

Genetische Studien über Calycanthemie bei *Primula*.

Von ALFRED ERNST (Zürich).

Mit einer Tafel (XXII) und zwei Textfiguren.

Manuskript eingegangen am 29. September 1928.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung und Fragestellung	665
II. Untersuchungen über die Fertilität ealycantherer <i>Primeln</i>	670
III. Untersuchungen über die Vererbung der Calycanthemie	677
1. Vererbung mit unvollständiger Dominanz	679
2. Phänotypische Abstufungen der Calycanthemie	681
3. Calycanthemie und Heterostylie	689
IV. Zusammenfassung der Resultate und Thesen	698
V. Literaturverzeichnis	702
VI. Erklärungen zu Tafel XXII	703

I. Einleitung und Fragestellung.

Kleinmutationen gelten zurzeit als wichtigstes Element der Evolution. Die Bedeutung gelegentlich auftretender stärkerer Abweichungen für die Formen-Neubildung wird gering eingeschätzt. Sie werden als Anomalien bezeichnet, die schon deswegen in der freien Natur der Auslese nicht standhalten, da sie zumeist einen sehr verminderten Fertilitätsgrad aufweisen oder völlig steril sind.

Zu diesen sterilen oder vermindert fertilen Anomalien gehören auch diejenigen zahlreichen Abweichungen vom normalen Blütenbau innerhalb der verschiedensten Verwandtschaftskreise der Angiospermen, die ganz allgemein unter der Bezeichnung der «Blütenfüllung» zusammengefasst werden. Es ist allbekannt, wie reizvoll das Studium der Blütenteratologie den klassischen Morphologen des 19. Jahrhunderts erschien und

welche weitgehenden Anregungen und Aufschlüsse die Beschäftigung mit den Bildungsabweichungen für das Verständnis der Angiospermenblüte gebracht hat. Entwicklungsphysiologische Arbeiten haben sodann durch das Studium der Korrelationen der Organe ganz oder teilweise metamorphosierter Blüten auch die Beziehungen zwischen den Organen der normalen Blüte verstehen gelehrt und die Bedeutung der Abweichungen für die Funktion der Blüte, die Fertilität der Staub- und Fruchtblätter, die Frucht- und Samenentwicklung klarzulegen versucht.

Auch die experimentelle Vererbungslehre hat durch ihre neueren Ergebnisse verschiedene Seiten der komplizierten Formbildungsprozesse der Angiospermenblüte beleuchtet und tieferem Verständnis entgegengeführt. Noch ist aber das grosse Gebiet der Blütenteratologie genetisch noch lange nicht ausgeschöpft. Die älteren morphologischen und entwicklungsphysiologischen Arbeiten, es sei nur auf K. GÖBELS (1886) umfassende «Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten» hingewiesen, die mit den im gleichen Jahre durch F. HILDEBRAND veröffentlichten Bestätigungen und Ergänzungen für den modernen Genetiker allein schon eine wahre Fundgrube von Anregungen bedeuten.

Glückliche Auswahl der Versuchsobjekte und tieferes Eingehen auf genetische Probleme werden sicher auf diesem Gebiete noch wertvolle Resultate zeitigen und sehr wahrscheinlich auch den Nachweis erbringen lassen, dass unsere jetzigen Vorstellungen von der geringen Bedeutung stärkerer Bildungsabweichungen für den Gang der natürlichen Evolution doch in einzelnen Fällen einer Korrektur bedürfen.

Von den zahlreichen Möglichkeiten des Zustandekommens einer «Blütenfüllung», der petaloiden Ausbildung von Laubblättern, Kelch-, Staub- und Fruchtblättern, der Umwandlung von Blütenorganen in auffallende, kronblattartige Nektarien, der tangentialen oder sektorialen Spaltung von Kelch- oder Kronblattanlagen, der Vermehrung der Staubblattzahl durch Spaltung ihrer Anlagen, der Umwandlung von Frucht- in Staubblätter und umgekehrt, tritt die Umwandlung des normal grünblättrigen Kelches in eine zweite Blumenkrone innerhalb der Dikotyledonen gegenüber den anderen der aufgezählten Möglichkeiten an Häufigkeit zurück.

Calycanthemie, Bildung eines corollaähnlich entwickelten Kelches, ist zurzeit nur von Vertretern dreier Familien der sympetalen Dikotyledonen bekannt. Innerhalb der *Campanulaceae* sind calycantheme Rassen von *Campanula medium* und einigen verwandten Formen bekannt, sodann von *Mimulus luteus* innerhalb der *Scrophulariaceae* und schliesslich unter den als «Gartenformen von *Primula acaulis* und *Pr. officinalis*» zusammengefassten Bastarden. Ob auch in der Sektion *Auricula* der Gattung *Primula*, im besondern bei der Gartenaurikel, *Primule hortensis* WETTSTEIN, ausgeprägte Calycanthemie bereits festgestellt worden ist, vermag ich zurzeit nicht zu entscheiden. In vielen diesbezüglichen Literaturangaben und in zahlreichen Katalogen der Gärtner liegen sicher Verwechslungen mit Blütenfüllung durch petaloide Staubblätter vor. Für die Möglichkeit des Vorkommens wahrer Calycanthemie in diesem Verwandtschaftskreis spricht anderseits der Umstand, dass leichte Calycanthemie in den letzten Jahren schon zweimal spontan in meinen *Pr. hortensis*-Kulturen aufgetreten ist.

Es muss also dahingestellt bleiben, ob im vorstehenden wirklich alle sicheren Fälle der Calycanthemie erfasst sind. Viele ältere Literaturangaben über das Vorkommen der Calycanthemie sind unvollständig und irreführend. Blütenfüllung durch Petaloidie des Kelches wird vielfach als «Blütenfüllung» schlechtweg bezeichnet und anderseits werden die von einzelnen Autoren speziell für calycantheme Formen gebrauchten Bezeichnungen wie «Duplex-Formen», «hose in hose-Formen» von andern auch wieder für Blütenfüllungen infolge anderer Bildungsabweichungen gebraucht. Das gilt nicht zum wenigsten auch für die zahlreichen Angaben über die «Blütenfüllungen» in den Gattungen *Campanula*, *Mimulus* und *Primula*, unter deren kultivierten Rassen neben den durch Calycanthemie doppelkronig gewordenen Formen auch zahlreiche weitere Typen der Blütenfüllung vorkommen, von denen einzelne in der Ausgestaltung der Krone (vergleiche z. B. die Angaben von K. Göbel, 1886, S. 252 über *Campanula*) weit über die Doppelkrone der Calycanthemie hinausgehen. Nur beiläufig sei darauf hingewiesen, dass auch der Vererbungsmodus dieser Füllungserscheinungen, für *Mimulus* durch die Untersuchungen von A. BROZEK (1923,

1926), für *Primula* durch E. TSCHERMAK (1923, 1927), bereits recht eingehend untersucht worden ist.

In der neueren Literatur ist auch ein bestimmter Typus der bei *Nicotiana* beobachteten Blütenfüllungen vielfach als «hose in hose-Form» bezeichnet und damit die Vorstellung geweckt worden, es handle sich hier um ein weiteres Beispiel der Calycanthemie. In Wirklichkeit verdankt die Doppelcorolla der gefülltblütigen Rassen des Vorstenland-Tabak es ihre Entstehung einer Tangentialspaltung der Corollaanlagen, wobei der Kelch im Verlauf der Blütenentwicklung (vergleiche die den Arbeiten von F. W. T. HUNGER [1904] und W. H. Amsz [1927] beigegebenen Figuren) in normaler Ausbildung und Funktion erhalten bleibt.

Ueber die Vererbung der Calycanthemie liegen erst wenige Arbeiten vor. Wir verdanken die wichtigsten derselben zwei Begründern der neuen experimentellen Vererbungslehre. C. CORRENS hat 1905 die Resultate eingehender Untersuchungen über die Fertilität und die Vererbung der calycanthemen *Campanula*- und *Mimulus*rasen publiziert. Bei *Campanula* hat Calycanthemie weitgehende Sterilität des Gynaeceums zur Folge. Der Pollen wird dagegen normal oder nahezu normal ausgebildet, sodass die Vererbungsweise der Calycanthemie hier vorzugsweise durch Kreuzung zwischen normalkelchigen Rassen 9 X calycantheme Rasse *d'* festzustellen war. Die calycanthemen *Mimulus*formen wiesen fast unveränderte Fertilität auf.

In beiden Gattungen wird Calycanthemie mit unvollständiger Dominanz und in verschiedenem Ausbildungsgrade auf die Nachkommen übertragen. Dasselbe ist nach den neueren Untersuchungen von J. DE VILMORIN (1922) und E. TSCHERMAK (1924) auch bei den calycanthemen Gartenformen von *Pr. acaulis* und ihren Bastarden mit *Pr. Juliae* der Fall, deren Untersuchung, ähnlich wie diejenige der calycanthemen *Mimulus*rasen, durch die nicht oder nicht bedeutend geschwächte Fertilität erleichtert ist.

Meine eigenen genetischen Studien über Calycanthemie in der Gattung *Primula* sind im Frühjahr 1923, vor dem Erscheinen der TsdNERMAXschen Mitteilung, begonnen worden. Sie nahmen ihren Ausgang von einem vollkommen calycanthemen Kurzgriffel

von *Pr. acaulis*¹ und anderseits von schwach calycanthemen Stöcken der Gartenaurikel, die spontan in meinen Kulturen innerhalb zweier Fruchtfamilien bekannter Abstammung aufgetreten sind. Nur von den Versuchen zum Studium der Calycanthemie in der Verwandtschaft von *Pr. acaulis* ist in dieser ersten Mitteilung die Rede.

Ausgangsmaterial der genetischen Analyse war also ein vollkommen calycanthemer Kurzgriffel von *Pr. acaulis*, dessen Entstehung und Herkunft leider unbekannt sind. Der kräftige Stock wurde mir am 10. April 1923 von Prof. Dr. En. SCHMID aus dessen Privatgarten gebracht, wo er schon seit Jahren in immer gleichbleibender Ueppigkeit sich entwickelt und geblüht hatte. Er war über und über mit den hellschwefelgelben und mit dunkelorangefarbenen Saftmalen ausgezeichneten Blüten bedeckt. Diese zeigten ohne Ausnahme denselben vollkommenen Grad calycanthemer Ausbildung. Alle Blüten waren langgestielte Einzelblüten. Niedrige oder höhere Blütenstände, die sonst bei Gartenvarietäten von *Pr. acaulis* so verbreitet sind, waren weder in diesem Zeitpunkte, noch in den nachfolgenden Jahren an den vegetativen Ablegern der Stammpflanze vorhanden. Sie dürfte wohl reine *Pr. acaulis*, ohne Einkreuzung von *Pr. officinalis* oder *elator* gewesen sein. Die Kronröhre der calycanthemen Blüten war von normaler Länge und der tellerförmige Kronsaum 4 bis 5 mm über dem in gleicher Weise ausgebreiteten Saum des petaloid entwickelten Kelches. Bei einer Anzahl Blüten waren die Kronlappen kraus gefaltet, sodass diese Blüten bei flüchtiger Betrachtung den Habitus gefüllter Blüten vortäuschten.

Für die Weiterkultur und zur Erleichterung der experimentellen Arbeit wurde der grosse Pflanzenstock in vier Teilstücke zerlegt und diese als «ac. cal. 1923 1-4»² eingetopft. Die

Die einheimischen Arten der Sektion *Vernales* der Gattung *Primula* und ihre Gartenformen werden hier und im nachfolgenden mit den in der älteren genetischen und gärtnerischen Literatur üblichen Namen aufgeführt. *Pr. acaulis* L. ist *Pr. vulgaris* HUNSON, *Pr. officinalis* SCOR. ist *Pr. veris* L. EM. HUDSON und *Pr. elator* ist *Pr. elator* (L.) SCHREBER.

² Zur Bezeichnung der Heterostyliemerkmale gebrauche ich hier wie in meinen Arbeiten zur Genetik der Heterostylie (ERNST, A., 1925, 1928), für den Merkmalkomplex «langgrifflig mit tiefer Antherenstellung» das

sämtlichen frei zur Anthese gekommenen Blüten wurden entfernt, die vier Pflanzen isoliert und hernach nur die neu entfaltenen Blüten zu Selbstbestäubungen und reziproken Kreuzungen verwendet. Als Partner standen zur Verfügung: aus Samen herangezogene Topfpflanzen von *Pr. officinalis* und die F_1 -Bastarde aus den Kreuzungen *Pr. officinalis* X *Pr. acaulis* (off ac.), *Pr. officinalis* X *Pr. Juliae* (off Jul.), *Pr. elatior* X *Pr. Juliae* (el Jul.), *Pr. acaulis* X *Pr. Juliae* (ac Jul.), sowie *Pr. Juliae*. Die Formenmannigfaltigkeit und Farbenpracht dieser F_1 -Bastarde sollten mit der, die Auffälligkeit noch bedeutend erhöhenden Calycanthemie kombiniert werden. Dieses Ziel ist nach Ueberwindung nicht geringer Schwierigkeiten in der Aufzucht der Keimlinge wenigstens teilweise erreicht worden. Die Resultate der ersten Versuchsjahre gaben aber Veranlassung, andere Fragestellungen in den Vordergrund der Untersuchung zu stellen: die Feststellung der Fertilitätsverhältnisse der calycanthemen Formen einerseits und andererseits das Verhältnis der Calycanthemie zur dimorphen Ausprägung von Gynaeceum und Androeceum. Im nachfolgenden teile ich die Resultate der 1923-1925 ausgeführten Versuche mit.

II. Untersuchungen über die Fertilität calycanthemer Primeln.

Monstrositäten von Blüten sind sehr häufig, selbst wenn die Reproduktionsorgane direkt nicht betroffen sind, Ursachen verminderter Fertilität. Im besondern scheint gesteigerte Blumenblattproduktion hemmend auf Ausbildung und normale Funktion der Geschlechtsorgane zu wirken. Innerhalb der Gattung *Primula* aber zeichnen sich gerade die calycanthemen, im Gegensatz zu den gefülltblütigen Formen durch völlig normalen Bau des Androeceums und Gynaeceums aus. Dem entspricht

Zeichen n oder —, für «kurz grifflig mit hoher Antherenstellung» das Zeichen n' oder", dem Speziesnamen oder den Zeichen √ und << naeh- oder vorgestellt.

Pr. officinalis - 9 X *Pr. acaulis* - d' bedeutet also z. B. die Bestäubung eines Langgriffels von *Pr. officinalis* mit dem Pollen eines Kurzgriffels von *Pr. acaulis*,

auch eine fast unverminderte Fertilität des Pollens und der Samenanlagen. Wenn die Samenbildung gegenüber normalkelchigen Formen etwas zurücksteht, so wird dies weniger durch genotypische Unterschiede als durch physiologische Correlationen zwischen Fruchtentwicklung und calycanthemer Kelchausbildung bedingt.

Schon Cu. DARWIN (1868, II, S. 224) hat gegenüber älteren, gegenteiligen Angaben die Fertilität calycanthemer Primeln festgestellt und seine Resultate sind später durch die Kreuzungsversuche von J. DE VIL FORIN (1922, S. 209) und von E. TSCHERMAK (1923, S. 9) bestätigt worden. Letzterer resümiert seine diesbezüglichen Erfahrungen in dem Satze: «Im Gegensatz zur Calycanthemie bei *Campanula medium*, welche mit Selbststerilität infolge Missbildung der Samenknospen verknüpft ist, erweisen sich calycanthemische Primeln, ähnlich wie es CORRENS bei *Mimulus* feststellen konnte, fruchtbar, wenn auch deutlich in geringerem Grade als Formen mit normalem Kelch.» Die nachstehenden Ausführungen werden dartun, dass vollkommene Calycanthemie auch mit ungeschwächter Fruchtbarkeit des Pollens und der Samenanlagen kombiniert sein kann und die zur Beobachtung kommenden verschiedenen Fertilitätsgrade, wie bei normalkelchigen Primeln, in der Hauptsache durch die Legitimität oder Illegitimität der Bestäubungen bedingt sind. Es wird später noch darzulegen sein, dass ausserdem durch Hemmung der normalen physiologischen Korrelationen zwischen Kelch- und Fruchtknotenentwicklung die Ausbildung der Früchte und Samen calycanthemer Blüten beeinträchtigt und selbst die Keimkraft ihrer Samen vermindert werden kann.

Die Resultate der 1923-1925 an dem calycanthemen Ausgangsmaterial vorgenommenen Bestäubungen sind in Tabelle 1, diejenigen ihrer reziproken Kreuzungen mit den *Vernales* F1-Bastarden in Tabelle 2 zusammengestellt.

Selbstbestäubungen von Blüten und illegitime Fremdbestäubungen zwischen verschiedenen Blüten der Ableger ac. cal. 1-4" sind fast ohne Erfolg geblieben. 45 selbstbestäubte Blüten lieferten eine einzige Frucht mit 10 Samen, 12 illegitime Fremdbestäubungen ebenfalls nur eine Frucht mit 6 Samen. Diese weitgehende Selbststerilität des calycanthemen Kurz-

Tabelle 1
Bestäubungen an der Stammpflanze *Pr. acaulis calycantha*, 1923—1925

Pflanze Versuchsjahre	Selbstbestäubung			illeg. Fremdbestäubung zw. cal-Blüten			leg. Kreuzungen mit -Griffeln v. Pr. off. und Pr. (off. x ac.)			illeg. Kreuzungen mit -Griffeln von Pr. off. und Pr. (off. x ac.)			
	Zahl der Bestäubungen	Zahl der halben Früchte	Zahl der Samen	Zahl der Bestäubungen	Zahl der halben Früchte	Zahl der Samen	Zahl der Bestäubungen	Zahl der halben Früchte	Zahl der Samen	Zahl der Bestäubungen	Zahl der halben Früchte	Zahl der Samen	
ac. cal. 1 1923 1924 1925	2	—	—	2	1	6	3	x off.	3	3	118	39	2
	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ac. cal. 2 1923 1924 1925	5	—	—	7	—	—	—	x off.	2	2	157	78	2
	8	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ac. cal. 3 1923 1924 1925	4	—	—	—	—	—	—	x off. ac.	3	2	67	33	22
	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ac. cal. 4 1923 1925 1926	6	1	10	—	—	—	—	x off.	2	2	102	51	51
	3	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

griffelmateriale ist aber keineswegs die Folge der Calycanthemie. Normalkelchige Kurzgriffel der Wildform von *Pr. acaulis* sind in demselben Grade selbststeril. So haben z. B. (vergl. Tabelle 3) 23 kurzgriffelige Versuchspflanzen von *Pr. acaulis* aus der Umgebung von Lugano aus 145 selbst- und illegitim fremdbestäubten Blüten nur 10 Früchte mit durchschnittlich 4 Samen ausgebildet.

In bezug auf die Heterostyliemerkmale legitime Bestäubungen der Versuchspflanzen ac. cal. 1-4^V mit Pollen von Langgriffeln von *Pr. officinalis* und des Bastardes *Pr. (officinalis X acaulis)* haben eine durchaus ungeschwächte Fähigkeit der Frucht- und Samenbildung ergeben. Aus 10 Bestäubungen sind 9 Früchte mit nahezu 50 Samen pro Frucht hervorgegangen. Dass auch hier nur die Legitimität der Bestäubung und nicht etwa der vom artemiden Pollen ausgehende Reiz massgebend gewesen ist, zeigt wiederum der Umstand, dass 8 gleichzeitig vorgenommene Bestäubungen mit Pollen von Kurzgriffeln von *Pr. officinalis* erfolglos geblieben sind. Zweifellos wären übereinstimmende Resultate auch nach Bestäubung mit dem Pollen normalkelchiger Lang- und Kurzgriffel von *Pr. acaulis* zu erwarten gewesen, von der aber leider zurzeit jener Versuchsanstellung keine passenden Pollenpflanzen mehr zur Verfügung standen.

Die Versuchspflanzen ac. cal. 1-4^V erwiesen sich also gleich wie die normalkelchigen Kurzgriffel, als weitgehend selbststeril, dagegen als fertil bei legitimer Bestäubung mit dem Pollen von Langgriffeln anderer Arten und von Bastarden der Sektion *Vernales*.

Die während drei aufeinanderfolgenden Jahren vorgenommenen Bestäubungen an *Pr. officinalis* und *Pr. Juliae*, sowie an den in Tabelle 2 aufgeführten Bastarden, mit Pollen von ac. cal. " haben leider zu wenig Aufschlüssen geführt. Illegitime Kreuzbestäubungen blieben gänzlich erfolglos und so sind in Tabelle 2 überhaupt nur die Resultate der Bestäubungen an den verwendeten Langgriffelpflanzen aufgenommen worden. Auch von diesen ergab die Mehrzahl keinen Fruchtausatz, allerdings aus Gründen, die mit der Art der vorgenommenen Bestäubung nicht in Beziehung stehen. Ihre Blütenstände welkten unter den die Entwicklung ungünstig beeinflussenden Kultur- und Versuchsbedingungen frühzeitig und gingen zugrunde. Die an diesen degenerierenden Pflanzen vorgenommenen Bestäubungen sind in Tabelle 2 in () gesetzt worden. An den über die Versuchszeit hinaus gesund verbliebenen Pflanzen sind alle selbst bestäubten Blüten ohne Fruchtausatz geblieben. Die in bezug auf die Heterostyliemerkmale legitimen Bestäu-

bungen dagegen haben mit Pollen von Kurzgriffeln derselben Fruchtfamilie und mit Pollen von ac. cal. — ungefähr in demselben Verhältnis zu Frucht- und Samenbildung geführt. 35 Bestäubungen zwischen Lang- und Kurzgriffeln derselben Bastard-Fruchtfamilie haben 12 Früchte mit durchschnittlich 23 Samen, 57 Bestäubungen mit Pollen von ac. cal.- dagegen 22 Früchte mit durchschnittlich 20 Samen gebracht. Auch hier kann also von einem die Frucht- und Samenbildung irgendwie hemmenden Einfluss der Calycanthemie auf die Fertilität des Pollens nicht wohl die Rede sein.

Wegen der Unzuverlässigkeit eingetopfter Pflanzen von *Pr. officinalis* und der in Tabelle 2 aufgeführten Bastarde für Fertilitätsuntersuchungen wurden im Frühjahr 1925 die Versuche auf die in Topfkultur gut gedeihende Wildform von *Pr. acaulis* ausgedehnt. Die Bestäubungsversuche wurden an kräftigen Stöcken vorgenommen, die unmittelbar vorher an drei verschiedenen Standorten in der Umgebung von Lugano (San Martino a und b, Paradiso) mit grossen Erdballen ausgehoben und in Zürich eingetopft worden waren. Alle am Standorte und während des Transportes geöffneten Blüten wurden entfernt und zu den Versuchen wieder nur solche Blüten verwendet, die nach Isolierung der Pflanzen zur Entwicklung gekommen waren. An diesem Pflanzenmaterial sind zur Beurteilung der Fertilitätsverhältnisse Selbstbestäubungen, illegitime und legitime Fremdbestäubungen und sodann Kreuzungen mit ac. cal. — vorgenommen worden. Die Versuche erstreckten sich auf Lang- und Kurzgriffelpflanzen des Materials in ungefähr gleicher Anzahl. Die Resultate der Versuche sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Sie sind durchaus eindeutig und ergeben zunächst, in Bestätigung eigener früherer Untersuchungen, dass die Selbstfertilität der Langgriffel von *Pr. acaulis* bedeutend grösser ist, als diejenige der Kurzgriffel. Sowohl hinsichtlich der Frucht- als der Samenzahl übertreffen die Langgriffel die Kurzgriffel ungefähr um das Vierfache. Legitime Bestäubungen an Langgriffeln lieferten aus 52 Bestäubungen 40 Früchte mit durchschnittlich 34, an Kurzgriffeln als Samenpflanzen aus 50 Bestäubungen 42 Früchte mit durchschnittlich 39 Samen. Frucht- und Samen-ertrag sind also nach legitimen Bestäubungen an Kurzgriffeln

Tabelle 3

Bestäubungen an Lang- und Kurzgriffeln von *Pr. acaulis* mit Pollen von *Pr. ac. calycanthemata*. Versuche von 1925

Pflanzen	Selbst- und illeg. Bestäubung				legitime Bestäubung				Kreuzung mit ac. cal.				
	Zahl der Bestäubungen	Zahl der Früchte	Zahl der Samen	Samen-durchschnitt pro halbe Frucht	Zahl der Bestäubungen	Zahl der Früchte	Zahl der Samen	Samen-durchschnitt pro halbe Frucht	Zahl der Bestäubungen	Zahl der Früchte	Zahl der Samen	Samen-durchschnitt pro halbe Frucht	
1. Langgriffel	9	36	18	356	27	10	19	14	496	35	26	21	17
	6	16	6	20	3	1	7	7	292	42	42	5	3
	5	122	17	219	13	2	26	19	565	30	22	9	7
	20	174	36	595	17	3	52	40	1333	34	26	35	27
2. Kurzgriffel	10	40	8	15	5	—	15	13	466	33	31	8	1
	9	43	7	30	4	—	13	12	401	33	31	8	—
	4	62	—	—	—	—	22	17	769	45	35	7	—
	23	145	10	45	4	—	50	42	1638	39	33	23	1

am grössten. Die Bestäubungen von Langgriffeln mit Pollen von ac. cal., also hinsichtlich der Heterostyliemerkmale legitime Bestäubungen, ergaben aus 35 bestäubten Blüten 27 Früchte mit durchschnittlich 31 Samen, während illegitime Bestäubung von Kurzgriffeln mit Pollen von ac. cal: aus 23 Bestäubungen nur eine Frucht mit 9 Samen ergab. In Frucht- und Samenbildung stehen also Bestäubungen von Langgriffeln der Wildform von *Pr. acaulis* mit Pollen der kurzgriffligen *Calycanthemata*-Form hinter denjenigen mit Pollen normalkelchiger Kurzgriffel der Wildform nicht zurück. Der Pollen der calycanthemata Kurzgriffel erwies sich als völlig normal und ungeschwächt fertil.

Auch ihre calycanthenen Nachkommen — calycantheme Kurz- wie Langgriffel — zeigen, wie die später darzulegenden Versuche des Jahres 1927 ergeben haben, völlig ungeschwächte Fertilität des Pollens und der Samenanlagen.

III. Untersuchungen über die Vererbung der Calycanthemie.

Calycanthemie ist bei *Primula*, wie bei *Campanula* und *Mimulus*, ein erbliches Merkmal. Schon Cu. DARWIN (1863, I, S. 465) hebt hervor, dass diese Eigenschaft fortgepflanzt werde. W. WOOLER kreuzte, wie DARWIN schreibt, «eine gemeine *Polygonum* mit einer mit gefärbtem Kelch und einige der Sämlinge erbten den gefärbten Kelch durch wenigstens sechs Generationen weiter.» Calycanthemie lässt sich ferner, wie zuerst von J. DE VILMORIN (1922, S. 209) festgestellt worden ist, auch bei Artkreuzungen auf die Bastardnachkommen übertragen. lieber eingehendere Vererbungsversuche mit calycanthenen Primeln aus dem Verwandtschaftskreis der *Vernales* berichtet aber erst E. TSCHERMAK (1923, S. 9). Seine Versuche sind mit normalen und calycanthenen Formen der Gartenvarietäten von «*Pr. veris-acaulis* und *Pr. elatior*», sowie mit der bis dahin nur normalblutig bekannten *Pr. Juliae* durchgeführt worden. Seine Resultate, auf die im einzelnen noch zurückzukommen sein wird, lassen deutlich erkennen, dass im Vererbungsmodus der Calycanthemie ein kompliziertes Vererbungsproblem vorliegt, dessen vollständige Lösung weitere umfangreiche und langdauernde Versuche nach verschiedenen Fragestellungen erfordert.

Die Resultate meiner eigenen Versuche von 1923-1925 munterten zunächst nicht gerade zur Fortsetzung auf. Die 1923 an der Versuchspflanze ac. cal. 4" aus Selbstbestäubung hervorgegangenen 10 Samen keimten nicht, ebensowenig die an ac. cal. 1" durch illegitime Fremdbestäubung erhaltenen 6 Samen. Auch die Keimungsversuche mit den nach legitimen Kreuzungen mit Pollen von *Pr. officinalis* von den Versuchspflanzen ac. cal. 1", 2" und 4" erhaltenen Samen blieben völlig erfolglos, trotzdem diese Samen, unter Anwendung der bei unsern Versuchen seit Jahren erprobten sorgfältigen Methoden, in drei aufeinanderfolgenden Jahren zur Keimung ausgelegt wurden. Dagegen gelang es, aus den an der Versuchspflanze ac. cal. 3"

nach Bestäubung mit *Pr. (officinalis X acaulis)* hervorgegangenen 67 Samen 2 Nachkommen heranzuziehen, von denen einer als normalkelchiger Langgriffel zur Blüte kam. Aus der reziproken Kreuzung zwischen denselben beiden Elternpflanzen waren 11 Samen erhalten worden, von denen 4 keimten. Alle 4 Keimpflanzen²⁴ konnten aufgezogen werden. Von dieser kleinen Fruchtfamilie²⁴ /630 1-4 kamen 1925 3 Pflanzen zur Blüte. Zwei Stöcke waren Langgriffel, der eine mit einem 8 cm hohen, 8 Blüten tragenden Blütenstand, der andere mit zahlreichen Einzelblüten auf 8-10 cm langen Stielen. Der flache Corollasaum der Blüten hatte 25-30 mm Durchmesser, die Narbe war etwa 1 mm unter dem Corollasaum in die Kronröhre versenkt. Der Kelch aller Blüten zeigte nicht die geringste Andeutung von Calycanthemie und die langen, regelmässig ausgebildeten Kelchzipfel erreichten die Unterseite des Kronsaumes. Die Pflanze²⁴ /630, 3" war sehr viel schwächer als²⁴ /630, 2 und 2. Ihr 3 cm hoher Blütenstand trug an ca. 4 cm langen Blütenstielen 2 Blüten von sehr viel kleineren Dimensionen als diejenigen der beiden Langgriffel, aber mit deutlich calycanthemer²⁴ Ausbildung des Kelches. In den Blüten des Langgriffels²⁴ /630, 1" war die Narbe 6-7 mm, in denjenigen von²¹ /630, 2 4-5 mm über dem oberen Rand der tief inserierten Antheren. In den beiden Blüten des calycanthemen Kurzgriffels²⁴ /630, 3" betrug der Abstand der Narbe vom unteren Rand der 'Staubbeutel 8 mm. An allen 3 Pflanzen war also die Heterostylie sehr deutlich ausgeprägt und die Unterscheidung von Lang- und Kurzgriffeln leicht und eindeutig.

Soweit bei der geringen Zahl der blühenden Individuen dieser Familie ein Schluss auf die Vererbung der Calycanthemie möglich war, schien also die calycantheme Ausbildung des Kelches von der kurzgriffligen Pollenpflanze nur auf den kurzgriffligen Nachkommen übertragen worden zu sein, während die Langgriffel gewöhnliche Kelche erhielten. Mit Spannung wurde daher der Anthese des vierten Stockes der kleinen Fruchtfamilie entgegengesehen. Er produzierte 1926 6 Einzelblüten von *officinalis-ähnlichem* Habitus und einem Durchmesser des Kronsaumes von nur 12-15 mm. Er war kurzgrifflig, alle Blüten waren aber einfachkelchig, ohne jede Andeu-

tung von Calycantherie. Damit war die Hoffnung auf eine rasche und glatte Lösung des Vererbungsproblems der Calycantherie erledigt.

Aus den 1923 durch Bestäubungen an *Pr. officinalis* und *Pr. (elatior X Juliae)* mit Pollen von *ac. cal.*⁻ erhaltenen Samen ist ebenfalls nur je eine normalkelchige Langgriffelpflanze hervorgegangen. Die 1925 an den 4 Langgriffelpflanzen vorgenommenen Selbstbestäubungen, sowie die legitimen Bestäubungen mit den beiden Kurzgriffeln hatten teilweise Erfolg. Ein grosser Teil der Samen hat gekeimt, doch liegen zurzeit Beobachtungen über die Zusammensetzung der F₂-Generationen noch nicht vor.

Weitgehende Aufschlüsse ergaben dagegen im Frühjahr 1927 die Nachkommenschaften aus den 1925 durchgeführten Bestäubungsversuchen. Ihre Resultate sind aus den beigegebenen Textfiguren, den Zeichnungen der Tafel XXII, sowie aus den Tabellen 4 und 5 zu erschliessen. Sie lassen sich nach drei Gesichtspunkten gruppieren.

1. Vererbung mit **unvollständiger Dominanz**.

Die Calycantherie der Ausgangspflanze *ac. cal.*⁻ kehrt in den F₁-Nachkommenschaften aus ihren Kreuzungen mit vollkommen normalkelchigen Formen wieder. Sie erweist sich als dominantes Merkmal. Von 317 Nachkommen normalkelchiger Langgriffel der Wildform von *Pr. acaulis*, die mit Pollen von *ac. cal.*⁻ bestäubt worden waren, wiesen aber nur 57 calycantheme Blüten auf und von 171 Nachkommen aus den Bestäubungen von normalkelchigen Langgriffeln der Bastarde *Pr. (acaulis X Juliae)*, *Pr. (elatior X Juliae)* und *Pr. [ae. cal.⁻ y x Pr. (officinalis X acaulis)⁻ e* mit *ac. cal.*⁻ waren nur 51 wieder calycanthem. In der ersten Versuchsserie ist die Calycantherie bei 1/3 in der zweiten bei etwas mehr als 1/2, sämtlicher Nachkommen ausgeprägt. Es handelt sich also, wenigstens bei der hier ausschliesslich studierten Uebertragung der Calycantherie durch den Pollen eines Kurzgriffels, um unvollständige Dominanz.

Dieses Resultat ist in Uebereinstimmung mit denjenigen vorangegangener Untersuchungen über die Vererbung der Caly-

canthemie. Unvollständige Dominanz ist von C. CORRENS (1905, S. 468) auch für die Calycanthemie von *Campanula medium* und *Mimulus luteus* (1. c. S. 477) festgestellt worden. Bei seiner Kreuzung zwischen *Pr. acaulis* $\bar{9} \times$ *Pr. Juliae* \bar{d} , fand J. DE VTLMORIN die Calycanthemie ebenfalls dominant oder wenigstens prävalent. Am lehrreichsten ist aber der Vergleich der neuen Resultate mit denjenigen von E. TSCHERMAK (1923, S. 10), der aus 24 Kreuzungen von normalkelchigen Formen \bar{y} mit calycanthenen \bar{d} neben 215 normalkelchigen, 150 calycantheme Nachkommen erhalten hat. Der Anteil der calycanthenen Formen an der Gesamtnachkommenschaft ist hier ungleich grösser als in meinem Versuchsmaterial. Wahrscheinlich ist das auffallend günstige Verhältnis von normalkelchigen zu calycanthenen Individuen (1,43 : 1) zum Teil wenigstens auf den Umstand zurückzuführen, dass die statistische Zusammenfassung TSCHERMARS keine Rücksicht auf die Abstammung der verbundenen Individuen nimmt. Unter seinen normalkelchigen Versuchspflanzen, die mit dem Pollen vollkommen calycantherer Stöcke bestäubt wurden, waren sowohl solche reiner Rassen als auch phänotypisch normalkelchige Nachkommen aus Familien mit eingekreuzter Calycanthemie enthalten.

Die Uebereinstimmung der Vererbungserscheinungen der Calycanthemie bei *Campanula*, *Mimulus* und *Primula* erscheint noch auffallender infolge der Feststellung, dass die im Habitus ähnliche Corolla-Verdoppelung von *Nicotiana Tabacum* einen ganz anderen Erbgang aufweist. Nach den Untersuchungen von J. A. LODEWJK5 (1911), J. A. HONING (1927) und W. H. AXISZ (1927), die zum Teil wieder ältere Mitteilungen bestätigen, sind die «kose in hase-Rassen» des javanischen V o r s t e n l a n d-Tabakes bei Fortpflanzung durch die leicht gelingende Selbstbestäubung völlig konstant. Bei reziproken Kreuzungen mit den normalen, einfachblütigen Rassen des Vorstenland-Tabakes verhält sich dagegen diese durch Tangentialspaltung der Corolla entstandene Blütenfüllung nicht dominant wie die Calycanthemie, sondern völlig r e z e s s i v. Da indessen die «Reduplikations-Krone» mit einer Anzahl Merkmale anderer Organe gekoppelt ist, die intermediär zur Ausbildung kommen, so sind die in be-

zug auf die Blütenfüllung rezessiven Hybriden doch schon lange vor der Blütezeit zu erkennen und von gleichaltrigen Stöcken der normalblütigen Elternrasse zu unterscheiden. In der F_2

corollige, 25 % homozygot einfachblütige und 50 % die Gene für Doppelcorolla rezessiv übertragende Bastarde.

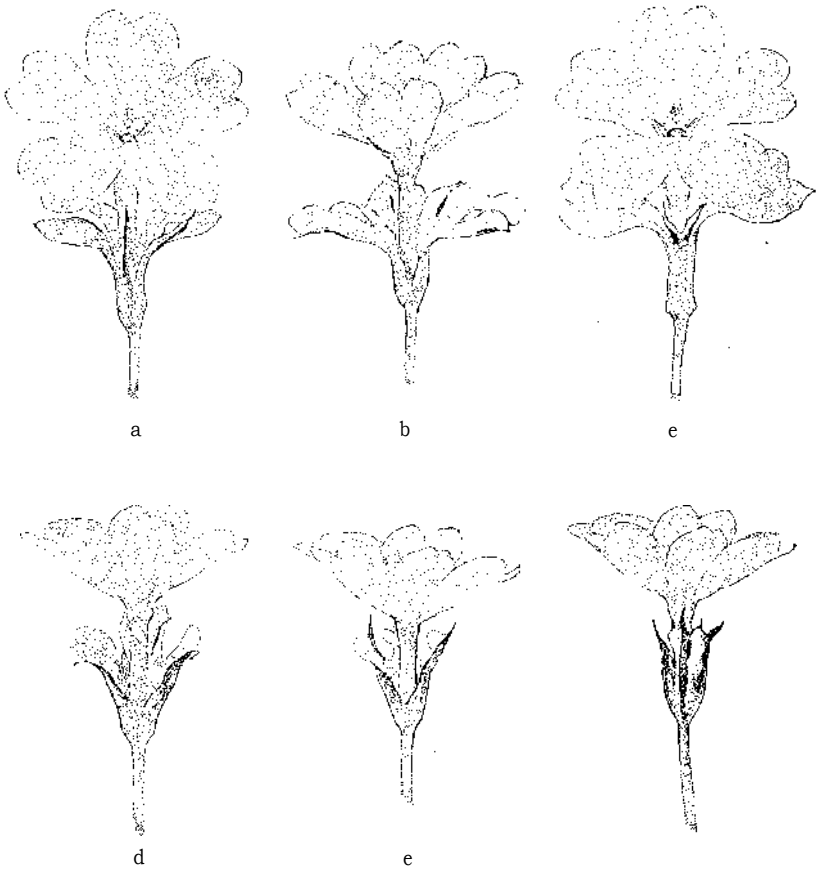
2. Phänotypische Abstufungen der Calycanthemie.

Die Calycanthemie ist an den Individuen der F_1 -Generation aus den Kreuzungen der normalkelchigen Wildform von *Pr. acaulis* und der in bezug auf das Fehlen der Calycanthemie, ebenfalls reinen Bastarde zwischen unseren *Vernales*-Arten und *Pr. Juliae* in verschieden starkem Grade ausgeprägt. Neben Individuen mit vollkommener Calycanthemie, deren Blüten eine ungefähr gleich starke Entwicklung des calycanthem Kelches und der eigentlichen Krone zeigen, finden sich andere mit zahlreichen Graden der Abschwächung bis schliesslich zu Individuen, an welchen nur bei aufmerksamster Betrachtung noch an einzelnen Blüten kleine in Färbung und Struktur blumenblattähnliche Partien einzelner Kelchzähne festgestellt werden können. Von der Fruchtfamilie $^{2/950}$ z. B. kamen am 18. März 1927 29 blühende Pflanzen zur Untersuchung: 16 Lang- und 13 Kurzgriffel. Die Langgriffel waren ausnahmslos normalkelchig. Bei einigen dieser Pflanzen waren die Kelche aller Blüten ungefähr von der halben Länge der Kronröhre, bei anderen dagegen erreichten die Kelchzipfel die Unterseite des Kronsaumes und schliesslich waren bei einigen Pflanzen die einzelnen Blüten verschieden ausgebildet, mit längerer oder kürzerer Kronröhre und ebenso mit verschieden hohem Kelch. Von den; 13 Kurzgriffelpflanzen waren 9 durchaus normalkelchig, mit den eben für die Langgriffel angegebenen Grössenunterschieden in der Kronröhren- und Kelchentwicklung. Nur 4 Kurzgriffel waren calycantliemisch. 3 Pflanzen zeigten vollkommene Calycanthemie, die umgewandelten Kelche erreichten den halben bis nahezu den ganzen Durchmesser der normalen Corolla. Die 4 erst geöffneten Blüten der Pflanze $^{26/950}$, 46⁻ dagegen waren nur partiell calycanthem. Einzelne Kelchzipfel waren ganz, andere zur Hälfte in Kronblätter umgewandelt. Aehnliche und

zum Teil noch stärkere Unterschiede in der Ausprägung der Calycanthemie sind auch in den anderen Fruchtfamilien festgestellt worden. Es wurden daher in der Folge zur Klassifizierung der verschiedenen weitgehenden Ausbildung der Calycanthemie (vergl. Tabelle 5) vier Stärkegrade unterschieden. Als normalkelchig (n) wurden solche Individuen bezeichnet, an deren sämtlichen Blüten nach Form und Färbung keine Spur blumenblattähnlicher Ausbildung der Kelche wahrzunehmen war, also auch alle Kelchzipfel durchaus normal beschaffen waren. Als leicht calycanthem (1. cal.) gelten im nachfolgenden. Stöcke, an denen wenigstens einzelne Blüten schwach kronblattähnliche Ausbildung einzelner oder aller Kelchzipfel aufweisen. Mittelstark calycanthem (m. cal.) sind Stöcke mit deutlich calycanthem entwickelten Blütenkelchen, die aber in der Grössenentwicklung des Kronsaumes, wie auch in der kronblattähnlichen Färbung hinter der eigentlichen Corolla zurückbleiben. Vollkommene Calycanthemie (v. cal.) liegt dann vor, wenn der calycantheme Kelch in Grösse, Form und Färbung der Corolla ungefähr gleichkommt.

Die Figuren 1—6 von Tafel XXII geben diese verschiedenen Ausbildungsgrade der Calycanthemie bei Individuen der Fruchtfamilie ²⁶/965 wieder. Figur 1 stellt die vollkommene Calycanthemie einer Blüte von ²⁶/965, 11⁻ in Seitenansicht, Figur 2 und 3 stellen Grade mittelstarker Calycanthemie nach Blüten von ⁹⁶/965, 24⁻ und 46⁻ dar. Leichte Calycanthemie geben die Figuren 4 und 5 nach Blüten von ²⁶/965, 2⁻ wieder, an welchen nur Teile einzelner Kelchblätter ganz oder einseitig blumenblattähnliche Ausbildungen zeigen. In Figur 6 endlich ist die Blüte eines scheinbar völlig normalen Kurzgriffels derselben Fruchtfamilie reproduziert.

Fruchtfamilien mit geringem Grade von Calycanthemie zeichnen sich vielfach auch durch andere Unregelmässigkeiten ihrer Blütenbildung aus. Besonders häufig ist z. B. einseitige Schlitzung des Kelches oder von Kelch und Krone zugleich. Das ist z. B. in der Fruchtfamilie ²⁶/961 der ²⁶ Fall. Textfigur 1 gibt in den Zeichnungen a—c Blüten von ²⁶/961, 33⁻ wieder. Die ungefähr mittelstark calycanthemien Kelche zeigen zu Seiten der Schlitzstelle 1-2 Kelchzähne von normaler Formbildung und



Figur 1

**Unregelmässig ausgeprägte mittelstarke
Calyoantheme • e.**

a—c = Verschiedene Blüten von ²⁶/961, 33⁻. Calyeanthemie Kelche einseitig aufgeschlitzt und die der Schlitzstelle benachbarten Kelezipfel zur Hälfte oder ganz normal ausgebildet und grün. In *a* sind 1½A, in *c* 2 Kelezipfel normal, die übrigen •calyeanthem.

d—f = Verschiedene Blüten von ²⁶/961, 9ⁿ mit schwach entwickelter Calyeanthemie. An jedem Kelezipfel sind kleine, blumeublattähnliche entwickelte Partien vorhanden. In *d* sind einzelne Kelezipfel ganz, andere zur Hälfte schwach calyeanthem ausgebildet, in *e* und *f* haben nur kleine, wenige mm⁺-grosse Partien am vordern Rande oder an der Basis der Kelezipfel Blumenblattcharakter. 31. III. 1927. Nat. Or.

grüner Färbung. Die Zeichnungen d—f derselben Textfigur stellen Blüten eines zweiten Kurzgriffels derselben Fruchtfamilie (²⁶/961, 9') dar, an denen nur ganz minimale Partien corollaähnlich ausgebildet sind.

Es würde zu weit führen, an dieser Stelle eingehend auf Form und Bau des umgewandelten Kelches einzutreten. Die Figuren 7–11 der Tafel stellen solche Kelche isoliert, von oben und unten betrachtet dar, im übrigen sei auf eine Bearbeitung der gesamten Blütenmorphologie und Anatomie calycanthemer Primeln verwiesen, die als Dissertation erscheinen wird.

Der Grad phänotypischer Ausbildung der Calycanthemie ist in der Regel bei sämtlichen unter annähernd gleichen Aussenbedingungen entstandenen Blüten eines Stockes ungefähr derselbe. Er wird auch durch plötzliche Aenderungen der Aussenbedingungen innerhalb derselben Vegetationsperiode und spontan in aufeinanderfolgenden Jahren nur wenig verändert.

Es wäre wertvoll gewesen, die gesamten, 1927 zum erstenmal zur Blüte gekommenen Bestände der in Tabelle 5 aufgeführten Fruchtfamilien, während mindestens zwei aufeinanderfolgenden Jahren in ihrer Blütenausbildung verfolgen zu können. Diese Möglichkeit war leider nicht vorhanden. Im Spätsommer 1927 haben viele Pflanzen unserer Kulturen durch Pilz- und Läuseepidemien und nicht zum mindesten auch durch die Mittel zu deren Bekämpfung eine starke Schwächung erfahren. Viele Pflanzen gingen zugrunde und andere kamen 1928 nicht mehr oder in sehr geschwächtem Zustande zur Blüte. Immerhin blühten in einigen Fruchtfamilien doch eine grössere Zahl von Kurz- und Langgriffeln auch 1928 wieder reichlich. Es wird genügen, die Resultate der vergleichenden Untersuchung an vier der oben aufgeführten Fruchtfamilien hier zusammenzustellen.

a) Aus der Fruchtfamilie ²⁶/950, die 1927 106 blühende Pflanzen zählte, wovon 45 Kurzgriffel und 61 Langgriffel, kamen 1928 wieder 39 zur Blüte, 18 Kurzgriffel und 21 Langgriffel. Die letzteren waren wieder sämtlich normalkelohig. Von 16 der 18 Kurzgriffel war ohne weiteres festzustellen, dass sie hinsichtlich des Calycanthemiegrades ihrer Blüten denselben Kategorien angehörten wie 1927. 14 Kurzgriffel hatten nämlich wieder ausschliesslich normalkeleehige Blüten und zwei Pflanzen waren, wie im Vorjahre, in sämtlichen Blüten vollkommen calycanthem. Von den 1927 leicht calycanthemen Pflanzen waren 1928 nur zwei nochmals zur Blüte gekommen.

Für eine konnte derselbe Grad der Calycanthemie unmittelbar nachgewiesen werden, für die andere dagegen war die Anzahl der vorhandenen Blüten zu gering. An der Pflanze ²⁰/950,82⁻ waren nämlich 1927- Blüten in nachfolgender Zahl und Ausbildung zur Entwicklung gelangt: am 18. III. 1927 zeigten die 9 ersten Blüten des Stockes Übergänge von normalem Kelch zu leichter Calycanthemie. Am 31. III. waren 12 weitere Blüten geöffnet, von denen 6 leicht calycanthem, 6 dagegen völlig normalkelchig waren. Am 21. IV. wurden nochmals 2 weitere Blüten mit leichter Calycanthemie und 7 mit normalen Kelchen gezählt. 1928 entwickelte derselbe Stock 18 normalkelchige Blüten und deren 5 mit leichter Calycanthemie. An Stock ²⁶/950,90⁻ waren am 18. III. 1927 von den 5 ersten Blüten 4 vollkommen normal, die fünfte Blüte wies an einem Kelchzahn einseitig Spuren von Calycanthemie auf. Am 31. III. wurden 10 weitere Blüten als vollkommen normal befunden, während mit 21. IV. neben weiteren 22 durchaus normalkelchigen Blüten deren 2 leicht calycantheme Kelchzipfel zeigten. Auf 36 durchaus normalkelchige Blüten kamen also 1927 an dieser Pflanze nur 3 mit leichter Calycanthemie. 1928 erzeugte dieselbe Pflanze nur 3 Blüten, die alle normalkelchig waren. Es blieb also die Blütenzahl weit hinter der Durchschnittszahl 12 zurück, auf welche bei der viel stärkeren Entwicklung des Stockes im Jahre 1927 eine leicht calycantheme Blüte entfallen war.

b) Als zweites Beispiel sei aus der Reihe der Fruchtfamilien aus den Kreuzungen der Wildform *Pr. acaulis* × 9 × *Pr. ac. cal.* "d" die Fruchtfamilie ²⁶/965 gewählt, welche 1927 weitaus die grösste Anzahl völlig calycanthemer Pflanzen geliefert hatte. Es kamen aus dieser Fruchtfamilie 1928 11 Kurzgriffel und 23 Langgriffel wieder zur Blüte. Von den Langgriffeln waren 22 wie im Vorjahre durchaus normalkelchig. Daneben kam auch der Stock ²⁶/965, 26⁻, der 1927 11 vollkommen calycantheme Blüten erzeugt hatte, wieder mit 10 völlig calycanthemen Blüten zur Entwicklung. Von den 11 im Jahre 1928 blühenden Kurzgriffeln verblieben 10 gleich wie 1927 in der Kategorie der vollkommenen, eine Pflanze in derjenigen der mittelstarken Calycanthemie.

c) Von den 1927 blühenden 20 Pflanzen der aus der Kreuzung von *Pr. (acaulis* × *Julia* 9 × *Pr. ac. cal.* "d" hervorgegangenen Fruchtfamilie 26/937 kamen 1928 nochmals 4 Langgriffel und 5 Kurzgriffel zur Blüte. Unter den Langgriffeln fehlte leider die 1927 vollkommen calycanthem blühende Pflanze ²⁶/937,7⁻. Alle 4 Langgriffel waren wie 1927 wieder völlig normalkelchig. Von den 5 blühenden Kurzgriffeln war einer wie 1927 leicht, einer mittelstark und zwei waren vollkommen calycanthem. Ein weiterer, 1927 vollkommen calycanthemer Stock, ²⁶/937, 15⁻, zeigte dagegen eine bemerkenswerte Abschwächung des Calycanthemiegrades. Während 1927 die sämtlichen zur Anthese gekommenen 18 Blüten calycanthem gewesen waren, kamen 1928 nur 4 vollkommen calycantheme neben 8 mittelstarken und drei leicht calycanthemen Blüten zur Ausbildung.

d) In der an interessanten Calycanthemiefamilien ebenfalls besonders reichen Fruchtfamilie ²⁶/925, von der 1927 171 Stöcke geblüht hatten, kamen 1928 von den 119 Langgriffeln wieder 32 zur Blüte. Leider fehlten darunter

die beiden Stöcke $^{26}/925, 46^-$ und 137^- , deren Kelche (vergl. Textfigur 2) sich 1927 durch besonders auffallende Ausbildung ausgezeichnet hatten. Von den 51 Kurzgriffeln., die 1927 geblüht hatten, kamen 1928 nochmals 20 zur Blüte. Davon hatten 9 wie im Vorjahre ausschliesslich normalkelchige Blüten, 6 wiesen wie im Vorjahre leichte, eine mittelstarke und 3 vollkommene Calycantheme auf. Auch in dieser Fruchtfamilie zeigte eine Pflanze im zweiten Frühjahr wiederum in Verbindung mit sehr schwacher vegetativer Ausbildung — eine starke Schwächung des Calycanthemegrades. Die Pflanze $^{26}/925, 113^-$ hat nämlich 1927 17 vollkommen calycantheme, 1928 dagegen nur 4 leicht calycantheme und 4 normalkelchige Blüten entwickelt.

Diese Ergebnisse finden ihre Erklärung wenigstens zum Teil in den Beziehungen zwischen Entwicklungsgang der Versuchspflanzen und den gewählten Kulturbedingungen. Die einzeln in Töpfen aufgezogenen Pflanzen erreichen im zweiten Jahre mit der stärksten vegetativen Ausbildung auch die grösste Blütenproduktion. Werden solche Erstblüher nachträglich ins Freiland versetzt, so entwickeln sie sich kräftig weiter. Sie erreichen dagegen bei andauernder Topfkultur in den nachfolgenden Jahren selten mehr den starken Entwicklungsgrad des zweiten Jahres. Schlechtere vegetative Ausbildung hat mit der Verminderung der Blütenzahl zugleich Schwächung des Calycanthemegrades zur Folge. Sehr wahrscheinlich ist z. B. die 1928 an den Pflanzen $^{26}/937, 15^-$ und $^{26}/925, 113^-$ festgestellte Abnahme des Calycanthemegrades auf die im Nachsommer 1927, also gerade während der Bildung der Blütenknospen erfolgte Schwächung der Pflanzen durch Pilze und Läuse zurückzuführen.

Ergeben also diese Feststellungen, dass der Ausbildungsgrad der Calycantheme von den Aussenbedingungen und dem Entwicklungszustande der ganzen Pflanze abhängig ist und also in aufeinanderfolgenden Jahren einem entsprechenden Wechsel unterliegen kann, so ist andererseits wichtig, dass von insgesamt 30 in verschieden starkem Grade calycanthem Stöcken der vier besprochenen Fruchtfamilien, nur eine einzige Pflanze, die 1927 leicht calycanthem gewesen war, im Jahre 1928, wo sie allerdings nur 3 Blüten aufwies, nicht mehr als calycanthem hätte erkannt werden können. Wichtig ist auch, dass von 33 im Jahre 1927 durchaus normalkelchigen Kurzgriffelpflanzen, die 1928 wieder zur Blüte gelangten, sich keine einzige in diesem



Figur 2

**Ausbildung des Kelehes
bei Langgriffeln verschiedener Fruchtfamilien.**

1 = Normalkelchtger Langgriffel ²⁶/925, 66⁻, Kelch leicht blasig aufgetrieben, Kelchzipfel dicht nebeneinander stehend, die Unterseite des Kronsaumes erreichend.

2 = Normalkelchiger Langgriffel ²⁶/925, 99⁻, Kelchsaum zwlischen den Zipfeln mehr als zur Hälfte eingeschnitten, Zwischenraum zwischen den Kelchzipfeln ebenso breit wie diese selbst.

3 = Blüte von ²⁶/925, 46⁻, Kelchzipfel laubblattähnlich verbreitert, in eine scharf abgesetzte, feine Spitze auslaufend, völlig grün.

4 = Glockenförmiger Kelch von $^{26}/925, 137^-$, Kelchzipfel breit, blattähnlich mit deutlichen Seitennerven. Farbe normal grün.

5 a und b = Seiten- und Frontansicht einer Blüte von $^{26}/926, 3^-$. Die Kelchblätter übertreffen die Kronblätter an Grösse, der Kelch ist einseitig geschlitzt und die Kronröhre hier heraustretend.

6 = Mittelstark calycantheme Blüte des Langgriffels $^{26}/965, 26^-$, Kelchsaum etwas weniger stark ausgebreitet als die Corolla. Unterseite des Kelehes leieht grün, im besondern die an der Kelchröhre herablaufenden Mittelrippen intensiv grün gefärbt. 8.-10. IV. 1927. Nat. Gr.

zweiten Blühjahr als calycanthem erwies und ferner, dass an der grossen Anzahl der sowohl 1927 und 1928 blühenden normalkelchigen Langgriffel im zweiten Jahre keine weiteren Andeutungen von Calycanthemie sichtbar geworden sind. Schliesslich sei noch hervorgehoben, dass es bis jetzt nicht gelungen ist, phänotypisch normalkelchige oder ganz leicht calycantheme Stöcke dieser Fruchtfamilien durch reichliche Versorgung mit anorganischen Nährsalzen oder durch Zuckerezufuhr zu deutlich calycanthemem Ausbildung der Kelche zu veranlassen. Andererseits ist auch Versetzung vollkommen calycanthemem Stöcke in nährstoffärmeres Substrat zum mindesten für die unmittelbar nachfolgende Blühperiode ohne ausschlaggebenden Einfluss geblieben. Dagegen sei in diesem Zusammenhang noch darauf verwiesen, dass einige Stöcke mit vollkommen calycanthemem Frühlingsflor im Herbst 1927 vereinzelte kleine und normalkelchige Blüten erzeugten. Aus diesen Befunden kann wohl geschlossen werden, dass die phänotypische Ausprägung der Calycanthemie in Fruchtfamilien mit eingekreuzter Calycanthemie bei genügend starker vegetativer Entwicklung und bei genügend grosser Blütenzahl der Stöcke schon im ersten Blühjahr mit recht grosser Sicherheit festzustellen ist.

Der Nachweis phänotypischer Abstufungen der Calycanthemie innerhalb der Fruchtfamilien meines Untersuchungsmaterials steht in Uebereinstimmung mit den älteren Angaben der Literatur, von denen nur auf diejenigen von C. CORRENS (1905, S. 477) und E. TSCHERMAK (1923, S. 11) verwiesen sei. Es wird eine der Hauptaufgaben der weiteren Erforschung des

Calycanthemie-Problems sein, die von E. TSCHERMAK aufgeworfene Frage zu beantworten, ob den fest gestellt en phänotypischen Abstufungen der Calycanthemie auch genotypische Differenzen zugrundeliegen.

3. Calycanthemie und Heterostylie.

Das interessanteste Ergebnis der vorliegenden Untersuchung ist die Aufdeckung eigenartiger Beziehungen zwischen Calycanthemie und Heterostylie. Die Bedeutung der Heterostylie für das Fertilitätsproblem der Primeln ist andernorts (vergl. A. ERNST 1925, 1928) eingehend besprochen worden. Heterostylie calycanthemer Formen bedeutet zunächst eine unerwünschte Erschwerung für die Lösung des Calycanthemieproblems. Durch den Nachweis engerer Beziehungen zwischen Calycanthemie und Heterostylie gewinnen aber beide Probleme einen neuen, kaum vermuteten Reiz für die weitere Forschung.

Zunächst sei festgestellt, dass das Ausgangsmaterial meiner Versuche, ac. cal. 1-4⁻, in bezug auf die Vererbung der Heterostyliemerkmale sich eindeutig als heterozygot verhielt. In seiner Nachkommenschaft aus legitimer Fortpflanzung mit Langgriffeln sind Lang- und Kurzgriffel vorhanden. Formuliert man die Vererbung der Heterostylie nach dem bekannten einfachen Schema der Monohybriden, so ist der verwendete calycantheme Kurzgriffel Aa, die verwendeten Langgriffel sind aa. Es ist also zu erwarten, dass, bei gleicher Anzahl der A und a übertragenden Pollenkörner des Kurzgriffels, in der Nachkommenschaft aus reziproken Kreuzungen mit aa-Langgriffeln wieder Lang- und Kurzgriffel im Verhältnis 1 : 1 auftreten.

In Wirklichkeit liegen die Verhältnisse nicht ganz so einfach. Die bei den Versuchen verwendeten Langgriffel sind in bezug auf die Vererbung der Heterostyliemerkmale wirklich aa. In Tabelle 4 sind für die wichtigsten dieser Versuchspflanzen, die Langgriffel der Wildform von *Pr. acaulis*, zunächst die Ergebnisse über die Zusammensetzung der Nachkommenschaft aus Selbstbestäubungen zusammengestellt. Sie umfasst in vier Fruchtfamilien ausschliesslich Langgriffel in einer Gesamtzahl

Tabelle 4

Das Zahlenverhältnis der Lang- und Kurzgriffel in der Nachkommenschaft aus Selbst- und legitimen Bestäubungen der Versuchspflanzen von *Pr. acaulis* und aus den Kreuzungen mit *Pr. ac. cal.*—

Samenpflanzen	Nachkommenschaft aus Selbst und illeg. Fremdbestäubungen						Nachkommenschaft aus legitimen Bestäubungen						Nachkommenschaft aus Kreuzung mit ac. cal."						
	Herkunft	Z	L	K	Grifflichkeit		Z	L	K	C	Grifflichkeit		Z	L	K	C	Grifflichkeit		
—					—	—					—	—					—	—	—
ac. San Martino a)																			
1925 10 [—]	26/945	29	21	4	—	4	26/946	27	17	10	5	5	26/950	203	114	106	45	61	
1925 13 [—]							26/948/49	151	122	85	49	36	26/955	68	23	18	9	9	
1925 14 [—]	76/951/52	221	116	40	—	40	26/953/54	121	48	31	20	11							
ac. San Martino b)																			
1925 12 [—]							26/956	97	45	18	6	12	26/957	81	66	59	16	43	
ac. Paradiso																			
1925 1 [—]	26/958/59	79	74	52	—	52	26/960	167	129	97	57	40	26/961	123	79	67	36	31	
1925 3 [—]	26/962/63	118	74	25	—	25	26/964	105	95	60	26	34	26/965	103	89	67	26	41	
		447	285	121	—	121		668	456	301	163	138		578	371	317	132	185	

von 121. Dieselben Langgriffelpflanzen erzeugten nach legitimer Bestäubung mit dem Pollen von Kurzgriffelpflanzen der wilden *Pr. acaulis* Kurz- und Langgriffel im Verhältnis von 163 : 138. Die reziproken Kreuzungen derselben Pflanzen ergaben 167 Kurzgriffel zu 150 Langgriffeln. In beiden Kreuzungen ist also das theoretische Verhältnis 1 : 1 ganz leicht zugunsten der Kurzgriffel verschoben. Das ist nun innerhalb der Nachkommenschaften aus den Bestäubungen derselben langgriffligen Individuen als Samenpflanzen mit Pollen der *ac. cal.* — nicht der Fall. In drei von fünf Fruchtfamilien aus solchen Kreuzungen überwiegen die Langgriffel bedeutend, in zwei weiteren Fruchtfamilien kommen sich Lang- und Kurzgriffel an Zahl ganz oder nahezu gleich. Alle fünf Fruchtfamilien zusammen lieferten 317 Nachkommen, von denen 132 kurz- und 185 langgrifflig sind. Im Gegensatz zu den legitimen Artbestäubungen sind also hier ersichtlich die Langgriffel bevorzugt, Dasselbe ist der Fall innerhalb der Nachkommenschaften aus den Bestäubungen von Langgriffeln der F₁-Bastarde *Pr. (acaulis X Juliae)*, *Pr. (elatior X Juliae)* und *Pr. [ac. cal. — 9X Pr. (officinalis X acaulis) — e]* mit Pollen von *ac. cal.*. Zwei von fünf Fruchtfamilien haben mehr als doppelt so viele Lang- als Kurzgriffel, in drei Fruchtfamilien kommen sich Lang- und Kurzgriffel an Zahl fast gleich. Die Gesamtzahl der Kurzgriffel dieser fünf Fruchtfamilien ist mit 77 fast nur die Hälfte der 148 Langgriffel. Alle zehn analysierten Fruchtfamilien zusammen setzen sich aus 209 Kurz- und 333 Langgriffeln zusammen, sodass sich also das Verhältnis ungefähr wie 2 : 3 stellt. Ich möchte diesem abweichenden Zahlenverhältnis der Lang- und Kurzgriffel, da es sich um verhältnismässig wenige und nicht sehr individuenreiche Fruchtfamilien handelt, auf Grund anderer Untersuchungen in demselben Verwandtschaftskreis, keine grosse Bedeutung zumessen. Da bei diesen Versuchen aber ausschliesslich legitime Bestäubungen zwischen *aa*-Langgriffeln und dem Kurzgriffelmaterial *ac. cal.* in Frage kommen, so darf aus denselben doch der Schluss gezogen werden, dass die calycanthemen Kurzgriffel sicher *Aa* sind. Die Abweichung vom normalen Verhältnis der Lang- und Kurzgriffel kann darauf beruhen, dass von den *A*- und *a*-Pollenkörnern der calycanthemen Kurzgriffel die *a*-Pollenkörner in grös-

serer Anzahl befruchtend wirken, oder dass bei gleicher Wirksamkeit der A- und a-Pollenkörner von den entstehenden Zygoten Aa und aa die Homozygoten aa in der Entwicklung bevorzugt sind und sich aus dem einen oder andern Grunde sekundär für die Gesamtnachkommenschaft ein Minus an Kurzgriffeln ergibt.

Tabelle 5

Griffligkeit und Grad der Calycanthemie in den Nachkommenschaften aus den Bestäubungen an *Pr. acanlis*, *Pr. (acaulisxJuliae)*, *Pr. (elatiorexJuliae)* und *Pr. [ac. cal. xPr. (officinalisxacaulis)]* mit Pollen v. *Pr. acaulis calycanthemea*"d

Eltern		d- e G	Zahl der				Griffligkeit und Grad der Calycanthemie											
d	e		m	o	a	w	Griffel				— Griffel							
							£	0	ô	Ô	0	ô	ô	d				
a) <i>Pr. acaulis</i> San Martino a)																		
1925 13	ac. cal. 2 ⁻	26	114	106	45	61	31	10	—	4	61	—	—					
1925 14	ac. cal. 2 ⁻	2	23	18	9	9	7	2	—	—	9	—	—					
San Martino b)																		
1925 12	ac. cal. 2 ⁻	26	66	59	16	43	9	5	2	—	43	—	—					
Paradiso 1925 1	ac. cal. 2 ⁻	2	79	67	36	31	28	4	—	4	31	—	—					
1925 3	ac. cal. 1 ⁻	26	89	67	26	41	1	2	1	22	40	—	—					1
b) <i>Pr. (acaulisxJuliae)</i> F1																		
As. Jul. 18/76 152	ac. cal. 1 [∇]	26	22	20	10	10	—	4	2	4	9	—	—					1
18/91 125	ac. cal. 1 ⁻	26	16	5	3	2	—	1	—	2	2	—	—					—
c) <i>Pr. (elatiorexJuliae)</i> F1																		
El. Jul. 17J133 500	ac. cal. 1 ⁻	26	23	13	8	5	4	1	—	3	5	—	—					—
d) <i>Pr. [ac. cal. ∇ Q x (off. x as.) d]</i>																		
2/631 1	ao. cal. 2 ⁻	16	208	171	51	119	23	15	3	10	117	2*	—					
2;/631 1	ac. cal. 1 ⁻	28	24	17	5	12	—	—	3	2	11	1*	—					—
					209	333	103	44	11	51	328	3*	—					2
										103+106=209			328+5=333					

Aus der Uebersicht von Tabelle 5 ist nun ersichtlich, dass die phänotypische Ausprägung der Calycantheme, wie zunächst vorsichtig gesagt werden soll, fast ausschliesslich mit Kurzgriffligkeit kombiniert erscheint. Von den 209 Kurzgriffeln der Uebersicht zeigen 106 in verschiedenem Grade Calycantheme, von den 333 Langgriffeln dagegen sind nur 2 calycanthem. Von den Kurzgriffeln sind 50 %, von den Langgriffeln kaum 1 % calycanthem. Das Verhältnis calycantherer und phänotypisch normaler Kurzgriffel ist indessen in den einzelnen Fruchtfamilien verschieden. Von den fünf Fruchtfamilien, die aus Bestäubungen von Langgriffeln der Wildform *Pr. acaulis* mit *ac. cal.* hervorgegangen sind, zeigen vier ein Ueberwiegen der normalkelchigen über die calycantheme Ausbildung. Die beiden Hauptklassen treten in den Verhältnissen 31 : 14, 7 : 2, 9 : 7 und 28 : 8 auf. Die fünfte Fruchtfamilie dagegen zeigt ein überraschendes Ueberwiegen calycantherer Individuen. Einem normalkelchigen stehen 25 calycantheme Individuen gegenüber. Aehnlich wie in der Gesamtzahl calycantherer Stöcke sind die fünf Fruchtfamilien auch hinsichtlich der Stärkegrade der Calycantheme weitgehend verschieden. Geringe Anzahl calycantherer Individuen geht ersichtlich einher mit schwächerem Ausbildungsgrad. So überwiegt in den vier erst angeführten Fruchtfamilien der leichte Calycanthemeigrad gegenüber mittelstarker und vollkommener Calycantheme, während von den 25 calycanthen Stöcken der fünften Fruchtfamilie 22 vollkommen, 1 mittelstark und nur 2 schwach calycanthem ausgebildet sind. Aehnlich liegen, wie aus Tabelle 5 ersichtlich ist, die Verhältnisse auch für die fünf Fruchtfamilien aus den Kreuzungen der unter b—d aufgeführten Bastarde mit *ac. cal.*. Da alle zehn Fruchtfamilien Nachkommen der Pollenpflanzen *ac. cal. 1* und *2* sind, die selbst vegetative Ableger eines offenbar aus einem Samen hervorgegangenen Stockes bedeuten, so muss das verschiedene Ergebnis jedenfalls auf Unterschieden der als Samenpflanzen verwendeten Langgriffel-Individuen beruhen. Wegweisend ist in dieser Hinsicht besonders die Vergleichung der Fruchtfamilien ²/961 und ²⁶/965, die aus Bestäubungen an den beiden Pflanzen *Pr. acaulis*, Paradiso 1⁻ und 3⁻ hervorgegan-

gen sind. ²⁰/961 lieferte 28 normalkelchige, 4 leicht und 4 vollkommen calycantheme Stöcke, während die fast ebenso zahlreiche Nachkommenschaft von 3⁻, neben einem normalkelchigen, zwei leicht- und einem mittelstark calycanthemem Stock, nicht weniger als 22 vollkommen calycantheme Stöcke zählt. Sind auch in diesen beiden Fruchtfamilien die Individuenzahlen verhältnismässig gering, so dürften die starken Abweichungen in ihrer Zusammensetzung doch kaum zufälliger Natur sein.

In der stark calycanthem disponierten Fruchtfamilie ²⁶/965 ist neben 40 normalkelchigen auch 1 vollkommen calycanthemem Langgriffel nachgewiesen worden. Auch ein zweiter vollkommen calycanthemem Langgriffel, ²⁰/937, 7⁻, gehört einer stark calycanthem veranlagten Fruchtfamilie an, die aber leider nur mit 10 Kurz- und 10 Langgriffeln zur Blüte gekommen ist. Sämtliche 10 Kurzgriffel sind calycanthem, 4 davon und ebenso einer der 10 Langgriffel sind vollkommen calycanthem. Beide Fruchtfamilien, denen je ein calycanthemem Langgriffel angehört, sind aus Bestäubungen mit Pollen derselben Blüte von ac. cal. 1⁻ entstanden.

Die 151 Langgriffel von sechs weiteren der zehn Fruchtfamilien zeigen keine Andeutung von Calycanthemie. Dagegen traten in zwei Fruchtfamilien, ²⁶/925 und ²⁶/926, beide aus Bestäubungen an demselben Stocke von *Pr. [ac. cal. -9 X Pr. (of ficinialis X acaulis)] e J* aber mit Pollen von ac. cal. 2⁻ resp. ac. cal. 1⁻ hervorgegangen, neben 128 durchaus normalkelchigen 3 Langgriffel-Pflanzen auf (* in Tabelle 5), deren Kelche zwar nicht eigentliche Calycanthemie, aber wenigstens in Grösse und Gestalt der Kelchzipfel starke Abweichungen von der Norm aufwiesen. Langgriffelblüten verschiedener Stöcke dieser beiden Fruchtfamilien sind in Textfigur 2 dargestellt. Die Zeichnungen 1 und 2 geben Blüten der normalkelchigen Pflanzen ¹⁶/925, 66 und 99⁻ wieder, die sich durch verschiedene Länge und Breite der Kelchzipfel bei leicht blasig aufgetriebener Gesamtform des Kelches auszeichnen. Zeichnung 3 stellt die am stärksten von der Norm abweichende Blüte von ²⁰/925, 46⁻, Zeichnung 4 die auffallendste Blüte von ²⁶/925, 137⁻ dar. Der Kelch der letztem ist glockenförmig, die Kelchzipfel sind breit von Gestalt, durch die starke Ausbildung von Seitennerven an Laubblätter

erinnernd und von normalgrüner Farbe. Die Zeichnungen 5 a und b geben Seiten- und Vorderansicht einer Blüte des mit * bezeichneten Stockes 26/926, 3⁻ wieder. Hier übertreffen die Kelchblätter an Grösse die schwach entwickelten Corollalappen. Der Kelch ist einseitig geschlitzt und lässt die Kronröhre heraustreten. Zum Vergleich mit diesen abweichenden, aber doch nicht als eigentlich calycanthem zu bezeichnenden Blütentypen, sei noch auf Zeichnung 6 von Textfigur 2 verwiesen, welche eine Blüte des vollkommen calycanthem Langgriffels ²⁶/965, 26- wiedergibt.

F₂-Generationen mit Nachkommen der in Tabelle 5 aufgeführten Pflanzen, sind bis jetzt nicht zur Blüte gelangt. Es muss also noch dahingestellt bleiben, was an den untersuchten F₁-Pflanzen genotypische Grundlage, was phänotypische Ausprägung ist. Mit aller Deutlichkeit hebt sich aus den bisherigen Ergebnissen aber schon die Feststellung ab, dass in der Nachkommenschaft des calycanthem Ausgangsmateriales *ac. cal. 1-4`* die Calycanthemie grösstenteils mit Kurzgrifflichkeit gekoppelt und nur ausnahmsweise zusammen mit Langgrifflichkeit auftritt. Dieses Resultat hat auch andernorts bereits Bestätigung gefunden. In der Gartenbauschule O e s c h b e r g, Kanton Bern, hat Herr Gartenbaulehrer W. KIENLI seit Jahren calycantheme Formen von *Pr. acaulis* gezogen. Seine Zuchten wurden mit einer sehr missfarbigen, zufällig in einem Bauerngarten in Othmarsingen (Kanton Aargau) gefundenen *Pr. acaulis* begonnen und erstrebten Farbenmannigfaltigkeit und Samenbeständigkeit der «Duplexform». Seine schöne und farbenprächtige Kollektion setzte sich zu Anfang April 1927 hinsichtlich Heterostylie und Calycanthemie zusammen aus 340 Kurzgriffeln, wovon 143 normalkelchig und 197 calycanthem waren, und 184 Langgriffeln, wovon 179 normalkelchig und 5 calycanthem waren. Das Verhältnis der Lang- und Kurzgriffel der Kollektion weicht von demjenigen meiner Versuche ab, die Langgriffel stehen an Zahl hinter den Kurzgriffeln zurück. Das rührt offenbar davon her, dass die Oeschberger-Kollektion sich nicht aus ganzen Fruchtfamilien, sondern aus ausgewählten Individuen des Zuchtmaterials zusammensetzt und bei der künst-

liehen Selektion nach Farbenmannigfaltigkeit und Calycanthemie eben eine grössere Zahl einfachkelchiger Langgriffel ausgemerzt worden sind. Ebenso ist das starke Ueberwiegen der calycanthenen Kurzgriffel über die normalkelchige Form wohl der vorgenommenen künstlichen Selektion zuzuschreiben. Die calycanthenen Kurzgriffel machen in der Kollektion Oeschberg 58 % der Kurzgriffel, die calycanthenen Langgriffel 2 % der Langgriffel aus. Trotz der verschiedenen Fragestellungen, denen sie ihren Ursprung verdanken, stimmen aber meine Fruchtfamilien-Bestände und die Oeschberger Kollektion im Gesamtverhältnis der calycanthenen zu den normalkelchigen Formen und im Grad der Koppelung von Calycanthemie und Brevi- resp. Longistylie doch weitgehend überein. Dieses Resultat kann kaum zufälliger Natur sein. Sehr wahrscheinlich war auch die von W. KIENLI benützte Ausgangsform ein calycantherer Kurzgriffel, der in legitimen Bestäubungen mit normalkelchigen Langgriffeln verbunden worden ist und die Calycanthemie vornehmlich auf die kurzgriffligen Nachkommen übertragen hat.

Starke Koppelung von Calycanthemie mit Brevistylie ist also jedenfalls Regel für die Bestäubungen normaler Langgriffel X calycantherer Kurzgriffel C. Der Auswertung dieser Annahme für eine tiefergehende Analyse des Vererbungsproblems der Calycanthemie scheint entgegenzustehen, dass E. TSCHEßMAK auf Grund einiger Kreuzungen zwischen einer ebenfalls rein normalblütigen Elternrasse und einer calycanthenen Form zum Schluss gekommen ist (1. c. S. 10), «dass zwischen Griffellänge und Kelchausbildung keinerlei Zusammenhang besteht.» Die von ihm als Belege zitierten Versuche No. 7 und 8 geben aber die Resultate von Kreuzungen normalkelchiger Kurzgriffel von *Pr. acaulis* ♂ X calycantherer Langgriffel C. Mir scheint, dass die beiden einander scheinbar widersprechenden Resultate durch dieselbe Annahme betreffend die Lokalisation der die Calycanthemie bedingenden Gene erklärlich werden.

Die Ergebnisse meiner eigenen Versuche sind verständlich auf Grund der Annahme, dass die Ausgangspflanze ac. cal. nicht nur in bezug auf die Heterostyliemerkmale, sondern auch auf die Fähigkeit zur Uebertragung der Calycanthemie. hetero-

zygotistundihreGametendie Gene für Kurzgriffligkeit und Calycanthemie gekoppelt übertragen. E. TSCHERMAK nimmt eine plurifaktorielle Grundlage der Calycanthemie an. Auch die Uebertragung der Heterostylie findet (vergl. A. ERNST 1925, 1928) nicht durch ein einziges Gen, sondern durch mindestens zwei stark gekoppelte Gene statt, von denen das eine die Merkmale des Gynaeceums, u. a. kurzen oder langen Griffel, das andere diejenigen des Androceums i. b. hohe oder tiefe Stellung der Staubbeutel, überträgt. Gelegentliches Crossing-over zwischen den diese Gen-Gruppen führenden, homologen Chromosomen führt zur Entstehung der homostylen Formen, welche Narbe und Staubbeutel nicht in der normalen, verschiedenen hohen Stellung, sondern in gleicher Höhenlage führen. Trennung der stark gekoppelten Gene für langen Griffel und tief stehende Antheren, resp. kurzen Griffel und hochstehende Antheren und Umkombination durch Crossing-over ist sehr selten. Das oder die Gene für Calycanthemie dagegen dürften aus dem «Kurzgriffel-Chromosom» durch Crossing-over ziemlich häufig in das «Langgriffel-Chromosom» übergehen. Ist also anzunehmen, dass von den Pollenkörnern von *ac. cal.* — im allgemeinen nur diejenigen mit dem «Kurzgriffel-Chromosom» A die Gene für die Ausprägung der Calycanthemie übertragen, so wird gelegentlich auch ein *a*-Pollenkorn den oder die Faktoren für Calycanthemie übertragen, die seinem «Langgriffel-Chromosom» durch Crossing-over aus dem homologen «Kurzgriffel-Chromosom» zugeteilt worden sind. Die Befruchtung einer normalen *a*-Gamete eines Langgriffels durch ein solches *a*-Pollenkorn mit den Genen für Calycanthemie wird einen in bezug auf Langgriffligkeit homozygoten, in bezug auf Calycanthemie heterozygoten Langgriffel entstehen lassen. Ein solcher heterozygoter Langgriffel wird sodann bei Kreuzung mit normalen Kurzgriffeln ohne Zweifel eine entsprechend den Angaben von E. TSCHERMAK aufspaltende Nachkommenschaft erzeugen.

Es wäre verfrüht, die in die vorliegende Mitteilung aufgenommenen empirischen Resultate schon jetzt vollständig theoretisch erklären und auswerten zu wollen. Ich behalte mir dies für die in Aussicht genommene ausführliche Arbeit vor. Zur Beantwortung der aus den hier mitgeteilten Ergebnissen resul-

tierenden Fragen sind bereits 1927 die zahlreichen Bestäubungskombinationen zwischen normalkelchigen, leicht-, mittelstark- und vollkommen calycanthenen Kurzgriffeln der Fruchtfamilien mit Calycanthemie mit den normalkelchigen und calycanthenen Langgriffeln derselben Fruchtfamilien, sowie die Kombinationen zwischen den verschiedenen Geno- und Phänotypen der Kurz- und Langgriffel aus Fruchtfamilien mit Calycanthemie und den völlig normalen Lang- und Kurzgriffeln aus sicher calycanthemiefreien Fruchtfamilien durchgeführt worden. Die Gesamtzahl der in diesen Versuchsserien 1927 bestäubten Blüten betrug 2905. Es wurden 988 Früchte geerntet und 40,606 Samen ausgezählt. Davon wurden 1928 22,190 zur Keimung ausgelegt; 12,207 Samen keimten und bis Ende August 1928 sind 9217 Pflanzen aus diesen Versuchsserien einzeln verpflanzt worden. Es ist zu erwarten, dass die Mehrzahl derselben im Frühjahr 1929 zur Blüte gelangen und ihre Analyse das Problem der Vererbung der Calycanthemie weitgehend klären wird.

IV. Zusammenfassung und Thesen.

1. Calycantheme Primeln zeichnen sich, im Gegensatz zu den durch Petaloidie der Staubblätter gefülltblütigen Gartenformen derselben und anderer *Primula*-Arten, durch völlig normalen Bau des Androeceums und Gynaeceums aus. Der als Ausgangspflanze der Versuche dienende calycantheme Kurzgriffel erwies sich, in Übereinstimmung mit den normalkelchigen Kurzgriffeln der Wildform von *Pr. acaulis*, als weitgehend selbststeril, dagegen als fertil bei legitimer Bestäubung mit dem Pollen von Langgriffeln der Wildform von *Pr. acaulis*, sowie anderer Arten und von Bastarden der Sektion *Vernales*. Auch reziproke Kreuzungen mit der Wildform von *Pr. acaulis*, mit *Pr. officinalis* und verschiedenen Art-Bastarden hatten vollen Erfolg, soweit sie in bezug auf die Heterostyliemerkmale legitim waren.

2. Die Calycanthemie von *Primula* ist ein erbliches Merkmal. Die Doppelcorolla der Ausgangspflanze *Pr. acaulis calycantheme* kehrte in den F_1 -Nachkommenschaften aus den sämtlichen Kreuzungen mit vollkommen normalkelchigen Formen

wieder. Sie erweist sich als dominantes Merkmal, das allerdings nur bei $\frac{1}{2}$, $-\frac{1}{2}$, sämtlicher Individuen dieser Nachkommenschaften im Phänotypus zur Ausprägung gelangt. Die Dominanz der Calycanthemie von *Pr. acaulis* ist unvollständig.

3. Die Calycanthemie ist an den Individuen der F₁-Generation aus den Kreuzungen zwischen ac. cal.™ und der normalkelchigen Wildform von *Pr. acaulis* sowie der normalkelchigen Art-Bastarde *Pr. (acaulis X Juliae)* in verschieden starkem Grade ausgeprägt. Vollkommene Calycanthemie mit ungefähr gleich starker Entwicklung des calycanthemen Kelches und der eigentlichen Corolla kommt in den meisten Fruchtfamilien neben Graden abgeschwächter Calycanthemie und phänotypisch normalkelchig erscheinenden Individuen vor.

4. Der Ausbildungsgrad der Calycanthemie ist in der Regel bei sämtlichen unter annähernd gleichen Aussenbedingungen entstandenen Blüten eines Stockes derselbe. Er wird auch durch plötzliche Aenderungen der Aussenbedingungen innerhalb einer Vegetationsperiode und spontan in aufeinanderfolgenden Jahren nur wenig verändert. Andauernd schlechte Ernährung schwächt dagegen die calycantheme Kelchentwicklung; an vollkommen calycanthemen Stöcken treten gelegentlich auch Herbst bluten in stark verminderter Grösse und vereinfachter Gestalt auf.

Es ist bis anhin nicht gelungen, phänotypisch normalkelchige und leicht calycantheme Stöcke der F₁-Nachkommenschaften durch Aenderung der Ernährungsbedingungen zu deutlich calycanthemer Ausbildung der Kelche zu veranlassen. Die phänotypische Ausprägung der Calycanthemie in Fruchtfamilien mit eingekreuzter Calycanthemie ist also im allgemeinen bei genügend starker vegetativer Entwicklung und bei genügend grosser Blütenzahl der Stöcke schon im ersten Blühjahr mit Sicherheit festzustellen.

5. Der Nachweis phänotypischer Abstufungen der Calycanthemie innerhalb der besprochenen Fruchtfamilien steht in Uebereinstimmung mit älteren Angaben der Literatur. Eine der Hauptaufgaben der weiteren Erforschung des Calycanthemie-

Problems besteht in der Beantwortung der schon von E. TSCHERMAK aufgeworfenen Frage, ob den festgestellten phänotypischen Abstufungen auch genotypische Differenzen zugrunde liegen, ob also die Uebertragung der Calycanthemie durch einen einzigen oder mehrere polymere Faktoren erfolgt.

6. Die Ausgangspflanze der Versuche, *Pr. acaulis calycan-thema*“, verhält sich in bezug auf die Vererbung der Heterostyliemerkmale eindeutig als heterozygoter Kurzgriffel. In der Nachkommenschaft aus legitimer Fortpflanzung mit Langgriffeln sind Lang- und Kurzgriffel vorhanden. In den Nachkommen-schaften aus legitimen Bestäubungen zwischen normalkelchigen Lang- und Kurzgriffeln der Wildform ist das theoretische Ver-hältnis der beiden Phänotypen 1 : 1 leicht zugunsten der Kurz-griffel verschoben, während in den Nachkommenschaften aus den Bestäubungen derselben langgriffligen Individuen als Samenpflanzen mit Pollen des calycanthemien Kurzgriffels die Kurz- und Langgriffel im Verhältnis von 2 : 3 zur Blüte gekom-men sind.

7. Die phänotypische Ausprägung der Calycanthemie ist in der Nachkommenschaft des verwendeten calycanthemien Kurzgriffels fast ausschliesslich auf Kurzgriffel beschränkt. Von 209 Kurz-griffeln waren 106 in verschieden starkem Grade calycanthem, von den 333 Langgriffeln derselben Fruchtfamilien waren nur zwei calycanthem. Von den Kurzgriffeln sind also 50 %, von den Langgriffeln kaum 1 % calycanthem, doch ist das Verhält-nis der calycanthemien und der phänotypisch normalkelchigen Kurzgriffel in den einzelnen Fruchtfamilien verschieden.

Fruchtfamilien mit relativ geringer Anzahl calycanthemier Individuen zeichnen sich auch durch schwächere Ausbildungs- grade der Calycanthemie aus.

B. Von 10 untersuchten Fruchtfamilien enthalten nur zwei je einen vollkommen calycanthemien Langgriffel. Beide gehören sehr stark calycanthem veranlagten Fruchtfamilien an, die sich auch durch eine besonders grosse Zahl vollkommen calycan-themer Kurzgriffel auszeichnen.

In zwei weiteren Fruchtfamilien sind neben einer grössern Anzahl durchaus normalkelchiger Langgriffel 3 Langgriffel auf- getreten, deren Kelche zwar nicht eigentliche Calycanthemie

mit corollaähnlicher Färbung, aber wenigstens starke Abweichungen in Gestalt und Grösse der Kelchzipfel aufwiesen. Ihre Nachkommenschaften aus Selbstbestäubung und legitimen Bestäubungen an normalkelchigen Kurzgriffeln werden ergeben, ob auch diese Individuen die Fähigkeit zur Ausprägung der Calycanthemie auf ihre Nachkommen übertragen.

9. In der Nachkommenschaft des verwendeten calycanthemen Kurzgriffels ist Calycanthemie grösstenteils mit Kurzgriffligkeit gekoppelt und tritt nur ausnahmsweise zusammen mit Langgriffligkeit auf. In einer Oeschberger *Primula-Kollektion*, die nach Farbenmannigfaltigkeit und Ausprägung möglichst vollkommener Calycanthemie ausgewählt worden war, liess sich ein ähnliches Zahlenverhältnis der calycanthemen zu den normalkelchigen Formen und ungefähr derselbe Grad der Koppelung von Calycanthemie mit Brevi- resp. Longistylie feststellen. Koppelung von Calycanthemie mit Brevistylie ist also wahrscheinlich Regel für die Nachkommenschaften aus Bestäubungen von normalen Langgriffeln X calycanthemen Kurzgriffeln d'.

10. Die Ergebnisse der beschriebenen Versuche sind verständlich auf Grund der Annahme, dass der als Ausgangspflanze verwendete calycantheme Kurzgriffel nicht nur in bezug auf die Heterostyliemerkmale, sondern auch in bezug auf die Fähigkeit zur Uebertragung der Calycanthemie heterozygot war und daher nur die Hälfte seiner Gameten die Gene für Kurzgriffligkeit und Calycanthemie übertragen und zwar in verhältnismässig starker Koppelung. Durch Crossing-over dürfte der Calycanthemie-Komplex gelegentlich aus dem «Kurzgriffelchromosom» in das «Langgriffelchromosom» übergehen und sodann aus entsprechenden legitimen Bestäubungen heterozygote, calycantheme Langgriffel entstehen, deren Nachkommenschaft aus legitimen Befruchtungen mit normalkelchigen Kurzgriffeln entsprechend den TschESMAxschen Ergebnissen aufspalten dürfte.

11. Von der weiteren Analyse des Erbganges der Calycanthemie und Untersuchungen über deren Entstehung ist eine Förderung des Artbildungsproblems zu erwarten, da bekanntlich ähnliche Abweichungen in der Gestalt der Blüten von einer bestimmten Norm in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen der An.

giospermen als Art-, Gattungs- und selbst Familienmerkmale auftreten. Es geben diese Untersuchungen vielleicht Anhaltspunkte für das Verständnis der Entstehung allmählicher Uebergänge zwischen Kelch- und Kronblättern und für die corolloide Beschaffenheit des Kelches bei gewissen Dikotyledonen, vielleicht auch der Entstehung des aus zwei gleichartig differenzierten Kreisen bestehenden Perigons vieler Monokotyledonen, das jedenfalls als Progression aus einem in Kelch und Krone differenzierten Perianth hervorgegangen sein dürfte.

12. Im Jahre 1927 sind zahlreiche Bestäubungsversuche an und mit den verschiedenen Geno- und Phänotypen der in dieser Arbeit besprochenen F1Fruchtfamilien durchgeführt worden und 1928 wurden 9217 aus diesen Versuchen herstammende F₁ - Pflanzen einzeln vertopft, die 1929 hoffentlich in Mehrzahl zur Blüte kommen werden. Es ist anzunehmen, dass die Analyse dieser F₂-Nachkommenschaften das Verständnis des Problemes der Vererbung der Calycanthemie bei *Primula* weitgehend fördern wird.

V. Literaturverzeichnis.

- ARISZ, W. H., On the heredity of teratological characters. Double-flowered mutants in tobacco. *Genetica* 1927, Bd. 9, S. 39-100, 9 Textfig., 15 Tafeln.
- BRÖZER, A., A report of the biology and the genetics of the full blossomed plants. *Studia Mendeliana*. Brünn 1923, S. 13-59, 1 Tafel.
Inheritance in the „monkey-flower“. A genetic study of Crosses between *Mimulus quinquevulnerus*, *M. tigrinus* and *M. terinoides*. *The Journal of Hereclity*, 1926, Bd. 17, S. 113-129, 9 Abb.
- CORRENS, C., Einige Bastardierungsversuche mit anomalen Sippen und ihre allgemeinen Ergebnisse. *Jahrb. I. wiss. Bot.* 1905, Bd. 41, S. 458-484, 1 Tafel, 1 Textfig.
- DARWIN, CH., Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestiation. Uebersetzg. v. J. V. Carus, 1868, II.
- ERNST, A., Genetische Studien über Heterostylie bei *Primula*. *Archiv d. Julius Klaus-Stiftg. f. Vererbungsforsch., Sozialanthropologie u. Rassenhygiene*, 1925, Bd. 1, S. 13-62, 2 Tafeln, 3 Textfig.
. — Zur Genetik der Heterostylie. *Verhandl. d. V. internationalen Kongresses f. Vererbungswiss.*, Berlin 1928, S. 635-665, 2 Textfig.
- GOEBEL, K., Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1886, Bd. 17, S. 207-294, 5 Tafeln.

- HILDEBRAND, F., Ueber die Zunahme des Schauapparates (Füllung) bei den Blüten. *Jahrh. f. wiss. Bot.*, 1886, Bd. 17, S. 622-641.
- HONING, J. A., Erblchkeitsuntersuchungen an Tabak. *Genetica*, 1927, Bd. 9, S. 1-18, 10 Textfig.
- HUNGER, F. W. T., Ueber Prolifikation bei Tabakblüten. *Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg*, 1904, II. Ser., Bd. 4, S. 57-60, 2 Tafeln.
- LOWEIJKS, J. A., Erblchkeitsversuche mit Tabak. *Ztschr. f. ind. Abstmsg.-u. Vererbungslehre*, 1911, Bd. 5, S. 139-172.
- TSCHERMAK E., Ueber Varietäten- und Spezieshybriden bei Primeln. *Verslag van het internationaal Tuinbouw-Congres te Amsterdam*, 17-23 Sept. 1923, S. 1-15.
- Ueber Blütenfüllung und ihre Vererbung. *Festschr. Öesterr. Gartenbauges.*, 1827-1927, S. 120-131, 5 Textabb., 8°.
- VIIMORIN, J. DE, Hybrides de *Primula Julias*. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 1922, T. 69, p. 206-210.

VI. Figurenerklärung zu Tafel XXII.

Figuren 1-6 Verschiedene Ausbildungsgrade der Calycantheme bei Pflanzen derselben Fruchtfamilie 26/965.

- Fig. 1 Vollkommen calycantheme Blüte von $^{26}/965$, 11⁻ in Seitenansicht. Die Mittelrippen der umgewandelten Kelchzipfel sind unterseits grün und laufen an der röhrenförmig verlängerten Kelchbasis hinunter.
- Fig. 2 u. 3 = Mittelstarke Calycantheme an Blüten von $^{26}/965$, 24" und 46". Die röhrenförmige Kelchbasis verkürzt und die herablaufenden Mittelrippen der Kelchblätter gefältelt.
- Fig. 4 u. 5 = Leichte Calycantheme an zwei Blüten desselben Stockes $^{26}/965$, 2". Nur einzelne Partien der Kelchblätter sind umgewandelt. In Fig. 4 vorn ein völlig normaler Kelchzipfel, Links und rechts desselben kronblattähnlich ausgebildete Kelchklappen mit unterseits deutlich hervortretender und intensiv grün gefärbter Mittelrippe. In Fig. 5 zwei Kelchzähne normal, zwei andere zur Hälfte calycanthem.
- Fig. 6 — Blüte eines phänotypisch vollkommen normalkelchigen Kurzgriffels derselben. Fruchtfamilie.

Figuren 7--8 Mittelstark calycantheme Kelche nach Entfernung der Corolla in Frontansicht.

- Fig. 7 stellt eine Blüte von $^{26}/965$, 65" dar. Der calycantheme Kelch ist oberseits fast von gleicher Färbung wie die Oberseite der Corolla. Die Mittelrippen der Kelchsaumlappen endigen in kleine, grüne Spitzen. Das Saftmal ist fast von gleicher Grösse und derselben Färbungsintensität wie an der Corolla.
- Fig. 8 = Blüte von $^{26}/965$, 59"; Mittelrippe der Kelchsaumlappen auch oberseits fast im ganzen Verlaufe grün gefärbt.
- Figuren 9—11 Kelch und Krone einer Blüte von $^{26}/965$, 18".
- Fig. 9 = Corolla von oben, Saftmal fünf eckig.

- Fig. 10 = Kelch von oben nach Entfernung der Corolla. Saftmal weniger intensiv gefärbt und in die leicht grün gefärbten Mittelrippen hinauf verlängert.
- Fig. 11 = Unterseite des Kelehes, Mittelrippen der Kelchlappen stark hervortretend, leicht gewellt, grün und in kleine Spitzen endigend.
Figuren 12-17 Blüten verschiedener Pflanzen der Fruchtfamilie 21/937, welche aus der Bestäubung eines F_2 -Bastarden *Pr. (acaulis X Juliae)* \times *Pr. acaulis calycanthemea* hervorgegangen ist. In der F_2 -Generation erfolgt eine Aufspaltung hinsichtlich der Farben- und Grünsmerkmale des Bastarden (*Pr. acaulis X Julia e*), wobei violett, gelb und weiss blühende Stöcke auftreten, von denen die Kurzgriffel (vergl. Fig. 12-15) in verschieden starkem Grade calycanthem sind.
- Fig. 12 = Blüte des Stockes $^{26}/937, 14^-$ mit vollkommener Calycanthemie, intensiver Anthocyanfärbung von Corolla und calycanthemem Kelch, stark ausgeprägten Saftmalen.
- Fig. 13 = Blüte des Stockes $^{26}/937, 3''$ mit starker Calycanthemie, weisser Corolla und calycantheanen Kelchpartien, gelbem Saftmal und -grünlichem Scheitel der Kelchlappen.
- Fig. 14 = Blüte von $^{26}/937, 4''$ mit acaulis-Färbung und mittelstarker Calycanthemie.
- Fig. 15 = Blüte von $^{26}/937, 2''$ Durchmesser der Blüten dieses Stockes bedeutend geringer als an 20/937, 14, Corolla und calycanthemem Kelch von intensiv rotvioletter Färbung, Kelch mit zwei grünen Zipfeln.
- Fig. 16 u. 17 = Leicht calycanthem•e Kelehe von $^{26}/937, 2''$ nach Entfernung der Corolla. Der in Fig. 16 dargestellte Kelch zeigt einen vollkommen normalen Kelchzipfel, zwei Kelchblätter, die zur Hälfte calycanthem sind, einen völlig calycanthemem Kelchlappen und einen fünften Kelchlappen, der bei ebenfalls deutlich calycanthemem Ausbildung eine stark vortretende grüne Mittelrippe aufweist. In Fig. 17 treten neben den lila gefärbten Partien des calycanthemem Kelchsaumes und den weissgelblichen Partien des Saftmales, die grün gefärbten Partien normalen Kelchgewebes deutlich hervor.
-

