den gleichen Größen um 10,25, 72,5 und 116,5% übertroffen. Da die C/KL der 3 Nelken *D. Armeria*, *D. deltoides* und *D. Carthusianorum* sich verhalten wie 1:2:10, so ist zu schließen, daß mit steigendem Chromosomen-Kernraumverhältnis die Lebenskraft zwar zunimmt, aber keineswegs in einfacher, linearer Funktion.

Die durch MÜNTZING herausgestellte langsamere Reifung polyploider Blüten wurde hier für Nelken mit größerer Chromosomenmasse beobachtet. So mußte *D. Carthusianorum* einen Monat später fixiert werden als *D. deltoides*. Aber die erstaunliche Regenerationsfähigkeit der polyploiden Nelken und ihre Anpassungsfähigkeit an nährstoffreiche Böden gehen auch dieser diploiden Pflanze ab, wie ich in langjährigen Zuchtversuchen beobachtet habe.

Der Lebensraum, den unsere Art sich auf der Nordseeinsel Amrum erobert hat, befindet sich auf dem Ausläufer einer alten Düne. Der Sand liegt hier nicht sonderlich tief, so daß der Dünentalboden der alten Geest von den Wurzeln der Pflanzen erreicht werden kann. Die Wurzeln stehen aber den größten Teil ihrer Länge im trockenen Sand und besitzen die Fähigkeit, diesem die geringsten Spuren an Wasser zu entziehen. Dabei muß auch der nicht geringe osmotische Gegendruck, welchen das mit dem Regen aus der Luft mitgerissene Kochsalz erzeugt, überwunden werden.

Der Nachweis, daß unsere Art dem *D. Armeria* und *D. deltoides* an Vitalität überlegen ist, ergab sich als ziemlich einfach. Daß sie aber auch dem *D. silvestris* überlegen ist, ist schwerer zu erweisen, da beide Arten in so verschiedenen Gebieten leben, wie Dünensand und Hochgebirge sie darstellen. Immerhin ist folgendes zu beachten. Wenn auch zugegeben werden muß, daß *D. silvestris* sich mit geringen Spuren des für diploide Nelken scheinbar giftigen Ca auseinandersetzen hat, so wird doch die Überwindung des hohen osmotischen Druckes, den NaCl im Bodenwasser erzeugt, und die Anpassungsfähigkeit den trockenen Dünenlanden gegenüber mit der größeren Chromosomenmasse und dem größeren C/KL in Verbindung gebracht werden müssen. Auch die Tatsache, daß sich *D. Carthusianorum* im Kieler Garten gut kultivieren läßt, was man vom *D. silvestris* ganz und gar nicht behaupten kann, wird mit der Erhöhung des C/KL zusammenhängen. Ferner deutet die stark rote

Farbe unserer Art auf eine Verstärkung des Farbfaktors gegenüber *D. deltoides* wie auch dem *D. silvestris* gegenüber hin. Auch die Fähigkeit, in die Ebene hinabzusteigen, wird bei *D. silvestris* vermißt, eine Fähigkeit, durch die sich *D. Carthusianorum* geradezu auszeichnet, wobei er auch die nötige Anpassungsfähigkeit für das Gebirge aufweist. Nur ins Hochgebirge geht unsere Art nicht hinauf. In dieser Fähigkeit ist *D. silvestris*, f. *subacaulis* dem *D. Carthusianorum* überlegen. Die Festigkeit im Wuchs ist bei beiden Arten gleich. Die Größe der Blüte ist die gleiche. Die Blühdauer der einzelnen Blüte sowohl als auch der ganzen Pflanze zeigt bei beiden Arten keine nennenswerten Unterschiede. Daß *D. Carthusianorum* früher mit der Blüte beginnt als *D. silvestris*, hängt sicher mit den verschiedenen Standorten zusammen, da im Hochgebirge alle Pflanzen früher blühen als in der Ebene. Der Kelch ist bei unserer Art braun und trockenhäutig; dies scheint als eine Steigerung des bei *D. silvestris* beobachteten Merkmals der rotbraunen Kelchfarbe aufgefaßt werden zu müssen. Damit dürfen wir zugestehen, daß unsere Art auch dem *D. silvestris* überlegen ist, wenn auch der Unterschied im C/KL nur 20% beträgt.

5. *Dianthus superbis* L.

Dianthus superbis ist die letzte Nelke der Provinz, die hier behandelt werden soll. Die Chromosomen dieser Art sind sowohl ihrem Durchmesser wie ihrer Gesamtmasse nach allen vorher behandelten Nelken überlegen. VC mit $9\mu^3$ übertrifft das von *D. Carthusianorum* mit $6,1\mu^3$ um 47,5%. Auch der Kernraum ist größer als bei der Vergleichsart, so daß die C/KL der beiden Arten sich wie 1,29:1 verhalten. In diesem Zusammenhang ist es von Belang festzustellen, daß *D. superbis* in seinem Ausbreitungsvermögen jede andere diploide Nelke übertrifft. Im Einklang hiermit steht ein Anpassungsvermögen an verschiedene Lebensräume. HEGGI berichtet, daß die Art bei Gmeineck in Kärnten bis 2400 m ins Gebirge hinaufsteigt. In ihrer Anpassung ans Gebirge wird sie sicher von den hochalpinen Gletschernelken: *D. alpinus*, *D. neglectus* und *D. silvestris* f. *subacaulis* übertroffen, die zwar alle eine geringere Chromosomenmasse besitzen, dafür aber nur über eine sehr eingeschränkte Anpassungsbreite verfügen, außer *D. silvestris*, der in sämtlichen Höhenlagen der Alpen zu Hause ist, in die Ebene jedoch auch nicht hinabzusteigen vermag. *D. superbis* hat aber darüber hinaus die Fähigkeit, sich trockenen und feuchten Wiesen, dem Torf, Waldrändern, Teichen und lichten Waldstellen anzupassen. Es werden Wiesenmoore von HEGGI beschrieben, auf denen unsere Art mit ihren prächtigen Blüten größere Flächen einnimmt. Andererseits findet sie sich bei uns in Holstein in lichten Eichenkratts und in den Alpen auf trockenen, mageren und steinigten Wiesen. Soweit ich beobachtet habe, verfügt sie in der Provinz über die Fähigkeit, sich in zwei völlig verschiedenen Lebensräumen

zurechtzufinden, in trockenen Heiden und sumpfigen Moorwiesen. Diese Fähigkeit ist erstaunlich. Denn es ist zwar ein bekanntes Merkmal der Nelken, daß sie trockene, lichte Bodenverhältnisse bevorzugen; es ist aber eine auffällige Erscheinung, daß eine diploide Nelke in die Moore wandert, und zwar dieselbe Nelke, die man von trockenen, mageren Standorten her kennt.

Bisher war mir in der Provinz nur der Standort des *D. superbus* im Sarzbütteler Kratt auf dem trockenen, sandigen Geestrücker östlich von Meldorf am westlichen Geestrand unserer Provinz bekannt. Diesen *D. superbus* untersuchte ich cytologisch und fand $n = 15$. Nun hat Herr W. CHRISTIANSEN im Oldenburger Bruch in der Nähe der Ostsee einen neuen Bestand dieser in der Provinz so seltenen Pflanze ausgemacht. Sie steht hier zu etwa 80 Exemplaren an den alten, längst nicht mehr ausgehobenen Gräben einer Moorwiese, deren Grundwasser bis dicht unter die Oberfläche heranreicht. Der Boden ist schwarz krümelig, wie die zahlreichen Maulwurfshaufen beweisen; er ist also reich an Humus, im Gegensatz zur Geest, wo die Pflanze im reinen, eisenhaltigen, gelben Sand steht. Die Wiese wird wegen der reichen Grasbestände zwischen den Gräben regelmäßig gemäht und grenzt dicht an Gärten, die zur Stadt Oldenburg gehören. Die Einwanderung von Unkräutern in dies Gebiet ist also selbstverständlich. Überhaupt macht hier der Pflanzenbestand den Eindruck starker Störung durch den Menschen. Zwischen den Gräben wächst *D. superbus* nicht mehr, abgesehen von einigen kümmerlichen Stücken. Unsere Art verträgt offensichtlich den regelmäßigen Schnitt nicht. Das Vieh, welches hier im Sommer weidet, frißt die Pflanze nicht, was mir die Besitzer der Moorwiese bestätigten. Die Wiese ist erst verhältnismäßig jungen Datums. Sie verdankt ihre Entstehung den Eingriffen des Menschen, der hier Torf gestochen hat und später nach Abtragung der Brenntorfschicht den Torfstich wieder ein ebnete, indem er die lockere, gelbe Torfmasse der Oberflächenschichten in die Tiefe der Löcher hineinwarf und dann, so gut es ging, Erde darüber schüttete. Fest an diese Wiese grenzt noch ein alter, nicht eingeebener Torfstich. Hier wachsen nur wenig *Dianthi*. Vielmehr hat unsere Pflanze ihren Hauptstandort am Rande von Gräben, die nach Einebnung der Moorlöcher gezogen wurden. Somit erhalte ich den Eindruck, daß die Art hier einwanderte, nachdem der Mensch ansässig geworden war und die Brennbarkeit des Torfs erprobt hatte. Wenn wir die Zeit der endgültigen Besiedlung unserer Provinz auf etwa 2000 v. Chr. Geburt ansetzen, so haben wir Grund zu der Annahme, daß *D. superbus* hier erst später einwanderte. Die jetzt im Rückzug begriffene Pflanze scheint einst eine weitaus größere Verbreitung gehabt zu haben.

Dies stimmt durchaus mit den Angaben älterer Autoren überein, welche angeben, daß die Prachtnelke unlängst in unserer Provinz nicht so selten gewesen sei, wie augenblicklich. So hat mein Vater sie noch

als Kind bei Hohenwestedt, auf dem Mittelrücken der Provinz gesehen. Der alte, von ihm bezeichnete Standort hat allerdings längst der Kultur weichen müssen, ebenso wie auch der Standort im Oldenburger Bruch durch Ausheben der Gräben vernichtet werden wird, wenn es nicht den Bestrebungen der Arbeitsgemeinschaft für Floristik in letzter Stunde gelingt, das Verhängnis von dieser bei uns so seltenen Pflanze abzuwenden, indem das Bruch unter staatlichen Schutz gestellt wird.

Es verdient festgestellt zu werden, daß *D. superbis* den Schnitt nicht verträgt, im Gegensatz zu *Lychnis flos cuculi*, mit der unsere Art recht nahe verwandt zu sein scheint und mit der sie im Oldenburger Bruch den Standort teilt. Der durch meinen Vater, CHRISTIAN ROHWEDER, bekanntgewordene Fundort bei Dellbrück im Sarzbüttler Kratt und an der alten Landstraße, die südlich der von Meldorf führenden Chaussee sich entlang zieht, ist auch dem Untergange geweiht, obgleich die Bewohner des Dorfes die Pflanze, an der sie selbst ihre Freude haben, in erfreulicher Weise schützen. Meine im Herbst 1936 durchgeführten Zählungen haben ergeben, daß der Bestand gegenüber 1933 erheblich abgenommen hat. Das gilt für beide Standorte auf der Geest gleichzeitig. Da auf Veranlassung des früheren Landrats, Dr. KRACHT, das stark zugewachsene Kratt von Sarzbüttel im vorletzten Jahre gelichtet wurde, um der Pflanze den Existenzkampf zu erleichtern, ist vielleicht auf ein Wiederaufleben der Bestände zu hoffen. Im letzten Jahr fand ich allerdings im Kratt nur noch 10 Pflanzen in kümmerlichem Zustand und an der Landstraße gar nur 2.

Wenn *D. superbis* auch nachgewiesenermaßen eine hohe Anpassungsfähigkeit innerhalb der beiden beschriebenen Lebensräume besitzt, so verträgt er doch Düngemittel, vor allen Dingen den Kalk und den Stickstoff, nicht. Dies äußert sich darin, daß bei Pflanzen, die auf Kalk wachsen, die Antheren degenerieren, was ich durch cytologische Untersuchungen feststellen konnte. Auch scheinen die an unsere Pflanze angepaßten Insekten, die langrüsseligen Schmetterlinge, zu fehlen. Es kommt auf der Geest allerdings der Schwalbenschwanz (*Papilio Machaon*) gelegentlich vor, dessen Raupe ich an *Pimpinella saxifraga* feststellen konnte. Aber der *Taubenschwanz*, dem die Bestäubung unserer Art zu meist zugeschrieben wird, scheint hier zu fehlen. Jedenfalls ist er so selten, daß eine Bestäubung durch ihn nicht hinreicht, um die nötige Samenbildung zu erwirken. Die Blüten der Pflanze sind von kleinen Käfern besucht, welche hier Pollen rauben. Bei dem spärlichen Wuchs der Pflanze werden diese winzigen Tiere nicht in der Lage sein, die Arbeit auszuführen, die den größeren Insekten zukommt.

Im Sarzbütteler Kratt und am alten Dellbrügger Krattweg wächst *D. superbis* im Schatten lichter Eichen, die mit zahlreichen Faulbaumsträuchern untermischt und von niedriger Wuchsform sind. Alte Bestände von *Pteris aquilina* und *Polypodium vulgare* nehmen den größten Teil des

Lichts für sich in Anspruch, halten aber den Blick der Menschen von der selten schönen Pflanze ab.

Gemäß der eingangs erwähnten Vergrößerung der Gesamt-Chromosomenmasse unserer Art und ihres C/KL läßt sich eine weitere Steigerung von Merkmalen oder Eigenschaften gegenüber den verwandten Diploiden mit geringerer Chromosomenmasse und kleinerem Chromosomen-Kernraumverhältnis feststellen. Abgesehen von den Arten der *giganteus*-Gruppe erscheint der Wuchs hier am höchsten. Das Blätterwerk zeigt seine volle Entfaltung. Die Verästelung der oberirdischen Sprosse erfährt mächtige Ausmaße. Das Blattgrün ist voll und satt. Das in den Zellen gebildete Saponin ist so wirksam, daß selbst größere Tiere, wie Kaninchen, die Blätter nicht fressen, während andere Nelken gelegentlich von diesen Nagern angegangen werden. Die Blüten entfalten bei dieser Diploiden ihre schönste Pracht; der bekannte Name Prachtnelke für unsere Art übertreibt nicht. Die Steigerung des Blütendurchmessers gegenüber der vorigen Art ist erstaunlich. Weil die Wirkung der Farbe proportional der Fläche anzusetzen ist, so nimmt sie mit dem Quadrat des Halbmessers zu. Da der Blütendurchmesser gegenüber dem von *D. Carthusianorum* etwa um das Doppelte zugenommen hat, so verfügt unsere Art über die 4fache Leuchtwirkung der Blüte. Damit kann die Blühperiode ganz erheblich verlängert werden, weil der Gesamteffekt aller verfügbaren Blüten zum Anlocken der Insekten nicht mehr erforderlich ist. Wenn dennoch der Erfolg dieses gewaltigen Einsatzes an wertvoller Substanz nur recht dürftig erscheint, da sich, wie der Versuch beweist, nur wenig keimfähige Samen bilden, so ist dies mit dem Mangel an geeigneten Standorten und Insekten zu erklären. Jedenfalls kann die Überlegenheit in der Anpassung an verschiedene Standorte als allgemein anerkannte Tatsache gelten.

Die Kultur der Art im Kieler Botanischen Garten hat bewiesen, daß sie gegen die von Menschen herrührenden Einflüsse widerstandsfähiger ist als irgendeine der vorher besprochenen Arten. Eine *D. superbus*-Staude aus dem Sarzbütteler Kratt hat sich bereits 10 Jahre im Kieler Garten scheinbar ganz wohl gefühlt und hat jährlich durch Bestockung der Wurzel an Umfang zugenommen.

6. *Dianthus arenarius* L.

Die bisher verfolgten Gedankengänge, soweit sie die Gattung *Dianthus* und die Abhängigkeit der Arten von der Chromosomenmasse und dem C/KL betreffen, sollen ihren Abschluß finden durch eine Betrachtung des polyploiden *D. arenarius*, der etwa auf gleicher geogr. Breite in den Ostseeprovinzen beheimatet ist.

Die Art ist tetraploid und hat $n = 30$ Chromosomen. Der Durchmesser der Einzelchromosomen ist mit $0,774 \mu$ etwas kleiner als bei *D. superbus* mit $0,832 \mu$; aber die Gesamtmasse der Chromosomen ist

wegen des höheren Grades der Polyploidie mit $13,4\mu^3$ gegen $9\mu^3$ um 49% größer als bei *D. superbis*. Die Zunahme der Chromosomenmasse beträgt trotz genauer Verdoppelung der Einheiten nicht, wie erwartet werden konnte, das Doppelte gegenüber der Ausgangsart, sondern etwa nur die Hälfte, weil die Einzelchromosomen kleiner erscheinen als bei der Vergleichsart. Da die Einzelchromosomen nach Größe und Form denen des *D. superbis* gleichen, besonders aber, weil das C/KL dem entsprechenden Wert des *D. superbis* sehr nahekommt, dürfen wir annehmen, daß *D. arenarius* sich aus Vorfahren des *D. superbis* durch Autopolyploidie abgeleitet hat. Wenn diese Annahme richtig sein soll, muß nachgewiesen werden, daß *D. superbis* und *D. arenarius* in wesentlichen körperlichen und physiologischen Merkmalen übereinstimmen. Den ersten Teil dieses Beweises glaube ich in meiner Arbeit von 1934 erbracht zu haben und kann mich hier auf die kurze Bemerkung beschränken, daß beide Arten, abgesehen von der Blütenfarbe, einander so ähnlich sind, daß nur der Kenner sie zu unterscheiden vermag. Es ist dieser Arbeit vorbehalten, darauf hinzuweisen, daß beide Arten auch in den wesentlichsten physiologischen Merkmalen übereinstimmen, daß *D. arenarius* seiner Ausgangsform in gewissen Dingen überlegen, in anderen wieder unterlegen ist und daß dies Verhalten auf den Unterschied im Grad der Polyploidie zurückgeführt werden kann.

D. arenarius hat mit 210 gegen 295 PMZ bei *D. superbis* 29,4% Pollenmutterzellen weniger als die Vergleichsart. Damit erscheint die tetraploide Nelke, wenn sie mit ihrer mutmaßlichen Stammform verglichen wird, im Nachteil. Da der Duft des *D. arenarius* stärker und angenehmer ist als der des *D. superbis*, so kann dieser Nachteil der Art zum Vorteil gereichen, wenn durch Duft und Honig Insekten angelockt werden, welche die Bestäubung der Blüten besser gewährleisten als dies bei *D. superbis* der Fall ist. Die Verhältnisse scheinen nun in der Tat so zu liegen, wie eben angedeutet wurde. Da *D. superbis*, wie ich beobachtete, in Schleswig-Holstein fast ausschließlich von pollenraubenden Käfern besucht wird, welche die Fremdbestäubung kaum bewerkstelligen können, während langrüsselige Schmetterlinge, wie die *Macroglossa*-Arten, denen HEGI die Bestäubung zuschreibt, so gut wie gar nicht vorkommen und auch nicht durch andere Schmetterlinge ersetzt sind, so liegen die Verhältnisse für *D. arenarius* wesentlich günstiger, da er in den Sanden ostpreußischer Kiefernwälder und Dünen lebt, die dem Wind freien Durchzug gestatten und den Sphingiden bessere Lebensbedingungen bieten als Schleswig-Holstein. Weil *D. arenarius* gerade dann seine Blüten entfaltet, wenn die Sphingiden fliegen, also im Juni und Juli, so ist es zu erklären, daß die Art in ihrer Heimat gesunde, lebenskräftige Bestände bildet, während *D. superbis*, der in der Provinz erst im August bis September und Oktober blüht, hier immer weiter zurückgeht, weil seine Blütezeit im Norden und Westen außerhalb der Flugzeit der langrüsseligen

Schwärmer liegt. Wir erkennen also, daß mit der Abnahme an Pollenmutterzellen durch Zunahme an Honig und Duft wirklich eine bessere Bestäubungsmöglichkeit geschaffen zu sein scheint, die im Zusammenhang mit der Vorverlagerung der Blütezeit der Erhaltung der Art besser dient als die Einrichtungen der Blüte von *D. superbis*. Der tetraploide *D. arenarius* erscheint also dem diploiden *D. superbis* gegenüber in der Physiologie der Blüten im Vorteil.

Ferner ist der polyploide *D. arenarius* dem diploiden *D. superbis* in der Verästelung seiner Grundachse überlegen, wodurch die Polsterbildung der Art ermöglicht wird. Gerade diese Geschlossenheit der Bestände, welche durch blühende und nichtblühende Stengel bewirkt wird, erweist sich als erfolgreiches Mittel, unliebsame Nachbarn fern zu halten. Der Rasen des *D. arenarius* ist so dicht, daß Keimlinge und jüngere Pflanzen von der geschlossenen Masse stark schattender Triebe erstickt werden. Diese geschlossenen Bestände des *D. arenarius* liefern der Pflanze noch einen weiteren bedeutsamen Vorteil. Die Knospen der massigen Polster blühen fast gleichzeitig auf und bilden ein weißes, duftendes Meer, wodurch die geeigneten Besucher besser angelockt werden, als wenn zu einer Zeit, wo die Nächte schon kalt werden, im Schatten von Eichen hier und da eine einzelne *D. superbis*-Blüte ihren Duft aushaucht.

Dazu kommt eine Anpassungsbreite, welche die des *D. superbis* weit in den Schatten stellt. Während dieser auf Torfwiesen, Moor- und Krattböden zu finden ist, also auf Böden, welche in entsprechender Aufbereitung mit der Zeit an Korn und Wiesengras hinreichende Erträge liefern, hat sich *D. arenarius* dem weißen Dünensand angepaßt und hat es hier bis zu der Vollkommenheit von *Carex arenaria*, *Elymus arenarius* und *Psamma arenaria* gebracht. Alle 3 Vergleichspflanzen sind polyploid. Damit ist gezeigt, daß bei der Besiedelung des reinen, dünnen und zum Teil salzhaltigen Sandes die Polyploidie gegenüber den Diploiden überlegen sind. Der große Vorteil der Polyploidie gegenüber den Diploiden bei der Besiedelung schwieriger Lebensräume kann kaum klarer in die Erscheinung treten, als beim Vergleich von *D. arenarius* mit ihrer mutmaßlichen Stammform *D. superbis*. Während *D. arenarius* Schritt für Schritt die Dünen der Ostsee und andere Sande erobert, wird seine mutmaßliche Stammform vom polyploiden Konkurrenten unaufhaltsam beiseite gedrängt.

Auch erscheint die Widerstandskraft des *D. arenarius* gegen die Gifte, die der Mensch durch seine Düngestoffe in den Boden hineinträgt, dem *D. superbis* gegenüber erhöht. Der nachweislich seit über 30 Jahren im Kieler Botanischen Garten befindliche Rasen von *D. arenarius* steht hier zwar auch im Sand wie in seiner Heimat; aber die Unterlage ist im Botanischen Garten bedeutend besser als sie je in den ostpreußischen Sanden sein kann. Da der Rasen Jahr für Jahr in gleicher Üppigkeit blüht und Degenerationserscheinungen in seinen Antheren nicht beob-

achtet werden konnten, erscheint die obige Annahme gerechtfertigt. Vor 2 Jahren wurde ein *D. arenarius*-Rasen im Alpinum in gute Gartenerde gesetzt. Der Rasen hat sich inzwischen mächtig entfaltet und bereits 2mal reich geblüht. Das hätte sich keine diploide Nelke gefallen lassen.

Was nun die Verbreitung der Art angeht, so erscheint sie auf den ersten Blick dem *D. superbus* unterlegen, da sie lediglich im Ostseegebiet nachgewiesen worden ist. Es ist aber sehr wohl möglich, daß sie im europäischen und asiatischen Rußland unter anderem Namen auftritt, da sie eine Reihe schwer zu unterscheidender Arten und Rassen bildet, wie *D. glaucus Blockii* und *D. acicularis* Fisch. In Österreich-Ungarn und auf dem Balkan geht *D. arenarius* in Formen des *D. petraeus* über, die, in einen Garten gepflanzt, einander sehr ähnlich werden. Es besteht deshalb eine gewisse Berechtigung, alle tetraploiden Formen aus diesen beiden Verwandtschaftskreisen als Gesamtart *D. arenarius* der Gesamtart *D. superbus* gegenüberzustellen. Da nun aber WILLIAMS dem Formenkreis des *D. arenarius* allein ein Areal zuschreibt, das im Norden von Finnland, im Süden von Dalmatien, im Osten vom Baikalsee und im Westen von Hannover begrenzt wird, und das Verbreitungsgebiet des *D. petraeus* auf Österreich, Galizien, Bulgarien und Rumänien ausdehnt, so erscheinen diese Formenkreise zusammengenommen denen des *D. superbus* in ihrer geographischen Verbreitung mindestens gleichwertig, wenn nicht überlegen.

Beim Vergleich der Vitalität des tetraploiden *D. arenarius* mit der des diploiden *D. superbus* würden wir dem *D. arenarius* nicht gerecht, wenn wir nicht das verschiedene stammesgeschichtliche Alter der beiden Vergleichsarten in Betracht zögen. Da sich *D. arenarius* als tetraploide Art aus einer diploiden Stammform entwickelt haben muß, so ist das phylogenetische Alter der Stammform höher anzusetzen als das der abgeleiteten. Nun ist aber die Ausbreitung einer Art eine Funktion der Zeit. Es ist daher selbstverständlich, daß dem *D. superbus* ein bedeutender Zeitvorsprung bei seiner Ausbreitung förderlich gewesen ist.

Durch Vergrößerung der Chromosomenmasse, die in diesem Fall durch Übergang zur Polyploidie erwirkt worden ist, sind dem diploiden *D. superbus*, der vermuteten Stammform, gegenüber eine Reihe von Änderungen im Bau und in den Lebensverrichtungen der Art hervorgerufen worden, die nicht einfach als Verstärkungen von Merkmalen aufzufassen sind, wie sie bei Arten mit niederem C/KL und geringerer Chromosomenmasse aufgezeigt werden konnten. Während bisher eine stufenweise Zunahme in der Ausbildung von Merkmalen verfolgt wurde, beobachten wir hier ein sprunghaftes Auftreten anderer Merkmale, die nicht ohne weiteres als Fortsetzung primitiver Anlagen angesehen werden können. Die Wurzel bildet starke Ausläufer und Verästelungen, die zur Rasenbildung führen, als ein äußerliches Kennzeichen aller polyploiden Nelken. Diese Rasenbildung, die mutativ entstanden zu sein scheint

und mit dem Merkmal der Polyploidie zusammenhängen wird, bietet zwei wesentliche Vorteile. Erstens vermag solch ein dichter Rasen jede Pflanze, die nicht über dasselbe Merkmal verfügt, im Keim zu ersticken. Hochvitale Unkräuter wie die polyploiden *Poa annua* oder *Sonchus arvensis* gehen bald ein, wenn sie durch Zufall unter einen solchen Rasen geraten. Zweitens halten solche Polster das atmosphärische Wasser ausgezeichnet fest, was bei unserer Art für ihre Anpassung an die Dünen von hoher Bedeutung sein muß.

Ferner ist der Blütendurchmesser der Art erheblich kleiner als bei *D. superbus*. *D. arenarius* ist also in diesem Merkmal zurückgegangen. Der Duft hat dagegen erheblich zugenommen. Andererseits ist die rote Farbe der Petalen verschwunden, die des Kelches aber verstärkt. Fast sämtliche Blüten des Rasens brechen gleichzeitig auf und verbreiten einen wunderbaren Duft und einen mächtigen Leuchteffekt, Merkmale, die wir in der vermuteten Stammform nicht vorfinden. Die Stengel liegen nieder, wohl in Anpassung an die harten Winde der See, während *D. superbus* hoch aufragt. Die Blätter sind schmal und dicht und stehen in gedrängten Rosetten; bei *D. superbus* sind sie weich und breit und weitläufig am hohen Stengel verteilt. Auch die vollendete Anpassung an den weißen Sand der See tritt bei unserer Art unvermittelt hervor und ist unter den polyploiden *Dianthi* einzigartig. Lediglich der Blütenbau ist der gleiche geblieben wie bei *D. superbus*. Die geschlitzten Petalen, der drüsige Schlund mit dem eigenartig olivengrünen Fleck, der lange Kelch mit seiner braunroten Farbe, der typische Duftstoff, der locker dichasische Blütenstand und andere Merkmale erinnern so deutlich an *D. superbus*, daß man eine verkleinerte Form der großen Verwandten vor sich zu haben glaubt. Im Gegensatz zu den Beobachtungen, die wir an den zuerst besprochenen diploiden Nelken gemacht haben, finden wir hier entweder ganz neue oder verringerte Merkmale.

II. Kurze tabellarische Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse.

D. Armeria. Einjährig, unbeständig, geringe Wurzelbildung. Blattwerk schwach entwickelt; Stengel krautig, wenig fest. Blüten klein, ohne Leuchtwirkung und Duft. Samen von hoher Keimkraft. Gleichzeitige Entfaltung vieler, kleiner Blüten. Ranken und Blattrosetten fehlen. Wiederergänzungsvermögen gleich null. Hohe Wachstumsgeschwindigkeit. Vitalität ganz gering. $VC = 0,385 \mu^3$; $C/KL = 1/732$.

D. deltoides. Ein-, zwei- bis mehrjährig. Erheblich beständiger. Wurzelbildung besser. Blattwerk stärker entwickelt. Stengel krautig, aber fester, an den Boden geschmiegt, Blüten größer; Leuchtwirkung der einzelnen Blüten stärker betont. Blühperiode und Blühdauer der Einzelblüte verlängert. Duftwirkung der Blüte erhöht. Geringe Blattrosettenbildung. Wiederergänzungsvermögen gering. Fertilität erhöht. Hält den erkämpften Standort fest; verträgt Lehm oder Tonböden

schlecht. Empfindlich gegen Ca und N. Zunahme der Antherenlänge; Abnahme der Stengellänge. $VC = 0,79 \mu^3$. Zunahme um 105% gegenüber dem V/C der vorigen Art. $C/KL = 1/352$. Zunahme um 118%.

D. silvestris. Mehrjährig, aber nicht ausdauernd. An seinen natürlichen Standorten recht beständig, verträgt aber die Ebene schlecht. Wurzelbildung weiterhin verbessert; ebenso das Blattwerk. Stengel straff und fest, aufrecht, bedeutend höher als bei voriger Art. Blüten stark vergrößert; Leuchtwirkung und Duft weiterhin erhöht. Fertilität maximal. Stärkere Blattrosettenbildung, ohne Ranken und Rasenbildung. Empfindlichkeit gegen Ca und N geringer. Wurzeln im Torf kleiner Kalksteinhöhlen. Geht bis an die Vegetationsgrenze, wo er kurzstengelig wird und der Duft mit der Fertilität abnimmt. Verträgt Lehmböden nicht. Blütendauer weiterhin erhöht. Wiederergänzungsvermögen noch gering. Zunahme der Antherenlänge. $VC = 4,08 \mu^3$. Zunahme gegenüber dem der vorigen Art um 415%. $C/KL = 1/92$. Zunahme dem der vorigen Art gegenüber um 280%.

D. Carthusianorum. Gelegentlich mehr als 7jährig, aber nicht ausdauernd. Bewohnt die Gebirge und die Ebene. Paßt sich an kiesige Wegränder, sandige Felder, trockene Gebirgshänge und selbst an weißen Dünen sand an. Winterhart. Wurzelbildung weiterhin vervollkommenet. Blattwerk wie bei voriger Art. Ebenso der Stengel. Blütenstand gedrängt doldig, Blütendurchmesser gegenüber der vorigen Art etwas verkleinert. Leuchtwirkung des gesamten Blütenstandes erhöht. Empfindlichkeit gegen Ca und N sinkt weiter ab. Wurzeln nicht im Torf, sondern im sandigen Boden. Fertilität und Länge der Antheren nimmt der vorigen Art gegenüber ab. Verträgt etwas NaCl. Stärkeres Ausbreitungsvermögen. Grundachse ästig mit kriechenden, sterilen Sprossen; Übergang zu dichtrasiger, ausdauernder Wuchsform. In guten, nährstoffreichen Böden verfault sie. $VC = 6,1 \mu^3$. Zunahme dem der vorigen Art gegenüber um 49,5%. $C/KL = 1/73,7$. Zunahme dem der vorigen Art gegenüber um 26%.

D. superbus. Gelegentlich mehr als 10jährig, aber nicht ausdauernd. Bewohnt die Gebirge und die Ebene, Wiesen, Wälder, Heiden und Sümpfe. Winterhart. Wurzelbildung erinnert an die polyploider *Dianthi*. Blattwerk bedeutend vollkommener als bei voriger Art. Stengellänge und Festigkeit maximal. Blütenstand locker dichasisch. Leuchtwirkung der Einzelblüte maximal. Blütendurchmesser ebenfalls. Verlängerung der Blühperiode über 2 Monate. Empfindlichkeit gegen Bodensalze sinkt weiter ab. Wurzelt im Torf oder im Heidesand. Fertilität nimmt gegenüber der vorigen Art schwach zu. Ausbreitungsvermögen weiterhin verstärkt. Ästigkeit der Grundachse nimmt weiter zu. Regenerationsvermögen und Wurzelbildung kriechender Sproßteile nicht beobachtet. Verfault in guten Böden. $VC = 9 \mu^3$; Zunahme gegenüber dem der vorigen Art um 47,5%. $C/KL = 1/57, 1$. Zunahme dem der vorigen Art gegenüber um 28,8%.

D. arenarius. Mehr als 30jährig. Ausdauernd. Angepaßt an die weißen Dünenande der Ostsee, verträgt aber Ca- und N-haltige Böden sehr gut, ohne zu faulen. Winterhart. Wurzeln kräftig entwickelt. Starke Verästelung der Grundachse. Bildet dicht geschlossene Rasen. Starkes Regenerationsvermögen. Die nicht blühenden Triebe schlagen in geeigneter Erde Wurzeln. Länge und Festigkeit der Stengel nehmen ab. Stark entwickeltes Blätterwerk. Blütenstand locker dichasisch wie bei voriger Art. Fast alle Blüten eines Rasens blühen synchron. Gewaltige Leuchtwirkung der geöffneten Blüten. Starke Verkürzung der Blühperiode. Starke Verkürzung der Reifezeit der Blüte. Wurzelt in Sand und in guter Erde. Fertilität nimmt gegenüber der vorigen Art ab. Die Größe der Blüte nimmt ab. Der Duft nimmt stark zu. $VC = 13,4 \mu^3$. Zunahme der vorigen Art gegenüber um 49%. $C/KL = 1/55,3$; gegenüber der vorigen Art schwach vergrößert. Die Art ist polyploid. $n = 30$.

Ergebnis.

5 diploide und eine tetraploide Nelke mit steigender Chromosomenmasse und steigendem Chromosomen-Kernraum-Verhältnis wurden auf ihre Vitalität hin untersucht. Gesichert erscheint, daß bei den 5 Diploiden eine stetige Zunahme der Vitalität zu beobachten ist. Mit dem Übergang zur Polyploidie nimmt die Vitalität sprunghaft zu. Bedingt ist die Vitalitätszunahme durch eine stetige Vervollkommnung der Wurzel, die sich aus unscheinbaren Anfängen stetig zu einer widerstandsfähigen und leistungsfähigen, tiefgreifenden und stark verzweigten Pfahlwurzel entwickelt. Begleitet ist diese Ausbildung der Wurzel von einer Steigerung der Fähigkeit, den Wurzelhals zu bestocken und Ausläufer zu bilden, die in der angeführten Reihenfolge immer dichter zusammentreten und schließlich geschlossene Rasen bilden. Auch die Ausbildung des Blätterwerks nimmt in der gegebenen Reihenfolge zu. Mit Ausnahme von *D. silvestris*, der ja einem ganz anderen Lebensraum angehört, insofern als er in alpinen bis hochalpinen Lebensgemeinschaften anzutreffen ist, läßt sich bei den Diploiden eine Zunahme des Blütendurchmessers, der Leuchtwirkung der Blüte, des Duftes, der Fertilität, der Antherenlänge und Stengellänge feststellen. Auch rückt die Blütezeit der Arten immer weiter hinaus, und die Empfindlichkeit gegenüber den Düngemitteln läßt nach, je mehr die Chromosomenmasse anwächst.

Mit dem Übergang zur Polyploidie tritt als neues, unter den Diploiden unbekanntes Merkmal, ein ausgesprochenes Wiederergänzungsvermögen hervor, das sich darin äußert, daß Ranken und abgerissene Stengelteile unter günstigen Bedingungen Wurzeln schlagen und so eine vegetative Vermehrung der Art bewirken. Solche Pflanzen wuchern; sie müssen jährlich zurückgeschnitten werden, weil sie den ihnen zugewiesenen Platz überschreiten. Gleichzeitig sinkt die Fertilität ab. Mit abnehmender Pollenzahl wird aber die Leuchtwirkung der Blüten gesteigert, der nötige

Insektenbesuch gefördert und die Samenbildung günstig beeinflußt. Das plötzliche Hervorbrechen einer neuen, für die Vitalität der Art so bedeutsamen Eigenschaft, mit dem Übergang zur Polyploidie ist mit der Vergrößerung der Chromosomenmasse und des Chromosomen-Kernraum-Verhältnisse nicht sichtbar verbunden. Diese Annahme wird dadurch unwahrscheinlich gemacht, daß das C/KL nur unmerklich zugenommen hat. Der mutative Vorgang des Überganges zur Polyploidie schließt doch wohl noch ungeklärte Begleitumstände in sich. Um diesen letzten Sachverhalt zu zeigen, war der Vergleich mit einer polyploiden Nelke nötig, zumal sie als Ableitung der letzten Diploiden angesehen werden darf.

Literaturverzeichnis.

- Ascherson, P. u. P. Gräbner:** Synopsis der mitteleuropäischen Flora, Bd. 5. 1929.
Baur, E.: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1922. — **Blackburn, K. B.:** Z. Abstammungslehre, Suppl. I, 439—446. — **Christiansen, Albert, Willy u. Werner:** Flora von Kiel, 1922. — **Fagerlind, F.:** Acta Horti Bergiani, 11, Nr 9. — **Delaunay, L. N.:** Planta (Berl.) 7 (1929). — **Engler, A.:** Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 14, S. 7. 1926. — **Gairdner, A. E. u. C. D. Darlington:** Genetica ('s. Gravenhage) 13 (1931). — **Hagerup, O.:** Hereditas (Lund) 18, 122f. (1933). — **Hegi, G.:** Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. 3. — **Heilborn:** Hereditas (Lund) 19, 233f. (1934). — **Heribert-Nilsson, N.:** Hereditas (Lund) 15, 309f. (1931). — **Manton, J.:** Z. Abstammungslehre 67, 41f. (1934). — **Müntzing, A.:** Hereditas (Lund) 14, 153f. (1930); 17, 223f. (1933). — **Navaschin:** Cytologia 5, 169f. (1934). — **Peterson, D.:** Diss. (Lund) 1936. — **Prahl u. Junge:** Schul- und Exkursionsflora von Holstein, 1913. — **Rohweder, H.:** Englers Bot. Jb. 66, 249f. (1934). — **Tischler, G.:** Ber. dtsh. bot. Ges. 36 (1918). — **Tischler, G.:** Bot. Jb. 47, H. 1 (1935). — **Winkler:** Z. Bot. 8, 417 (1916).
-