

(Aus dem Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich.)

Erblichkeitsforschungen an calycanthenen Primeln.

Von **Alfred Ernst.**

Kleinmutationen gelten zur Zeit als wichtigstes Element der Evolution. Die Bedeutung gelegentlich auftretender stärkerer Abweichungen wird für die Formen-*Neubildung* in der freien Natur gering eingeschätzt; sie werden als *Anomalien*, *Mißbildungen* bezeichnet, die schon deswegen der Auslese nicht standhalten, da sie zumeist einen verminderten Fertilitätsgrad aufweisen. In der Pflanzenkultur dagegen sind solche Anomalien im botanischen Sinne vielfach zum Ausgangspunkt erfolgreicher Züchtungen geworden. Im besonderen in der *Blumenzucht* spielen als *Abweichungen von der Norm* auftretende *sekundäre* Veränderungen in Zahl und Größe der Organe der einzelnen Blütenblattkreise, die Veränderung der Symmetrie- und Lagenverhältnisse und ganz besonders die *Organumwandlungen* eine große Rolle. Für die Erhöhung der Auffälligkeit der Blüten kommen eine ganze Anzahl von Möglichkeiten in Betracht, von denen die *Blütenfüllung* nur eine, vielleicht die häufigste und mannigfaltigste ist.

Blütenfüllung im weitesten Sinne kommt in sehr verschiedener Weise zustande, wie durch petaloide Ausbildung von Laubblättern, von Kelch-, Staub- oder Fruchtblättern, durch Umwandlung von Blütenorganen in auffällige, kronblattartige Nektarien, durch tangential oder sektoriale Spaltung von Kelch- oder Kronblättern, durch Vermehrung der Staubblattzahl, durch Spaltung ihrer Anlagen, durch Umwandlung von Fruchtblättern in Staubblätter und umgekehrt, durch Umwandlung des normal grünblättrigen Kelches in eine zweite Blumenkrone.

Von diesen Möglichkeiten hat die *Calycantheme*, die Bildung eines corollaähnlich entwickelten Kelches, wie E. TSCHERMAK schon zu verschiedenen Malen ausgeführt hat, in Züchter-

kreisen noch nicht die Beachtung gefunden, die ihr nach Art und Häufigkeit der gebotenen Möglichkeiten für die Züchtung reizvoller Neuheiten zukommen könnte. Bis vor kurzem waren in weiten Kreisen calycantheme Formen nur von Vertretern von vier Familien der sympetalen Dikotyledonen bekannt: die calycanthenen

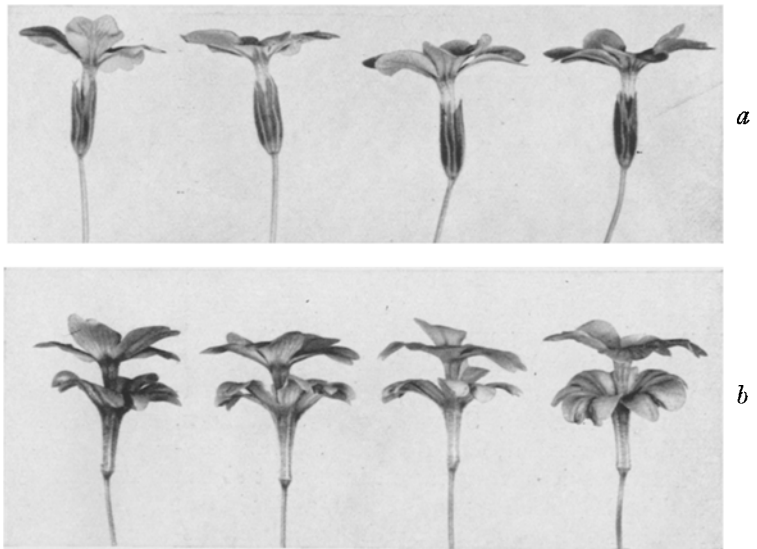


Abb. 7. Normalkelchige Langgriffel (a) und voll calycantheme Kurzgriffel der Fruchtfamilie 37/39. F₂-Generation nach Einkreuzung der Calycantheme in die Wildart *Pr. acaulis*.

Rassen von *Campanula medium* und einzelner verwandter Arten, von *Mimulus luteus tigrinus*, von *Rhododendron indicum* var. *Kaempferi* und die calycanthenen Sippen innerhalb der als „Gartenformen“ von *Pr. acaulis* und *Pr. officinalis* zusammengefaßten Bastardnachkommenschaften europäischer und asiatischer Frühlingsprimeln.

Viele andere der älteren Angaben über das Vorkommen der Calycantheme haben sich als unvollständig und irreführend erwiesen. Blütenfüllung durch Petaloidie des Kelches wird in der älteren Literatur vielfach als „Blütenfüllung“ schlechtweg bezeichnet und andererseits werden die von einzelnen Autoren für calycantheme Formen gebrauchten speziellen Bezeichnungen, wie

„Duplex-Formen“, „hose in hose-Formen“, von andern auch wieder für Blütenfüllung infolge anderer Bildungsabweichungen gebraucht. Das gilt nicht zum wenigsten auch für zahlreiche Angaben über die „Blütenfüllung“ in den Gattungen *Campanula*, *Mimulus* und *Primula* selbst, unter deren kultivierten Rassen neben den durch Calycanthemie doppelkronig gewordenen Formen auch zahlreiche weitere Typen der Blütenfüllung vorkommen, von denen einzelne in der Aus- und Umgestaltung ihrer Krone weit über die Auffälligkeit der Doppelkrone der calycanthen Formen hinausgehen. In der neuen Literatur ist auch ein bestimmter Typus der bei *Nicotiana* beobachteten Blütenfüllung vielfach als „hose in hose-Form“ bezeichnet und damit die Vorstellung geweckt worden, es handle sich um ein weiteres Beispiel der Calycanthemie. In Wirklichkeit verdankt die Doppelcorolla einiger gefülltblütigen Rassen von Tabakarten ihre Entstehung einer Tangentialspaltung der Corollanlage, wobei der Kelch im Verlauf der Blütenentwicklung in normaler Ausbildung und Funktion erhalten bleibt.

Es ist das Verdienst E. TSCHERMAKs in mehreren Arbeiten (1923—1935) darauf hingewiesen zu haben, daß Calycanthemie in verschiedener Ausprägungsstärke unter den Blütenpflanzen eine recht weite Verbreitung besitzt. Auf Grund eigener Erfahrung und aus der Literatur gab er letzthin (1935) eine Übersicht der calycanthen Formen unter den einjährigen und perennierenden Blumen, Stauden und Sträuchern, aus der hervorgeht, daß Beispiele schöner Calycanthemie bei Vertretern von insgesamt sieben Familien beschrieben worden sind, außer in den vier oben bereits genannten Verwandtschaftskreisen auch bei *Soldanella alpina* und *pusilla*, bei der Oleacee *Jasminum officinalis*, der Apocynacee *Vinca minor*, der Gesneracee *Sinningia speciosa* und bei mehreren Arten von *Azalea*. Darüber hinaus kann er 24 Fälle schlecht ausgebildeter oder nur angedeuteter Calycanthemie bei Gattungen derselben und 10 weiterer Familien anführen.

Mit der züchterischen Auswertung der in diesen Listen gegebenen Möglichkeiten muß das Studium des Erbganges der Calycanthemie parallel gehen. Über die Vererbung der Calycanthemie aber lagen bis vor kurzem nur wenige Arbeiten vor.

C. CORRENS hat 1905 als erster über die Fertilität und den Erbgang der Calycanthemie bei den calycanthen *Campanula*- und *Mimulus*-Rassen berichtet. Bei *Campanula* hat die Calycanthemie weitgehende Sterilität des Gynae-

ceums zur Folge. Der Pollen wird dagegen normal oder nahezu normal ausgebildet, so daß die Vererbungsweise der Calycanthemie hier vorzugsweise durch Kreuzungen zwischen normalkelchigen Rassen ♀ × calycantheme Rasse ♂ festzustellen war. Die calycanthen *Mimulus*-Formen wiesen dagegen fast unveränderte Fertilität auf, was neuerdings auch durch F. OEHLKERS (1935) bestätigt worden ist. Bei *Campanula* und *Mimulus* wird die Calycanthemie mit unvollständiger Dominanz und in verschiedenen Ausbildungsgraden auf die Nachkommen übertragen. Dasselbe ist nach den Untersuchungen von S. IKENO (1923) bei *Rhododendron indicum* der Fall, dessen calycantheme Sippen auch sonst in fast allen anderen Beziehungen mit denjenigen von *Campanula* und *Mimulus* übereinstimmen.

Ähnliches ist von J. DE VILMORIN (1922) und E. TSCHERMAK (1923) für den Erbgang der calycanthen Gartenformen von *Pr. acaulis* und ihren Bastarden mit *Pr. Juliae* festgestellt worden, deren Untersuchung, wie die beiden Autoren angaben, ähnlich wie diejenige der calycanthen *Mimulus*-Rassen, in vorteilhafter Abweichung von den calycanthen *Campanula*- und *Rhododendron*-Sippen, durch eine gar nicht oder doch nicht wesentlich geschwächte Fertilität calycanther Blüten erleichtert wird.

Meine eigenen Untersuchungen über den Erbgang der Calycanthemie von Primeln sind im Frühjahr 1923, noch vor dem Erscheinen der ersten TSCHERMAKschen Mitteilung, begonnen worden. Sie bezweckten anfänglich ebenfalls die Feststellung der erblichen Bedingtheit der Alternative *normalkelchig/calycanthem*. Sie ergaben auch ohne weiteres die bereits durch die vorangegangenen Untersuchungen festgestellte Vererbung der beiden Möglichkeiten durch ein Allelomorphenpaar mit *Dominanz* von calycanthem über normalkelchig. Darüber hinaus sind die Untersuchungen später nach zwei Richtungen weiter vorgetrieben worden:

1. Zur Analyse einer eigenartigen *Koppelung der Gene für die Ausgestaltung des Kelches mit denjenigen für die Heterostyliemerkmale*. Diese Koppelung bedeutete zunächst eine wesentliche Komplikation des Erbganges für Calycanthemie. Ihr Studium erschien aber deswegen von großem Interesse, weil bekanntlich die Alternative *Kurz-Langgrifflichkeit* im Erbgang der Alternative *männlich/weiblich* durchaus entspricht und damit die Koppelung des Calycanthemiemerkmals mit dem Heterostyliemerkmal zum genetisch genau übersichtbaren Analogon für die *geschlechtsgebundenen* Merkmale der Diözisten wird.

2. Die Feststellung der Ursachen der *Inkonstanz in der Häufigkeit des Auftretens der Calycanthemie bei Anlagetragern (Penetranz des Erbganges) und in der Stärke der Ausprägung (Expressivität) am einzelnen calycanthenen Individuum.*

Die erhaltenen Aufschlüsse dürften über ihre rein wissenschaftliche Bedeutung hinaus auch für züchterische Fragen von Wert sein.

I. Zur Morphologie der calycanthenen Primelkelche.

Normale Kelche und *normale Krone* der Blüten sind bei den Wildarten wie bei den Gartenformen der Frühlingsprimeln in Form, Größe, Färbung und auch im Geruch weitgehend verschieden. Die Umwandlung des Kelches in eine zweite Blumenkrone, die der eigentlichen Corolla in Größe und Differenzierung in keiner Weise nachzustehen braucht, bedeutet also eine recht weitgehende Organ-Metamorphose, so daß es begrifflich erscheint, daß außer vollen auch partielle Umwandlungen vorkommen.

Corolla-ähnliche Ausbildung des Kelches macht Veränderungen an *Kelchröhre* und *Kelchsaum* notwendig. Der röhrenförmige Teil des calycanthenen Kelches ist länger gestreckt und bleibt schmaler als am grünen Kelch. Während an normalkelchigen Blüten, namentlich des *officinalis*-Typus, der Kelch oft blasig von der schmalen Kronröhre absteht, liegen bei calycantherer Ausbildung Kelch- und Kronröhre einander häufig so dicht an, daß sie selbst an Längsschnitten durch frische Blüten vom bloßen Auge fast nicht als getrennte Organe wahrgenommen werden können.

Noch bedeutend stärkere morphologische Änderungen bedingt die Umwandlung des *Kelchsaumes* mit seinen schmalen, lanzettlichen Spitzen in einen breiten, tellerförmig ausgebreiteten *Kronsaum* mit herzförmig eingebuchteten Kronsaumlappen. Auch sie wird in einer großen Zahl von Blüten in vollkommener Weise erreicht, während in andern allerdings eine kleine grüne oder grünliche Spitze zwischen den beiden seitlich stark ausgewölbten Hälften einzelner Kronsaumlappen als letztes Anzeichen der erfolgten Metamorphose zurückbleibt.

Ähnlich wie in der *Form* von Röhre und Saum nimmt der voll calycantheme Kelch auch in seiner *Färbung* die Merkmale der Corolla an. Sowohl bei den aus Bastard-Nachkommen hervorgegangenen buntfarbigen Gartenformen wie auch in neuen calycanthenen Sippen aus der Kreuzung von calycanthenen Formen



Abb. 2. Voll calycantherer Kurzgriffel der F_3 -Fruchtfamilie 31/39. Pflanze 3jährig, die Blüten beider Blattrossetten voll calycanthem.

mit unsern einheimischen Wildarten. So weist der calycantheme Kelch in den neuen Sippen von *acaulis* und *elatior*-ähnlichen Formen deren



Abb. 3. Mittelstark calycantherer Kurzgriffel der F_3 -Fruchtfamilie 31/39. Pflanze 3jährig, die Blüten beider Blattrossetten mittelstark calycanthem.

helles, fahles Gelb, bei *officinalis*-ähnlichen Formen das kräftige Orange mit dem scharf ausgeprägten Saftmal, und bei den Bastardformen aus Kreuzungen mit *Pr. Juliae* und *Sibthorpii* intensiv blaue oder violette Farbtöne auf.

Zur Klassifizierung der verschieden weitgehenden Ausbildung habe ich (1928, 1931)

vier Stärkegrade der Calycanthemie unterschieden.

Als *normalkelchig* (n) wurden solche Blüten von Stöcken calycanthemem Sippen bezeichnet, welche nach Form und Färbung keine Spur blumenblattähnlicher Ausbildung ihrer Kelche zeigen, an denen also auch alle *Kelchzähne* in völlig normaler Weise entwickelt sind.

Als *leicht calycanthem* (l. cal.) gelten Blüten, an denen wenigstens einzelne Kelchzähne kleinere oder größere kronblattähnliche Partien aufweisen.

Mittelstark calycanthem (m. cal.) sind Blütenkelche, die deutlich calycanthem entwickelt sind, in der Größenentwicklung des Saumes wie auch in der kronblattähnlichen Färbung aber deutlich

Calycanthemie dann, „wenn der Kelch fast dieselbe Größe, Form und Farbe der Blumenkrone erreicht und der Abstand zwischen den Blumenkronblättern und den unter ihnen ausgebreiteten Kelchblättern ein sehr geringer ist“. Blüten dieser Art erwecken, wie er ausführt, bei flüchtiger Betrachtung den Eindruck, als ob die Blüte eine Verdoppelung der Blumenkronblätter aufweisen würde, da die mit den Lappen der eigentlichen Corolla alternierenden calycanthem gewordenen Kelchblattlappen sich fast oder ganz an die Blumenkrone anlegen. Dieses Extrem mit gleich langer Kelch- und Kronröhre betrachtet er als *gärtnerisch zu erstrebende Zuchtziel*. Unschön dagegen wirkt seiner Auf-

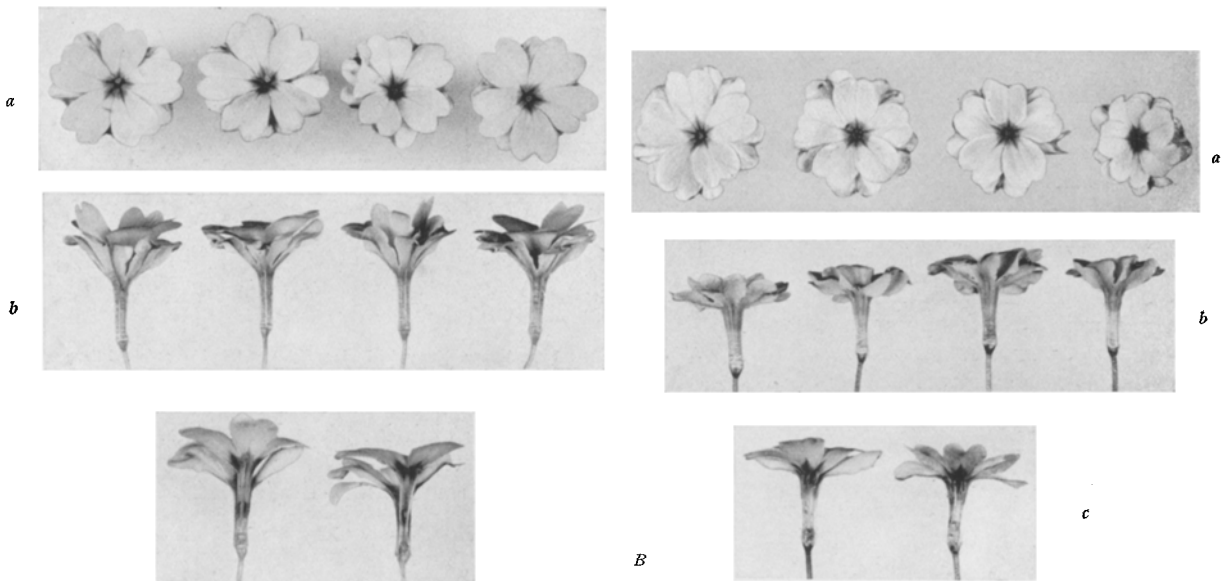


Abb. 4. A. Blüten eines voll calycanthemem *Lanzgriffels*, B. Blüten eines voll calycanthemem *Kurzgriffels* der F_2 -Fruchtfamilie 31/43. a. Blüten von oben, Alternanz der Kron- und Kelchsaumlappen, Narben der Langgriffel über den Kronschlund hinausragend. b. Blüten in [Seitenansicht, Kelch und Kronröhre von gleicher Länge. c. Habierte Blüten.

hinter der eigentlichen Corolla zurückbleiben.

Vollkommene Calycanthemie (v. cal.) liegt nur dann vor, wenn der calycantheme Kelch wirklich in Größe, Form und Färbung der Corolla gleichkommt.

Eine scharfe Abgrenzung zwischen den vier unterschiedenen Typen ist nicht möglich. In Wirklichkeit verbindet eine ununterbrochene Reihe von Zwischenformen die Normalkelchigkeit mit vollkommener Calycanthemie. Zweck der Unterscheidung einiger Calycanthemiegrade war nur die Umschreibung einiger Typen, deren Erbgang untersucht werden sollte. Sie decken sich nicht mit den von E. TSCHERMAK (1935) nach ihrem *züchterischen* Wert unterschiedenen Typen. Gut oder *schön* ausgebildet und damit züchterisch wertvoll ist nach ihm die

fassung nach die Calycanthemie dann, wenn der Abstand zwischen den beiden Kronen ein zu großer und zudem der Größenunterschied beträchtlich ist. Den idealen Ausbildungsgrad der Calycanthemie bezeichnet er mit 1, den schlechteren, aber für die Züchtung noch brauchbaren mit 2 und mit 3 nur mehr angedeutete Calycanthemie, bei welcher die Größe des blumenkronartig ausgebildeten Kelches hinter jener der Blumenkrone weit zurückbleibt oder nur noch einzelne Kelchzipfel etwas verbreitert und gefärbt sind.

Der von mir umschriebene Grad voller Calycanthemie (v. cal.) umfaßt, im Gegensatz zur Umschreibung TSCHERMAKS, sowohl Formen mit dicht genäherten Blumenkronen (vgl. Abb. 4) als auch diejenigen mit ziemlich voneinander ent-

fernten Kronen (Abb. 1 und 5), also zugleich die Kategorien 1 und 2 TSCHERMAK's. Seiner dritten Kategorie gehören die sämtlichen stärker abgeschwächten Calycanthemie-Grade, sowohl die m. cal.- und l. cal.-Typen meiner Skala an.

Auch in ihrem anatomischen Bau erreichen die umgewandelten Kelche, wie von P. FASSBIND (1931) gezeigt worden ist, eine weitgehende Annäherung an den Bau von Röhre und Saum der Corolla. Die Abänderungen vom Bau des normalen, grünen Kelches betreffen Form und Größe der Epidermiszellen von Außen- und Innenseite der Kronröhre, von Ober- und Unterseite am Kronsaum, die Ausbildung und Verteilung der Haare und Spaltöffnungen, des Mesophylls, der plasmatischen und nichtplasmatischen Inhaltstoffe (Chromatophoren, gelöste Farb- und Gerbstoffe), sowie schließlich noch den Verlauf und die Verästelungsart der Leitbündel. Über die Zugehörigkeit jeder einzelnen Partie eines geschwächt calycanthenen Kelches ist schon aus der Oberflächenansicht der Epidermis, am besten der Ober- und Unterseite der Kelchsaumlappen, zu entscheiden. Jede einzelne Zelle hat in ausgeprägter Art Kelchgewebe- oder Corollagewebe-Charakter; Zellen von intermediärem Bau wurden nicht beobachtet. Typische Kelchgewebe bleiben an m. cal. aber doch nicht voll calycanthenen Blüten i. b. um die Hauptleitbündel und an der als Ende der Mittelrippe eines jeden umgewandelten Kelchzahnes zwischen den verbreiterten Flächen verbleibenden, verkümmerten, kleinen grünen Spitze am gleichmäßigsten und am längsten erhalten.

II. Der Erbgang der Calycanthemie: Die Kopplung der Calycanthemie- und der Hesterostylie-Gene.

Calycanthemie ist bei *Primula*, wie bei *Campanula*, *Mimulus* und *Rhododendron*, ein erbliches Merkmal. Schon CH. DARWIN (1868, I, S. 465) hebt hervor, daß diese Eigenschaft fortgepflanzt werde. W. WOOLER kreuzte, wie er schreibt, „eine gemeine *Polyanthus* mit einer mit gefärbtem Kelch und einige der Sämlinge erben den gefärbten Kelch durch wenigstens

6 Generationen weiter“. Calycanthemie läßt sich ferner, wie zuerst von J. DE VILMORIN (1922, S. 209) festgestellt worden ist, auch bei *Art*-kreuzungen auf die Bastardnachkommen übertragen. Über eingehendere Vererbungsversuche mit calycanthenen Primeln aus der Sektion *Vernales* berichtet aber erst E. TSCHERMAK (1923, S. 9). Seine Versuche sind mit normalen und calycanthenen Formen der Gartensorten von „*Pr. veris-acaulis* und *Pr. elatior*“ sowie mit der bis dahin nur als normalblütig bekannten

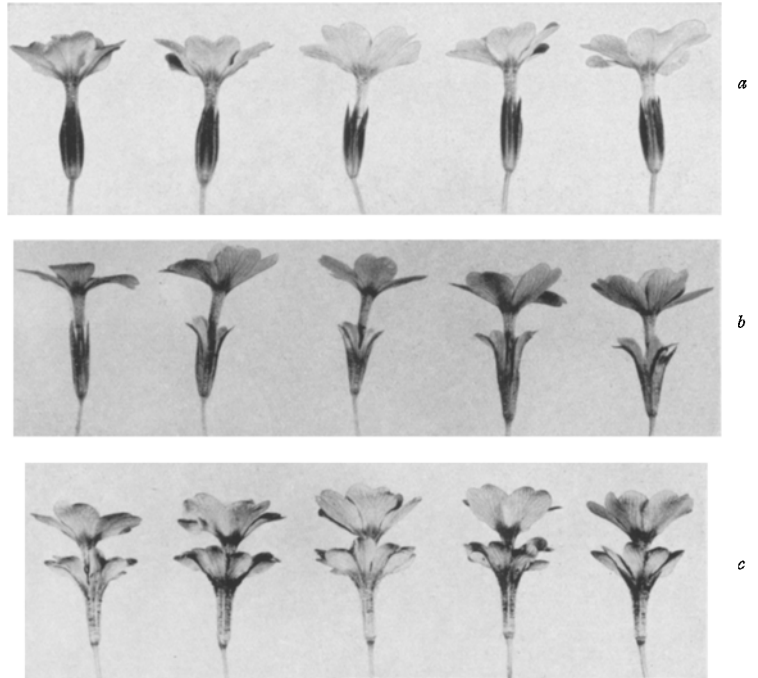


Abb. 5. Verschiedene Calycanthemiegrade an Langgriffeln der F_2 -Fruchtfamilie 31/39. a. Blüten eines normalkelchigen Langgriffels. b. 1 normalkelchige, 2 leicht und 2 mittel calycantheme Blüten des Langgriffels 31/39, 56". c. Voll calycantheme Blüten des Stockes 31/39, 35".

Pr. Juliae durchgeführt worden. Sie erwiesen eine *unvollständige Dominanz* von Calycanthemie über Normalkelchigkeit und die Möglichkeit der Übertragung verschiedener Ausprägungsstärken der Calycanthemie. Das Hauptziel der Untersuchungen, die Gewinnung einer konstanten, bei Bastardierung mit der Normalform in F_1 rein dominierenden calycanthenen Sippe, wurde noch nicht erreicht.

Ausgangsmaterial meiner eigenen Versuche zur genetischen Analyse des Calycanthemie-merkmals war ein calycantherer Kurzgriffel einer *acaulis*-ähnlichen Gartenform unbekannter Entstehung und Herkunft, dessen Blüten während mehrerer Jahre ausnahmslos einen vollkommenen Grad calycantherer Ausbildung

zeigten. Die Kronröhre der hellschwefelgelben und mit dunkelorange farbigem Saftmal ausgezeichneten calycanthemen Blüten war von normaler Länge und der tellerförmige Kronsaum 4—5 mm über dem in gleicher Weise ausgebreiteten Saum des petaloid entwickelten Kelches. Bei einem Teil der Blüten waren die Kronlappen kraus gestaltet, so daß sie bei flüchtiger Betrachtung den Habitus gefüllter Blüten vortäuschten. Alle Blüten waren langgestielte Einzelblüten; niedere oder höhere Blütenstände, die sonst bei Gartenformen von *Pr. acaulis* verbreitet sind, waren nicht vorhanden.

Als Partner für Kreuzungsversuche kamen zur

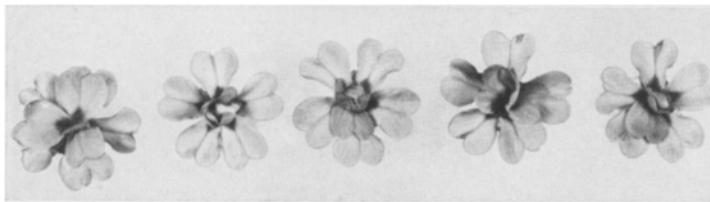


Abb. 6. Calycantheme Blüten vom Habitus gefüllter Blüten des Kurzgriffels 31/35, 53°. Der calycantheme Kelch gut entwickelt, sein Saum flach ausgebreitet. Kronsaumlappen unregelmäßig ausgebildet, nicht ausgebreitet, vom Aussehen der durch Umwandlung von Staubblättern oder von Staminodien entstehenden akzessorischen Kronsaumlappen. a in Seiten-, b in Oberflächenansicht der in *elatior*-ähnlich gestielten Blütenständen vereinigten Blüten.

Verwendung: Aus Samen herangezogene Topfpflanzen von *Pr. officinalis*, *acaulis* und *elatior* und die F_1 -Bastarde aus den Kreuzungen *Pr. officinalis* \times *Pr. acaulis*, *Pr. officinalis* \times *Pr. Juliae*, *Pr. elatior* \times *Pr. Juliae*, *Pr. acaulis* \times *Pr. Juliae* und aus Samen gezogene Topfpflanzen von *Pr. Juliae* selbst. Die Formenmännigfaltigkeit und Farbenpracht dieser F_1 -Bastarde sollte mit der die Auffälligkeit noch bedeutend erhöhenden Calycanthemie kombiniert werden. Dieses Ziel wurde nach Überwindung nicht geringer Schwierigkeiten in der Aufzucht der Keimlinge auch bald, wenigstens teilweise, erreicht. Die theoretischen Resultate aus den Versuchen der ersten Jahre, sowie der Umstand, daß Versuche mit denselben züchterischen Zielen bereits von E. TSCHERMAK im Gange waren, gab Veranlassung, die rein wissenschaftliche Frage-

stellung nach dem Erbgange der Calycanthemie in den Vordergrund der Untersuchung zu stellen. Da sich die Nachkommenschaften aus Einkreuzungen der calycanthemen Gartenform in Sippen der Wildart *Pr. acaulis* am fertilsten und am leichtesten kultivierbar erwiesen, wurde in der Folge auf die Fortführung der Versuche mit den Fruchtfamilien aus den Nachkommenschaften der *Pr. Juliae*-, *elatior*- und *officinalis*-Bastarde verzichtet. Es würde zu weit führen, an dieser Stelle die Resultate der Versuche im einzelnen mitzuteilen und zu diskutieren, über welche bereits 1928 und 1931 berichtet worden ist. Ich fasse dieselben im Nachfolgenden in kurzen Zügen mit den Resultaten der seither durchgeführten, noch unpublizierten Untersuchungen zusammen¹.

Mit der Feststellung erblicher
a Bedingtheit der Alternative *normalkelchig/calycanthem* und der Vererbung dieser beiden Möglichkeiten durch ein Allelomorphenpaar, mit Dominanz von calycanthem über normalkelchig, bestätigten meine Versuche von Anfang an die Ergebnisse der vorangegangenen Untersuchungen über den Erbgang der Calycanthemie. Darüber hinaus wurde eine auffallend starke Koppelung der Gene für die Ausgestaltung des Kelches mit denjenigen für Verschiedenheiten in der Ausbildung der Staubblätter und des Stempels, der sogenannten *Heterostylie*-Merkmale, festgestellt. Da gerade bei den Primeln

der *Vernales*-Gruppe die Selbstfertilität der Kurzgriffel außerordentlich gering ist und diejenige der Langgriffel ebenfalls weit hinter derjenigen der *legitimen* Bestäubungen zwischen *Lang-* und *Kurzgriffeln* zurücksteht, ergab sich die Notwendigkeit, auch zur Feststellung des Erbganges der Calycanthemie die Legitimität der Bestäubungen zu wahren. Das bedeutete zunächst eine wesentliche Komplikation der Versuchsdurchführung. Sie erwies sich aber in der Folge als außerordentlich dankbar und instruktiv, weil die Alternative *Kurz-Langgriff-*

¹ Die ausführliche Arbeit über die vom Verf., im Rahmen der von der J.-KLAUS-Stiftung für Vererbungsforschung, Sozialanthropologie und Rassenhygiene subventionierten genetischen Forschungen an *Pflanzen*, durchgeführten Untersuchungen zum Calycanthemie-Problem wird später im „Archiv“ dieser Stiftung erscheinen.

ligkeit im Erbgange der anderen im Organismenreich verbreiteten Alternative *männlich/weiblich* durchaus entspricht und die Koppelung des Calycanthemiermerkmals mit den Heterostyliemerkmalen zum genetisch genau übersehbaren Analogon zu den *geschlechtsgebundenen* Merkmalen der Diözisten wird.

Kurz- und Langgriffeligkeit werden zumeist derart vererbt, als ob sie ebenfalls auf *einem* Allelomorphenpaar beruhten. Kurzgriffeligkeit ist dominant über Langgriffeligkeit.

Het oder H = Gen für Kurzgriffeligkeit
het oder h = Gen für Langgriffeligkeit $H > h$

Die Langgriffel sind *hh*, die Kurzgriffel zumeist *Hh*, also heterozygot, seltener *HH*, homozygot. Aus den legitimen Bestäubungen zwischen *hh*-Langgriffeln und *Hh*-Kurzgriffeln gehen zu gleichen Teilen wieder *hh*-Lang- und *Hh*-Kurzgriffel hervor.

Calycanthemie kann nun mit Kurz- wie mit Langgriffeligkeit gekoppelt sein.

Cal oder C = Gen für Calycanthemie
cal oder c = Gen für Normalkelchigkeit $C > c$

Durch Koppelung dieser Gene mit denjenigen für die Heterostyliemerkmale entstehen die Genkombinationen *HC, Hc, hC, hc*.

Gameten *HC* übertragen Kurzgriffeligkeit u. Calycanthemie.
 „ *Hc* „ Kurzgriffeligkeit u. Normalkelchigkeit.
 „ *hC* „ Langgriffeligkeit u. Calycanthemie.
 „ *hc* „ Langgriffeligkeit u. Normalkelchigkeit.

Die am häufigsten vorkommenden calycanthenen Kurzgriffel sind *HC/hc*, also heterozygot in bezug auf beide Merkmalspaare. Die am häufigsten auftretenden calycanthenen Langgriffel sind *hC/hc*, sie sind homozygot in der Langgriffeligkeit, heterozygot in der Calycanthemie. Naturgemäß sind dies nicht die einzigen auftretenden calycanthenen *Genotypen*. Insgesamt sind 10 verschiedene Genotypen von Lang- und Kurzgriffeln zu unterscheiden.

Gameten und Genotypen normal- und calycanthem-kelchiger Lang- und Kurzgriffel.

Gameten		Zygoten	
Formeln	Symbole	Formeln	Symbole
<i>HC</i>	= ■	<i>HC/HC</i>	= ■
<i>Hc</i>	= □	<i>HC/Hc</i>	= ■
<i>hC</i>	= ●	<i>HC/hc</i>	= ■
<i>hc</i>	= ○	<i>HC/hc</i>	= ■
		<i>Hc/Hc</i>	= □
		<i>Hc/hC</i>	= ■
		<i>Hc/hc</i>	= □
		<i>hC/hC</i>	= ●
		<i>hC/hc</i>	= ●
		<i>hc/hc</i>	= ○

Es gibt 2 Genotypen normalkelchiger, 5 Genotypen calycantherer *Kurzgriffel*, 2 Genotypen calycantherer und 1 Genotypus normalkelchiger *Langgriffel*. Diese in beiden recessiven Merkmalen homozygoten Langgriffel sind für die genotypische Analyse aller andern Phäno- und Genotypen besonders wichtig und eignen sich wegen der Leichtigkeit der Bestäubung besonders gut als Samenpflanzen. Außer den Rückkreuzungen mit der doppelt recessiven Ausgangsform sind auch zahllose Bestäubungen zwischen calycanthenen Langgriffeln und normalkelchigen und calycanthenen Kurzgriffeln vorgenommen worden. Von den insgesamt 100 möglichen Kombinationen der 10 Genotypen sind nicht alle in gleicher Häufigkeit durchgeführt worden.

	<i>HC/HC</i>	<i>HC/Hc</i>	<i>HC/hC</i>	<i>HC/hc</i>	<i>Hc/Hc</i>	<i>Hc/hC</i>	<i>Hc/hc</i>	<i>hC/hC</i>	<i>hC/hc</i>	<i>hc/hc</i>
<i>HC/HC</i>										
<i>HC/Hc</i>										
<i>HC/hC</i>			+	+		+	+	+	+	+
<i>HC/hc</i>			+	+		+	+	+	+	+
<i>Hc/Hc</i>					+					+
<i>Hc/hC</i>			+	+		+	+	+	+	+
<i>Hc/hc</i>			+	+		+	+	+	+	+
<i>hC/hC</i>			+	+		+	+	+	+	+
<i>hC/hc</i>			+	+		+	+	+	+	+
<i>hc/hc</i>			+	+	+	+	+	+	+	+

Abb. 7. Die Kreuzungsmöglichkeiten der 10 Genotypen normalkelchiger und calycantherer Primeln.

Die 3 im Heterostyliemerkmal homozygoten Kurzgriffel *Hc/Hc* (normalkelchig) und *HC/HC*, *HCHc* (calycanthem) werden nur selten erhalten, da die Selbstungen von Kurzgriffeln außerordentlich geringe Resultate ergeben. Die *HH*-Pflanzen sind schwer aufziehbar, blühen spärlich und leben in der Regel nicht mehr, wenn ihre Homozygotie aus einer erst nach 2 weiteren Versuchsjahren zur Blüte kommenden Nachkommenschaft sicher bestimmt ist. Daher sind von den 100 möglichen Kombinationen alle diejenigen mit *HH*-Pflanzen nicht oder nur mit geringem Erfolg zur Ausführung gelangt. Es verblieben aber immerhin 52 Kombinationen, die wiederholt oder selbst zu sehr vielen Malen erfolgreich hergestellt und analysiert wurden, so daß der Vererbungsmodus der Calycanthemie in jeder Fruchtfamilie meines Versuchsmateriales mit großer Sicherheit angegeben werden kann. Nur wenig darüber sei hier näher ausgeführt.

Für die Bezeichnung der Merkmalskombinationen von Eltern und Nachkommen seien die nachfolgenden Symbole gebraucht (vgl. auch S. 287).

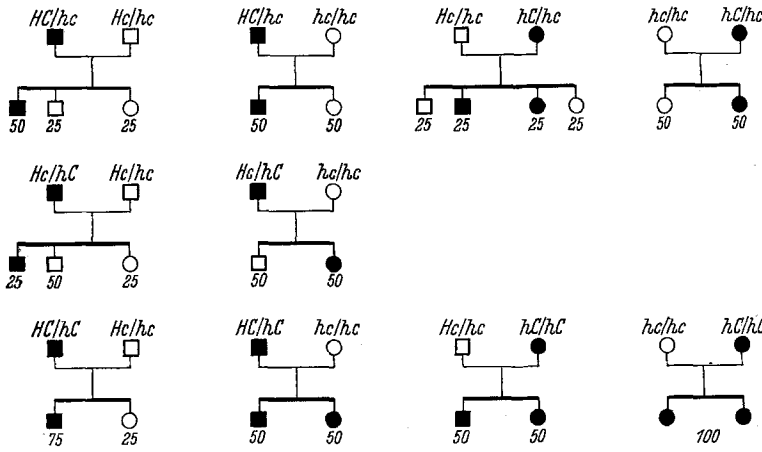
- = normalkelchiger (*cal*) Kurzgriffel,
- = calycantherer (*Cal*) Kurzgriffel,
- = normalkelchiger (*cal*) Langgriffel,
- = calycantherer (*Cal*) Langgriffel.

Die Gesamtzahl der 100 möglichen Kombinationen kann nach dem Phänotypus der zusammenfortgepflanzten Genotypen in 3 Gruppen geschieden werden:

1. Bestäubungen zwischen den 3 normalkelchigen Phänotypen, an *Hc/Hc* und *Hc/hc*-Kurz- und an *hc/hc*-Langgriffeln.

Abb. 8. Zusammensetzung der Nachkommenschaften aus Kreuzungen zwischen je einer normalkelchigen und einer calycantheren Form bei Annahme absoluter Koppelung von:

HC [■], *Hc* [□], *hC* [●] und *hc* [○]



2. Bestäubungen zwischen je einem normalkelchigen und einem calycantheren Genotypus.

3. Bestäubungen zwischen 2 calycantheren Phänotypen.

Nur auf eine kleinere Zahl dieser Möglichkeiten sei besonders verwiesen. Abb. 8 gibt zunächst eine Übersicht über die Zusammensetzung der Nachkommenschaften einer Anzahl ausgewählter Kreuzungen zwischen je einer normalkelchigen und einer calycantheren Form bei Annahme absoluter Koppelung der Heterostylie- und Kelchmerkmale. An denselben sind als calycantherer Kurzgriffel die 3 Genotypen *HC/hc*, *Hc/hC* und *HC/hC* beteiligt. Der Genotypus *HC/hc* ist derjenige des Ausgangsmaterials, *Hc/hC*-Kurzgriffel sind in den Nachkommenschaften aus Bestäubungen zwischen normalkelchigen *Hc/hc*-Kurzgriffeln mit calycantheren *hC/hc*-Langgriffeln und die in den

Heterostyliemerkmalen heterozygoten, im Calycantherienmerkmal dagegen homozygoten *HC/hC*-Kurzgriffel aus den Bestäubungen zwischen calycantheren *HC/hc*-Kurz- und calycantheren *hC/hc*-Langgriffeln erstmals erhalten worden.

Diese 3 Genotypen calycantherer Kurzgriffel ergeben aus den illegitimen Bestäubungen mit den normalkelchigen *Hc/hc* Kurzgriffeln wieder calycantherer Kurzgriffel zu 50, 25, 75% der gesamten Nachkommenschaft. Aus ihren Bestäubungen mit den normalkelchigen Langgriffeln werden dagegen erhalten: 50% calycantherer Kurzgriffel in der Nachkommenschaft der *HC/hc*-Kurzgriffel, 50% calycantherer Langgriffel in der Nachkommenschaft der *Hc/hC*-Kurzgriffel und je 50% calycantherer Kurz- und Langgriffel in Nachkommenschaften aus den legitimen Bestäubungen mit den *HC/hC*-Kurzgriffeln.

Von den calycantheren Langgriffeln ergeben die Heterozygoten *hC/hc* mit den normalkelchigen *Hc/hc*-Kurzgriffeln zu je 25% normalkelchige und calycantherer Lang- und Kurzgriffel, während aus den entsprechenden Bestäubungen mit den homozygoten *hC/hC*-Langgriffeln eine ausschließlich calycantherer Nachkommenschaft mit ungefähr gleich vielen Lang- und Kurzgriffeln zu erwarten ist. Aus den illegitimen Bestäubungen zwischen einem normalkelchigen und einem calycantheren Langgriffel gehen bei Verwendung eines *hC/hc*-Langgriffels je 50% normalkelchige und calycantherer, bei Verwendung des homozygoten *hC/hC*-Langgriffels ausschließlich calycantherer Langgriffel hervor.

Abb. 9 gibt die Bestäubungsschemata eines Teiles der möglichen Bestäubungen zwischen 2 calycantheren Genotypen wieder. Nicht aufgenommen sind in dieselbe die Bestäubungen zwischen den verschiedenen Genotypen calycantherer Kurzgriffel, da sie wegen der geringen Fertilität praktisch fast bedeutungslos sind. Wichtig dagegen sind die 6 aufgeführten Bestäubungen zwischen den *HC/hc*, *Hc/hC* und *HC/hC*-Genotypen calycantherer Kurzgriffel und den beiden calycantheren *hC/hc* und *hC/hC*-Genotypen calycantherer Langgriffel. Nur aus 2 dieser 6 Kombinationen, denjenigen mit den beiden in bezug auf die Calycantherie heterozygoten Partnern, treten noch 25% normal-

kelchige Nachkommen auf. Eine *ausschließlich calycantheme Nachkommenschaft* resultiert dagegen aus den sämtlichen Kombinationen mit einem oder beiden in bezug auf die Calycantheme homozygoten Partnern.

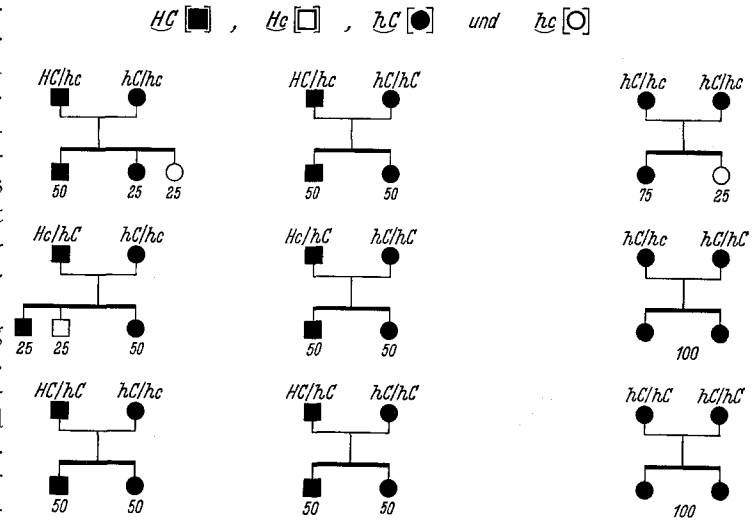
Ebenfalls nach derselben Regel gehen auch die Nachkommenschaften aus den *illegitimen* Bestäubungen zwischen calycanthenen Langgriffeln. Aus Selbstungen und illegitimen Fremdbestäubungen an und mit *hc/hc*-Langgriffeln entstehen noch zu 25% normalkelchige Homozygoten *hc/hc*, aus den Bestäubungen an und mit *hC/hc*-Langgriffeln dagegen resultieren 100% calycantheme Langgriffel.

In Wirklichkeit ist der Erbgang der Calycantheme nicht so einfach. Die Koppelung zwischen Heterostylie und Calycantheme ist wohl sehr stark, aber doch nicht absolut. Aus der Analyse zahlreicher Nachkommenschaften aus Bestäubungen zwischen calycanthenen Kurzgriffeln *HC/hc* und *hc/hc*-Langgriffeln ging hervor, daß sie nicht nach der Erwartung zu je 50% calycantheme Kurz- und normalkelchige Langgriffel aufweisen.

Außer *calycanthenen* Kurzgriffeln treten auch einzelne calycantheme Langgriffel und außer *normalkelchigen* Langgriffeln auch einzelne normalkelchige Kurzgriffel auf. Über die Häufigkeit des Austausches sind schon 1931 (l. c. S. 361) eingehende Mitteilungen gemacht worden. Davon sei nur wiederholt, daß aus insgesamt 1179 Individuen umfassenden Nachkommenschaften aus der angegebenen Bestäubung die Koppelungsziffer zu 49,54, die Zahl der Crossovers zu 0,49% berechnet worden ist. Das Verhältnis der 4 aus diesen Bestäubungen hervorgehenden Phänotypen ist 49:1:1:49, d. h. auf 100 Nachkommen entfallen 2 von der Erwartung abweichende, je ein Lang- und Kurzgriffel. Dieses Verhältnis gilt nicht nur für die Gesamtnach-

kommenschaft, sondern kommt auch in den einzelnen, individuenreicheren Fruchtfamilien recht anschaulich zum Ausdruck. In dem in Abb. 10 wiedergegebenen Stammbaum sind drei

Abb. 9. Zusammensetzung der Nachkommenschaft aus Kreuzungen zwischen zwei calycanthenen Formen bei Annahme absoluter Koppelung von:



Fruchtfamilien aus Bestäubungen zwischen calycanthenen *HC/hc*-Kurzgriffeln und normal-

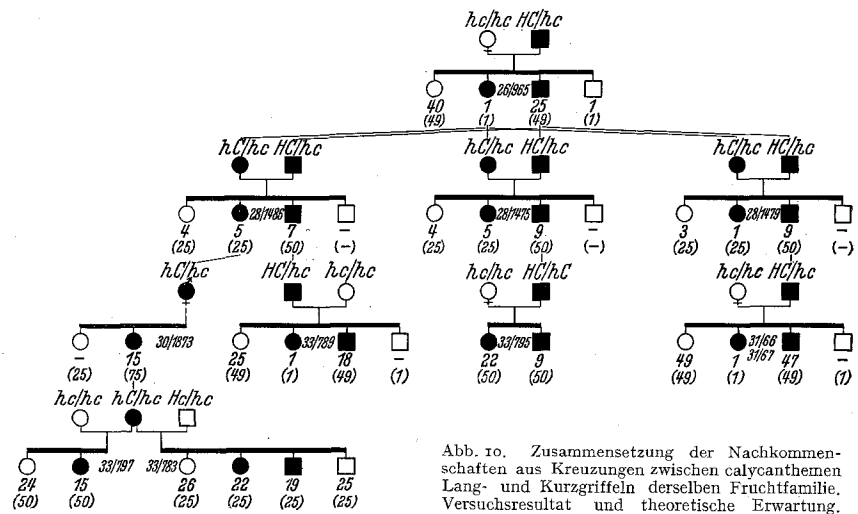


Abb. 10. Zusammensetzung der Nachkommenschaften aus Kreuzungen zwischen calycanthenen Lang- und Kurzgriffeln derselben Fruchtfamilie. Versuchsresultat und theoretische Erwartung.

kelchigen *hc/hc*-Langgriffeln enthalten, deren Zusammensetzung in weitgehendem Grad dem aus dem Gesamtergebn errechneten Verhältnis gerecht wird:

	○	●	■	□
Berechnung aus dem Gesamtergebn	49	1	1	49
Fruchtfamilie 26/965	40	1	25	1
„ 33/789	25	1	18	—
„ 31/66, 67	49	1	47	—

Unter den 208 Nachkommen dieser 4 Familien sollen nach der Erwartung je Hundert immer 1 calycanther Lang- und ein normalkelchiger Kurzgriffel enthalten sein. Die Zahl der Austauschformen ist mit 4 nach der Erwartung, die Verteilung auf die beiden Gruppen mit 3 und 1 dagegen, wie das Überwiegen der Langgriffel überhaupt, auf die größere Häufigkeit der als Samenpflanzen verwendeten Griffelform zurückzuführen.

Die in den Fruchtfamilien aus Bestäubungen von *hc/hc*-Langgriffeln und *HC/hc*-Kurzgriffeln durch Austausch entstehenden calycantheren *hC/hc*-Langgriffel übertragen die Calycantherie durch ihre *hC*-Gameten ebenfalls in geregelter Weise. Aus ihren Bestäubungen mit normalkelchigen *Hc/hc*-Kurzgriffeln gehen Nachkommenschaften mit je 25 % calycantheren und normalkelchigen Lang- und Kurzgriffeln (vgl. Abb. 10, Familie 33/783) hervor. Aus Selbstungen erzeugen sie 75 % calycanthere und 25 % normalkelchige Langgriffel (Abb. 10, Familie 30/1873) und aus Bestäubungen mit normalkelchigen Langgriffeln gehen je 50 % calycanthere und normalkelchige Langgriffel hervor (Abb. 9, Familie 33/797).

Den aus Bestäubungen zwischen calycantheren *hC/hc*-Langgriffeln und normalkelchigen *Hc/hc*-Kurzgriffeln hervorgehenden 25 % calycantheren Kurzgriffeln kommt nach ihrer Entstehung die Formel *Hc/hC* zu. Sie übertragen also ihrerseits die Calycantherie nicht durch *HC*, sondern durch *hC*-Gameten. Bestäubungen mit ihrem Pollen auf *hc/hc*-Langgriffeln lassen zu gleichen Teilen normalkelchige *Hc/hc*-Kurzgriffel und calycanthere *hC/hc*-Langgriffel (vgl. Abb. 8) entstehen. Auch bei der Übertragung der Calycantherie durch die *Hc/hC*-Kurzgriffel ist ein Austausch und damit das Auftreten vereinzelter calycantherer Kurz- und normalkelchiger Langgriffel-Nachkommen zu erwarten. Ob dieser Austausch zahlenmäßig mit demjenigen der *HC/hc*-Kurzgriffel übereinstimmt, kann zur Zeit noch nicht mit Sicherheit angegeben werden. Größere Nachkommenschaften aus der aufschlußgebenden Bestäubung *hc/hc* ♀ × *Hc/hC* ♂ kommen erst 1937 zur Blüte.

Von ganz besonderer Bedeutung ist schließlich die Zusammensetzung der Nachkommenschaften aus Bestäubungen zwischen den calycantheren *HC/hc*-Kurzgriffeln mit den *hC/hc*-Langgriffeln. Sie bestehen aus je 25 % normal- und calycantherkelchigen Lang- und 50 % calycantheren Kurzgriffeln (vgl. Abb. 10, Familien 28/1486, 28/1475, 28/1479). Die calycantheren Kurzgriffel solcher Fruchtfamilien gehören zwei ver-

schiedenen Genotypen an. Der eine ist identisch mit der *HC/hc*-Elternpflanze, der andere dagegen ist *HC/hC* und damit nur noch heterozygot in bezug auf die Heterostylie, *homozygot aber in bezug auf das Calycantherie-Merkmal*. Diese *HC/hC*-Kurzgriffel sind für die Gewinnung rein calycantherer Sippen besonders wichtig, da sie das Gen für Calycantherie durch *alle* Gameten übertragen, durch *HC*-Gameten auf die kurz-, durch *hC*-Gameten auf die langgriffligen Nachkommen. Bei Dominanz von Calycantherie über Normalkelchigkeit ergeben also alle Bestäubungen an und mit solchen *HC/hC*-Kurzgriffeln eine ausschließlich calycantherkelchige Nachkommenschaft. Aus den Bestäubungen zwischen solchen *HC/hC*-Kurz- und normalkelchigen Langgriffeln werden je 50 % calycantherer Lang- und Kurzgriffel erhalten (vgl. Abb. 10, Familie 33/795), von denen erstere als *hC/hc*, letztere als *HC/hc*, die also alle in bezug auf das Calycantherie-Merkmal wieder heterozygot sind und bei allen weiteren Bestäubungen in den bereits angegebenen Zahlenverhältnissen wiederum normalkelchige Nachkommen ausmenden lassen. Zur *Erhaltung der Homozygotie der HC/hC-Kurzgriffel sind nur legitime Bestäubungen mit den calycantheren hC/hc- und hC/hC-Langgriffeln geeignet*. Von diesen allerdings ist zu erwarten, daß sie die Calycantherie mit völliger Penetranz vererben. *Das züchterische Problem der Erzeugung von völlig calycantheren Sippen ist also lösbar ohne*, wie zunächst angenommen werden konnte, *an die vorherige Gewinnung der Homozygoten HC/HC und hC/hC gebunden zu sein*. Deren Benutzung zur Gewinnung konstant calycantherer Sippen wäre auch deshalb unvorteilhaft, weil aus den legitimen Bestäubungen zwischen diesen beiden Homozygoten eine ausschließlich kurzgrifflige Nachkommenschaft hervorgehen würde, die sich ja infolge ihrer minimalen Selbstfertilität spontan fast nicht mehr fortpflanzen würde. Aus diesem Grunde sind also für die Anzucht calycantherer Sippen mit völliger Penetranz die in der Heterostylie heterozygoten und nur für die Calycantherie homozygoten *HC/hC*-Kurzgriffel wichtiger, weil sie mit calycantheren *hC/hc* oder *hC/hC*-Langgriffeln völlige Penetranz in einer immer wieder aus Lang- und Kurzgriffeln bestehenden und damit legitime Bestäubungen sichernden Nachkommenschaft ergeben.

Züchterisch wertvoll ist eine genetische Analyse erst dann, wenn sie nicht nur die für die Anzucht von Sippen mit weitgehender *Penetranz* wertvollen Genotypen, sondern auch diejenigen Sippen kennen lehrt, in denen sich das

in Frage stehende Merkmal, hier also die Calycanthemie, mit stärkster *Expressivität* an jedem einzelnen Individuum äußert. Auch nach dieser Hinsicht, Sicherung einer vollen Calycanthemie, haben die Untersuchungen (vgl. unter III) schließlich zu aufschlußreichen Resultaten geführt.

III. Der Erbgang der Calycanthemie: Die Labilität des Calycanthemie-Gens.

Die Calycanthemie ist in den aus der Kreuzung des voll calycanthenen Kurzgriffels mit Langgriffeln der Wildarten *Pr. acaulis*, *officinalis* und *elatior*, sowie mit Langgriffeln aus F_1 -Bastardfamilien aus Kreuzungen der 3 mitteleuropäischen Wildarten untereinander und mit den kleinasiatischen *Vernalis*-Arten *Pr. Juliae* und *Pr. Sibthorpii* entstandenen Nachkommenschaften lange nicht in gleicher *Expressivität* zum Ausdruck gelangt. Auch ergaben sich *Abweichungen* von den aus der festgestellten Koppelung abgeleiteten Aufspaltungsverhältnissen, welche gelegentlich bedeutend über die Erwartung hinausgingen, für die offenbar ein besonderer Grund vorhanden war. Diese Abweichungen bestanden im Auftreten einer von Fruchtfamilie zu Fruchtfamilie wechselnden, aber häufig viel zu großen Zahl *normalkelchiger* Nachkommen und weiter im Auftreten von Abweichungen im Phänotypus der calycanthenen Pflanzen. *Das Cal-Gen ist nicht stabil, sondern hat sich als labil erwiesen.* Die Feststellung und Aufklärung der daraus erwachsenden Abweichungen vom einfachen, „geschlechtsgebundenen“ Erbgang der Calycanthemie haben mehrere Jahre in Anspruch genommen.

Welches sind nun die zur Annahme der Labilität des *Cal*-Gens drängenden Tatsachen?

In vielen Fruchtfamilien aus Kreuzung einer voll calycanthenen Pflanze mit einem genotypisch rein normalkelchigen Typus wurden außer den beiden Ausgangsformen auch *Zwischenformen*, mit schwächerer Ausprägung des *Cal*-Merkmales, bald in größerer, bald in kleinerer Individuenzahl erhalten. In einzelnen Fruchtfamilien fiel es sogar nicht schwer, eine kontinuierliche Formenreihe von voll calycantherer Ausbildung bis zum normalen Kelch zusammenzustellen.

Für die Analyse dieser Erscheinung sind in der Folge bei der *Beurteilung der Ausprägungs-*

stärke der Calycanthemie die Charakteristik der einzelnen Blüten und des ganzen vielblütigen Pflanzenstockes auseinandergelassen worden.

Für die *Charakteristik der einzelnen Blüte* hat sich (vgl. S. 284) die Unterscheidung von vier Ausbildungsgraden des Kelches als genügend erwiesen:

- a) *normalkelchig*, mit den Symbolen \square für die Kurz- und \circ für die Langgriffelblüte;
- b) *leicht calycanthem*, mit den Symbolen \blacktriangledown und \odot für Kurz- und Langgriffel;
- c) *mittelcalycanthem*, mit den Symbolen \blacksquare und \bullet ;
- d) *voll calycanthem*, Symbole \blacksquare und \bullet .

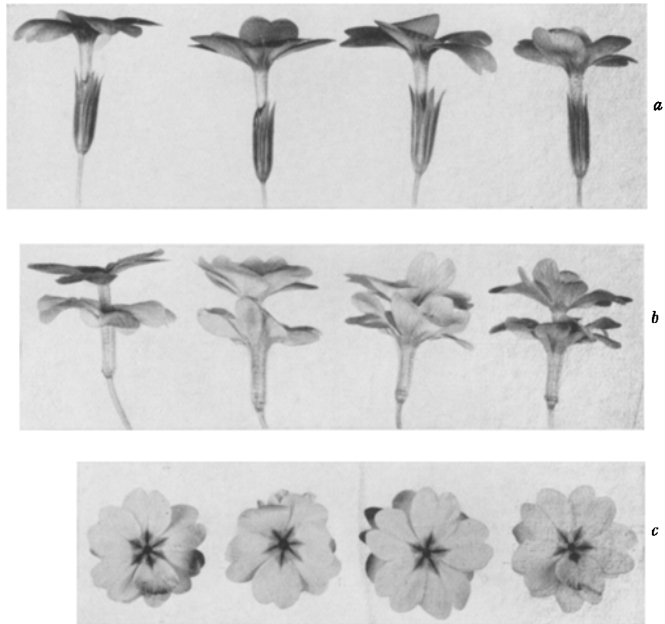


Abb. 11. Blüten eines normalkelchigen (a) und eines voll calycanthenen Langgriffels (b und c) der Fruchtfamilie 31/45.

In bezug auf die *Ausbildung der Blüten desselben Stockes* herrscht große Mannigfaltigkeit. Alle Blüten eines Stockes, an kräftigen Pflanzen können bis 40 und mehr Blüten einer Blattrosette zugehören, weisen denselben Calycanthemiegrad auf, alle Blüten sind also z. B. voll, mittel, leicht calycanthem oder normalkelchig. Daneben aber gibt es Stöcke, an denen die derselben Blattrosette zugehörenden Blüten im Calycanthemiegrad verschieden sind, deren Ausbildung z. B. von voll bis leicht calycanthem geht. Recht häufig sind sodann in gewissen Sippen auch Pflanzen, deren Blüten mehrheitlich durchaus normal sind und nur einige oder sogar nur eine einzige Ausnahmeblüte winzige Spuren von Calycanthemie aufweisen, die sich in der Ausbildung einer kleinen corollaähnlich gebauten

fahnenähnlichen Verbreiterung am Rande eines oder einiger Kelchzähne äußern (vgl. Abb. 12).

Für die Beurteilung des Calycanthemiegrades jeder einzelnen Pflanze wurde anfänglich der *Ausbildungsgrad der Mehrzahl der Blüten* im ersten Blühjahr als maßgebend betrachtet. Die späteren Erfahrungen über die *Erblichkeit* der Verschiedenheiten im Calycanthemiegrade der Blüten desselben Stockes ließen es als angemessener erscheinen, den *stärksten Ausbildungsgrad der Blüten* eines Stockes als maßgebend zu betrachten, von vollkommener Calycanthemie (■ und ●) einer Pflanze also auch dann zu sprechen, wenn nur eine Minderzahl ihrer Blüten

Calycanthemie sei schon an dieser Stelle auf die (vgl. Abb. 13—15) aus den beiden Fruchtfamilien 26/965 und 26/925 hervorgegangenen Sippen verwiesen.

Die *Ursache* der Abweichungen im Phänotypus der Calycanthemie konnte nach verschiedenen Richtungen gesucht werden. Naheliegend war zunächst die Annahme, daß die im Calycanthemiegrad auftretenden Unterschiede einzelner Blüten und ganzer Stöcke unter dem Einfluß von Außen- und Innenfaktoren erfolgende *Modifikationen* seien und bei Ausschaltung dieser beeinflussenden Faktoren volle Calycanthemie zum Ausdruck gelange. Versuche aber,

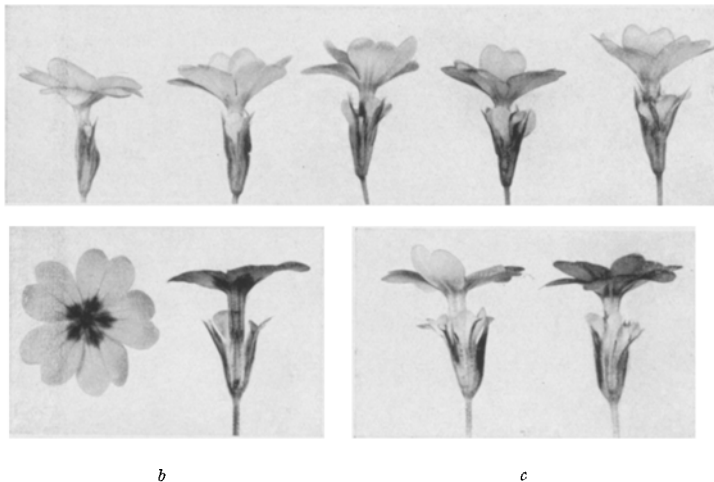


Abb. 12. Verschiedene Ausbildungsgrade der Calycanthemie an Blüten derselben Blattrose. *a* leicht bis mittel calycantheme Blüten von 31/35, 28-. *b* leicht calycantheme Blüten von 31/36, 11- in Ober- und Seitenansicht. *c* 2 mittel calycantheme Blüten desselben Stockes.

wirklich voll calycanthem war und neben diesen voll calycanthem Blüten, in demselben Blütenbüschel bei *acaulis*-Formen und auf demselben Blütenstand bei *elatiores*-Formen, auch m. und l. cal.-Blüten vorkamen. Als leicht calycanthem sind dementsprechend auch solche Stöcke bezeichnet worden, an denen neben 20—40 oder noch mehr *n*-Blüten nur eine oder zwei vielleicht in Form eines winzigen Fähnchens von wenigen Quadratmillimeter Fläche Spuren calycanthem Gewebes erkennen ließen (vgl. Abb. 12 und 16). Pflanzen, die im ersten Blühjahre nur wenige *normalkelchige* Blüten erzeugten, haben gelegentlich erst im zweiten oder dritten Blühjahre die ihnen noch zukommende Fähigkeit zur Erzeugung geringer Calycanthemie erkennen lassen und mußten *nachträglich* noch der Kategorie der l. cal.-Pflanzen zugeteilt werden.

Hinsichtlich der *Häufigkeit* der Pflanzen mit diesen verschiedenen Ausbildungsgraden der

die über 2 Jahre mit großer Sorgfalt durchgeführt wurden (vgl. P. FASSBIND 1931) ergaben, daß durch Veränderung der Ernährungs- und anderer Außenbedingungen weder eine wesentliche *Förderung* des Calycanthemiegrades schwach calycanthem Formen, noch eine starke *Hemmung* des Calycanthemiegrades ausgeprägt calycanthem Formen zu erreichen war. Es mußte sich also um Änderungen auf *genetischer* Grundlage handeln. Zu prüfen war, ob als Abweichung vom Normaltypus alternativer Vererbung eine *Abschwächung der Dominanz* des Cal-Gens unter dem Einfluß des recessiven Gens für Normalkelchigkeit bei Heterozygoten oder *Dominanzwechsel* und damit

in Verbindung stehende Mosaikbildung in Frage komme. Das Vererbungsexperiment mußte darüber Entscheidung bringen. Bei mendelstisch-alternativem Verhalten *stabiler* Gene mußte der Phänotypus von F_1 -Nachkommenschaften unabhängig sein vom Grade der Merkmalsausprägung an der zu analysierenden Elternpflanze. Das war nun aber ersichtlich in den Nachkommenschaften aus Kreuzungen zwischen verschieden stark calycanthem Individuen und Partnern aus genotypisch normalkelchigen Familien nicht der Fall.

Stöcke mit schwächeren Calycanthemiegraden vererben fast ausnahmslos nur ihren eigenen oder noch schwächere Calycanthemiegrade auf die Nachkommenschaft. So kommt es nach Kreuzung zwischen geschwächt calycanthem und genotypisch sicher normalkelchigen Pflanzen häufig, auch in Nachkommenschaften, die in die Hunderte gehen, zur Entstehung einer über-

wiegend großen Anzahl normalkelchiger Nachkommen, nicht allzu selten sogar zur völligen Ausmerzungen der Calycanthemie.

Das Gen für Calycanthemie muß in gewissen Sippen, nicht in allen, derart verändert werden, daß Abstufungen des Außenmerkmals in quantitativer Hinsicht möglich werden. Diese Abstufungen sind nicht etwa als verschiedene, scharf trennbare Typen zu verstehen, sondern bilden eine von voller Calycanthemie zu Normalkelchigkeit gehende kontinuierliche Formenreihe. *Aus der Art der Veränderungen am Außenmerkmal werden wir schließen dürfen, daß auch das Gen entsprechende kontinuierliche, quantitative Änderungen, Mutationen, erfahren hat. Die Mutation des Cal-Gens erfolgt zumeist im Sinne einer Abschwächung des Außenmerkmals, einer Annäherung der dominanten an die rezessive Merkmalsausprägung.* Sehr viel weniger häufig sind die in der Richtung sprungweiser Verstärkung der phänotypischen Auswirkung erfolgenden Mutationen.

Wo und wann treten nun die Mutationen des Cal-Gens erstmals auf?

Sie erfolgen unter gleichartigen Lebensbedingungen, soweit solche für größere Individuenbestände überhaupt möglich sind, *gehäuft innerhalb einzelner Sippen, sehr viel seltener oder überhaupt nicht in andern, vielleicht nahe verwandten Sippen.* Im übrigen kommen für die Mutation des Cal-Gens dieselben Möglichkeiten in Frage wie für jeden anderen Mutationsvorgang.

Ort einer Genmutation ist eine bestimmte Stelle in einem Chromosom eines Zellkernes. Sie kann in den Kernen von Dauerzellen, wie in solchen von Bildungsgewebezellen erfolgen. In diesem letztern Falle wird mit einem jeden der Mutation nachfolgenden Kern- und Zellteilungsschritt das mutierte Gen von Zelle zu Zelle weiter gegeben.

Nach dem *Ort des Sichtbarwerdens* eines durch Genmutation abgeänderten Außenmerkmals spricht man gewöhnlich von *somatischen* und *generativen* Mutationen. *Die ersteren treten im Soma eines Individuums in Erscheinung, die letzteren zumeist erst in seiner Nachkommenschaft.* In bezug auf den *Ort der Genmutation* braucht wenigstens bei Pflanzen, zwischen den beiden Typen zunächst kein durchgehender Unterschied vorhanden zu sein, denn eine somatische Mutation wird sich auch genetisch auswirken, wenn aus dem mutierten somatischen Gewebe im weiteren Entwicklungsgang des Individuums auch gametenliefernde Organe oder Zellschichten hervorgehen.

Der Gang der Untersuchungen in der Frage der Mutation des Cal-Gens führte zunächst zur Feststellung *erblicher Abweichungen in den aus Samen erhaltenen Nachkommenschaften*, also zur

Feststellung *generativer* Mutationen. Bei der Analyse der späteren Generationen wurde vor allem dem Nachweis der verschiedenen Möglichkeiten *somatischer* Mutationen viel Zeit gewidmet. Von beiden Gruppen sind im nachfolgenden aus den bereits publizierten und den später noch zu publizierenden Ergebnissen einige wenige in Form von Stammbäumen zusammengestellt.

A. Abschwächung und Ausmerzungen der Calycanthemie infolge generativer Mutationen.

Generative Mutation ist auf Grund der Annahme erklärlich, daß die Mutation des Cal-Gens voll calycanther Pflanzen im Verlauf der Vorbereitungen zur Gametenbildung, also in früheren oder späteren Teilungen in den Pollensäcken und Samenanlagen voll calycanther Blüten erfolge und zwar in gleicher Stärke und Häufigkeit bei der Bildung der *männlichen und weiblichen Gameten*. Der Effekt einer solchen Entstehung partiell mutierter Gameten sei am Beispiel der Zusammensetzung der Nachkommenschaften aus einigen Kreuzungen zwischen je einem heterozygoten, voll calycanthen Kurzgriffel und einem normalkelchigen Langgriffel dargelegt.

Nach der Erwartung bestehen solche Nachkommenschaften bei Annahme absoluter Kopplung zu gleichen Teilen aus voll calycanthen Kurz- und normalkelchigen Langgriffeln oder bei Berücksichtigung des Faktorenaustausches aus $49 \text{ } \circ : 1 \text{ } \bullet : 1 \text{ } \square : 49 \text{ } \blacksquare$. Die empirisch festgestellten Abweichungen von dieser Erwartung gehen nun nach drei Richtungen:

a) In vielen Fruchtfamilien aus solchen Bestäubungen ist das Zahlenverhältnis der Lang- und Kurzgriffel zugunsten der *Langgriffel* verschoben. Die Kurzgriffel sind in zu kleiner Anzahl vorhanden, wie sich herausgestellt hat jedenfalls deswegen, weil der in Koppelung mit dem Faktor *H* für Kurzgriffel auftretende Cal-Faktor sich während der Vorgänge der *Samenentwicklung* und *Samenkeimung*, wenn nicht letal, so doch schwächend auswirkt und auch die *Lebenskraft* der calycanthen kurzgriffeligen Nachkommenschaft ungünstig beeinflußt.

b) Neben calycanthen Kurzgriffeln treten in einzelnen dieser Nachkommenschaften *normalkelchige* Kurzgriffel in einer durch den Faktorenaustausch allein nicht erklärbaren Häufigkeit auf.

c) Der Calycanthemiegrad einer wechselnden Anzahl von Kurzgriffeln ist gering. Neben v. cal.-Kurzgriffeln treten auch mittel und leicht calycanthe Pflanzen auf.

Zahlenmäßig ändert sich das Verhältnis der voll zu den abgeschwächt calycanthenen und den normalkelchigen Pflanzen offenbar mit dem *genotypischen Milieu*. In den aus Bestäubungen verschiedener Stöcke der Wildart *Pr. acaulis* mit der voll calycanthenen Gartenform hervorgegangenen Sippen und je nach der Art der Bestäubungen bzw. dem Genotypus der Partner, auch innerhalb der Fruchtfamilien in den späteren Generationen dieser Sippen sind *Penetranz* und *Expressivität* der Calycanthenie stark verschieden.

Sippe 26/965 ist aus der Bestäubung eines normalkelchigen Langgriffels mit der voll calycanthenen Kurzgriffel-Stammpflanze hervorgegangen. Von den 26 Kurzgriffeln dieser Fa-

28/1500 und 4 Langgriffeln der Wildart *Pr. acaulis* erhalten worden sind. Alle 4 Fruchtfamilien weisen zunächst einen beträchtlichen Ausfall an Kurzgriffeln auf, sie machen statt 50% kaum $\frac{1}{3}$ der gesamten Nachkommenschaft aus. In der Ausprägung des Phänotypus ihrer Kurzgriffel weisen dagegen die beiden Familienpaare überraschende Unterschiede auf. In den auf den v. cal.-Kurzgriffel 28/1500, 42^v zurückzuführenden beiden Familien sind von 52 Kurzgriffeln 40 (77%) voll und die übrigen 12 ebenfalls mittel calycanthem. Die Penetranz ist wieder vollständig und die Expressivität hoch. Ganz anders die Zusammensetzung der Nachkommenschaft des v. cal.-Kurzgriffels 28/1500, 18^v. Volle Calycanthenie fehlt in ihr vollständig, die Zahl

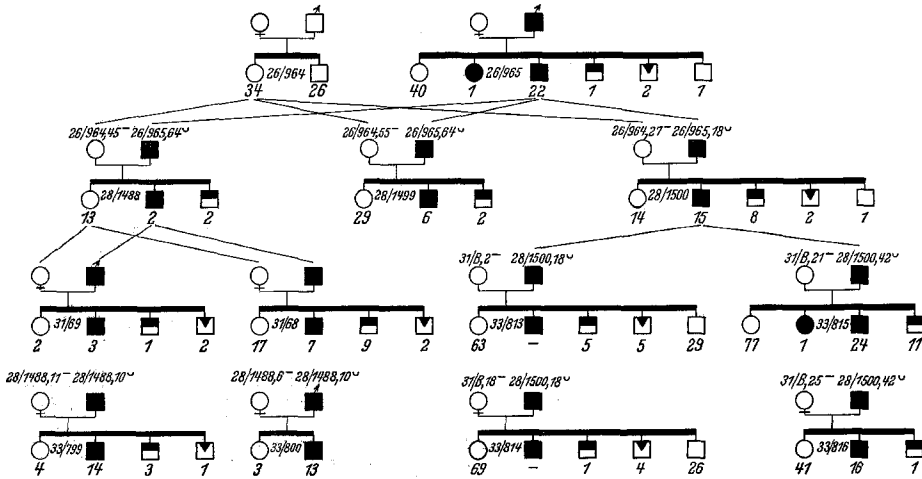


Abb. 13. Vererbung der Calycanthenie in einer Sippe mit starker Penetranz und Expressivität, Nachkommenschaften aus Kreuzungen zwischen normalkelchigen Lang- und voll calycanthenen Kurzgriffeln.

milie wiesen nicht weniger als 22 (85% statt der möglichen 98%) wieder volle Calycanthenie auf. Zwei wahllos herausgegriffene dieser F_1 -Kurzgriffel haben in 3 Fruchtfamilien der F_2 -Generation (vgl. Abb. 13) und 2 v. cal.-Kurzgriffel der F_2 -Fruchtfamilie 28/1488 in 4 Fruchtfamilien der F_3 -Generation zusammen 93 kurzgriffelige Nachkommen geliefert, davon 60 (65%) mit voller, 25 (27%) mit mittlerer, 7 (8%) mit leichter Calycanthenie; nur ein einziger dieser Kurzgriffel war normalkelchig.

26/965 ist also eine Sippe mit *absoluter* Penetranz (je 1 normalkelchiger Kurzgriffel in der F_1 - und in der F_2 -Generation entsprechen der Erwartung) und hoher Expressivität. Daß beides durch das genotypische Milieu beeinflusst ist, zeigen die 4 Fruchtfamilien des gleichen Stammbaumes, die aus Kreuzungen zwischen zwei v. cal.-Kurzgriffeln der F_2 -Fruchtfamilie

der Wildart *Pr. acaulis* erhalten worden sind. Alle 4 Fruchtfamilien weisen zunächst einen beträchtlichen Ausfall an Kurzgriffeln auf, sie machen statt 50% kaum $\frac{1}{3}$ der gesamten Nachkommenschaft aus. In der Ausprägung des Phänotypus ihrer Kurzgriffel weisen dagegen die beiden Familienpaare überraschende Unterschiede auf. In den auf den v. cal.-Kurzgriffel 28/1500, 42^v zurückzuführenden beiden Familien sind von 52 Kurzgriffeln 40 (77%) voll und die übrigen 12 ebenfalls mittel calycanthem. Die Penetranz ist wieder vollständig und die Expressivität hoch. Ganz anders die Zusammensetzung der Nachkommenschaft des v. cal.-Kurzgriffels 28/1500, 18^v. Volle Calycanthenie fehlt in ihr vollständig, die Zahl

der m. und l. cal.-Pflanzen ist 15, diejenige der normalkelchigen Kurzgriffel 55. Die Penetranz ist gering (21%), die Expressivität volle Calycanthenie fehlt vollständig, und die Zahl der m. cal.-Pflanzen bleibt unter 10% der Gesamtzahl der Kurzgriffel — ebenfalls

ungewöhnlich klein. Die 1937 zur Blüte gelangende F_4 -Generation aus legitimen Bestäubungen zwischen normalkelchigen Lang- und Kurzgriffeln der beiden Familien 33/813, 14^v wird ergeben, ob ihre Kurzgriffel nicht nur phänotypisch, sondern auch genotypisch wirklich normalkelchig sind und also das *Cal*-Gen völlig zu *cal* mutiert ist.

Es ist außer Zweifel, daß dieses Ergebnis eintreten wird, denn der hier wiedergegebene Versuch mit den v. cal.-Kurzgriffeln von 28/1500 ist nur durchgeführt worden, um zu zeigen, daß auch ausgehend von der Sippe 26/965 mit ihrer starken Penetranz und Expressivität durch Einkreuzung der Calycanthenie in verschiedenen genotypisches Milieu wiederum dieselben Unterschiede in Penetranz und Expressivität erhalten werden können, die schon die verschiedenen F_1 -Familien z. B. also 26/965 und 26/925 (vgl. 1931, S. 285 u. 317) ausgezeichnet haben.

(Schluß folgt.)