

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

Erblichkeitsforschungen an calycanthem Primeln.Von **Alfred Ernst.**

(Schluß.)

In die F_1 -Fruchtfamilie 26/925 ist, verglichen mit 26/965, die Calycanthemie der voll calycanthem Stammpflanze in auffallend schwachem Grade übertragen worden. Unter ihren 170 blühenden Pflanzen waren 119 normalkelchige Langgriffel. Calycantheme Langgriffel fehlten vollständig, und von den Kurzgriffeln waren statt der zu erwartenden 98% nur 55% calycanthem. 28 Pflanzen mit Calycanthemie standen 23 ohne jede Spur von Calycanthemie gegenüber und von den 28 calycanthem Kurzgriffeln zeigten nur 10 den vollen Calycanthemiegrad der Stammpflanze.

Außer v. cal.-Kurzgriffeln dieser Fruchtfamilie sind auch einzelne ihrer m. und l. cal.-Pflanzen sowie normalkelchige Kurzgriffel zur Feststellung der Vererbungsweise ihres Calycanthemiegrades benutzt worden (vgl. Abb. 14 und 15).

Die 3 F_2 -Fruchtfamilien dieses Stammbaumes, die als Nachkommen von v. cal.-Kurzgriffeln von 26/925 entstanden sind, zeigen trotz der sonstigen Unterschiede in ihrer Elternkombination wieder die schon in der F_1 -Familie zum Ausdruck gekommene Abschwächung in Penetranz und Expressivität des Calycanthemie-Merkmales. Nur auf die Zusammensetzung einer der 3 Familien sei im Einzelnen verwiesen. In der aus einer Bestäubung zwischen einem der v. cal.-Kurzgriffel von 26/925 und einem ebenfalls v. cal.-Langgriffel der nahe verwandten F_1 -Familie 26/926 hervorgegangenen Fruchtfamilie 28/1535 sollte nach den genetischen Formeln der Eltern Calycanthemie bei 75% der Nachkommenschaft, d. h. bei der Hälfte der Lang- und bei allen Kurzgriffeln sichtbar werden. Ihre Übertragung erfolgte auch durchaus erwartungsgemäß auf die Langgriffel (cal. Langgriffel 24% der Gesamtzahl), dagegen waren von den Kurzgriffeln nur 65% statt der zu erwartenden 98% calycanthem. Dieses Ergebnis ist wohl dahin zu interpretieren, daß die hc-Gameten des cal. Langgriffels die Calycanthemie mit voller Penetranz und Expressivität auf die cal.-Lang- und die Hälfte der cal.-Kurzgriffel (Hc/hC) übertragen haben, während die HC/hc-Kurzgriffel, die aus Befruchtungen zwischen hc-Gameten der Lang- und HC-Gameten der Kurzgriffel hervorgegangen sind, wieder die starke Abnahme von Penetranz und Expressivität aufweisen. Zur

gleichen Schlußfolgerung drängt auch die Zusammensetzung der aus der Bestäubung zwischen je einem v. cal.-Kurz- und Langgriffel von 28/1535 hervorgegangenen F_3 -Fruchtfamilie 31/38.

Ein in legitime Bestäubung mit einem Langgriffel einer genotypisch rein normalkelchigen Fruchtfamilie eingestellter m. cal.-Kurzgriffel von 26/926 hat denselben Cal-Grad auf 44% seiner kurzgriffligen Nachkommenschaft (F_3 -Familie 28/1514) übertragen. Volle Calycanthemie erreichten noch 12, weitere Abschwächung dagegen (13 l. cal., 19 n-kelchig) zeichnete 32 seiner Nachkommen aus.

Daß l. cal.-Kurzgriffel ebenfalls nur ihren eigenen Calycanthemiegrad und zudem nur noch auf einen kleinen Teil ihrer Nachkommen übertragen, zeigt die F_3 -Familie 28/1530, von deren 9 Kurzgriffeln 3 l. cal. und 6 normalkelchig sind.

Die normalkelchigen Kurzgriffel von 26/925 chließlich sind nicht nur phänotypisch normalkelchig, sondern erzeugen, wie ihre Nachkommenschaften ausweisen, offenbar fast ausnahmslos Gameten, die nicht mehr HC, sondern Hc sind, so daß auch in großen Fruchtfamilien Spuren der Calycanthemie nur noch ausnahmsweise oder überhaupt nicht mehr auftreten.

Den gleichen Nachweis der mutativen Abschwächung und Ausmerzung der Calycanthemie, wie die Nachkommenschaften der phänotypisch abgeschwächt calycanthem Kurzgriffel von 26/1925 selbst, erbringen auch die Nachkommenschaften von l. cal. und normalkelchigen Kurzgriffeln der F_2 - und F_3 -Fruchtfamilien desselben Stammbaumes (vgl. 31/42 und 31/31). In der F_3 -Familie 31/31 z. B. ist der leichte Calycanthemiegrad der kurzgriffligen Elternpflanze aus 28/1535 auf einen einzigen unter 53 Nachkommen übertragen worden; statt 98% sind nur 3% der Kurzgriffel Träger des elterlichen Merkmals.

Aus Bestäubungen zwischen verschiedenen normalkelchigen Lang- und Kurzgriffeln von 31/31 sind eine größere Anzahl von F_4 -Fruchtfamilien mit zusammen 187 normalkelchigen Lang- und 249 normalkelchigen Kurzgriffeln hervorgegangen. Der eine l. cal.-Kurzgriffel derselben Familie allerdings hat die Calycanthemie noch auf beinahe die halbe kurzgrifflige Nachkommenschaft übertragen und damit einen relativ noch bedeutenden Grad der Penetranz

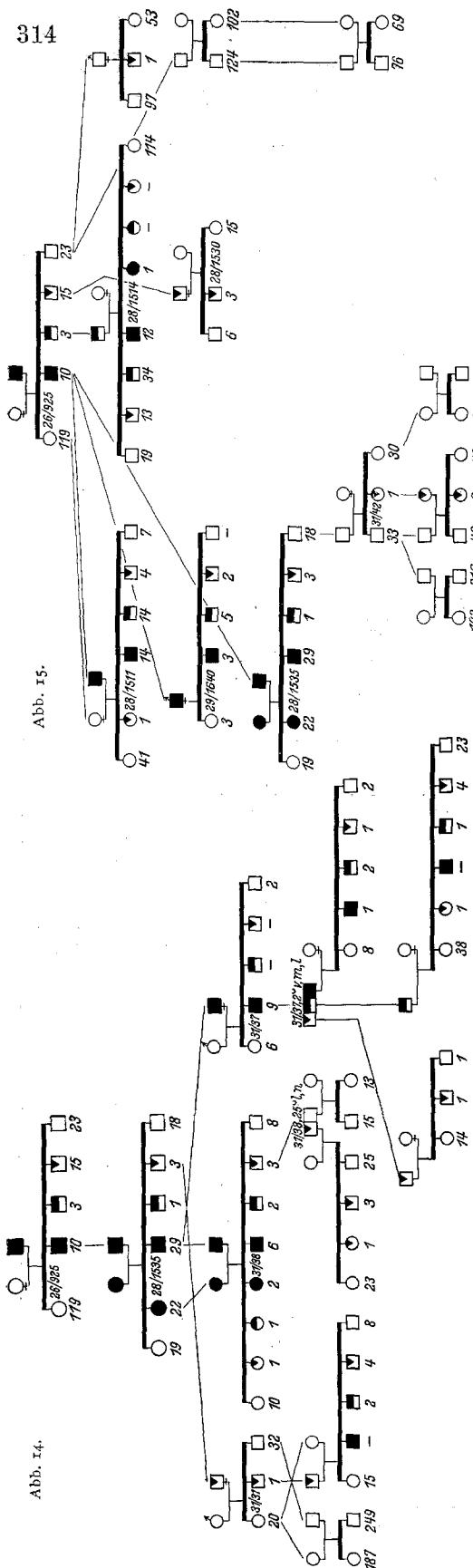


Abb. 14 u. 15. Mutative Abschwächung und Ausmerzung der Calyonthemie in den F_1 - F_2 -Nachkommenschaften einer Sippe mit schwacher Penetranz und Expressivität des Cal-Merkmales.

und Expressivität des *Cal*-Gens dokumentiert. Ein Blick auf die Nachkommenschaften eines cal.-*Langgriffels* von 31/42 aber zeigt, daß jenes Verhalten Ausnahme bleibt. Regel mit weitgehender Gültigkeit ist, daß die in Nachkommenschaften voll calyonthemer Individuen auftretenden Abschwächungen im Calyonthemiegrad erblich sind und ihre Träger bei Fortpflanzung mit genotypisch normalkelchigen Partnern schließlich rein normalkelchige Nachkommenschaften entstehen lassen.

B. Abschwächung und Ausmerzung der Calyonthemie infolge somatischer Mutation.

Außer generativen Mutationen bei der Gametenbildung in voll calyonthemen Blüten konstant calyonthemer Stöcke sind auch somatische Mutationen in großer Zahl festgestellt und auf ihre Entstehungsmöglichkeiten geprüft worden. Nur die 4 wichtigsten Möglichkeiten seien erwähnt.

1. Entstehung ungleich stark calyonthemer Blüten in derselben Blattrosette.

Ungleiche Calyonthemiegrade der Blüten derselben Blütengruppe einer Blattrosette ist denkbar als Folge der Mutation des *Cal*-Gens in einer oder in mehreren Zellen des embryonalen Gewebes eines Vegetationspunktes einer nach ihrer Entstehung genotypisch voll calyonthemen Pflanze vor Beginn der Blütenbildung. Unter dieser Voraussetzung können die Anlagen der einzelnen Blüten aus Zellgruppen mit ausschließlich mutierten, mit ausschließlich unmutierten Zellen oder aus Gruppen mit mutierten und unmutierten Zellen hervorgehen. Das würde zur Folge haben, daß an einer solchen nach ihrer Erbformel zu voller Calyonthemie prädestinierten Pflanze in einem und demselben Blütenbüschel neben voll-, vielleicht auch mittel- und leichtcalyontheme, seltener auch völlig normalkelchige Blüten auftreten. Daß bei einer solchen Verschiedengestaltung des Kelches an Blüten desselben Stockes nicht Modifikationen, sondern wirklich *mutative Abänderungen* vorliegen, geht aus der Zusammensetzung von Nachkommenschaften hervor, die aus Bestäubungen mit dem Pollen aus verschieden stark calyonthemen Blüten desselben Stockes hervorgegangen sind. Die Resultate zweier dieser Versuche sind aus dem Stammbaume von Abb. 14 zu entnehmen.

Aus der Fruchtfamilie 31/38 ist zu einem solchen Parallelversuch die Pflanze 31/38, 25 gewählt worden, welche sich durch einen sehr leichten Grad der Calyonthemie auszeichnete.

1932 hatte sie 25 leicht calycantheme Blüten produziert. Im Versuchsjahr 1933 war eine weitere Abschwächung des Cal.-Grades erfolgt: 15 Blüten waren wieder leicht calycanthem, 8 dagegen völlig normalkelchig. Der Pollen beider Blütentypen wurde zu Bestäubungen an denselben Langgriffeln einer genotypisch normalkelchigen Fruchtfamilie benutzt. Aus den Bestäubungen mit Pollen der l. cal.-Blüten sind annähernd 8% leicht calycantheme Nachkommen hervorgegangen, während als Nachkommenschaft aus den Bestäubungen mit dem Pollen normalkelchiger Blüten ausschließlich normalkelchige Lang- und Kurzgriffel entstanden sind.

Auch aus der Fruchtfamilie 31/37 wurde eine Pflanze zur genetischen Analyse ausgewählt, die im zweiten Blühjahr eine beträchtliche Abschwächung des Calycanthemiegrades aufwies. 31/37, 2° hatte 1932 nicht weniger als 39 voll calycantheme Blüten produziert; 1933 kamen 4 l., 9 m. und 5 v. cal.-Blüten zur Ausbildung, von denen Pollen zu Bestäubungen an denselben normalkelchigen Langgriffeln zur Verwendung kam. Der Pollen der voll calycanthemen Blüten hat die Calycanthemie auf $\frac{2}{3}$ seiner kurzgriffligen Nachkommen übertragen. Die Bestäubungen mit dem Pollen der m. cal.-Blüten reduzierten die Zahl der calycanthemen Nachkommen auf $\frac{1}{6}$ der Kurzgriffel und unter den Nachkommen aus den Bestäubungen mit dem Pollen der l. cal.-Blüten ist, leider bei einem starken Ausfall an Kurzgriffeln, überhaupt nur 1 calycanthemer Kurzgriffel entstanden. In

allen drei Fruchtfamilien ist der Phänotypus der zu den Bestäubungen benutzten Blüten in geringerer Zahl vertreten als stärker abgeschwächte Calycanthemie-Grade und die normalkelchige Kurzgriffelform. Die Abschwächung des Calycanthemiegrades von 31/37, 2° im zweiten Blühjahr (im dritten Blühjahr wurden nochmals 2 l., 6 m., 4 v. cal.-Blüten erzeugt) ist auf mutativer Grundlage somatisch und generativ zugleich erfolgt. Wichtig ist die mit der Analyse dieser und anderer Pflanzen mit abgeschwächter Calycanthemie gemachte Feststellung, daß Häufigkeit und Stärke der Mutation bei der Gametenbildung in Staubbeuteln und Samenanlagen einer Blüte dem Abänderungsgrad ihres Kelches nicht immer parallel gehen. Blüten mit voll calycanthemem Kelch z. B. können in Pollen und Samenanlagen zahlreiche mutierte Gameten liefern, während

andererseits die Gameten aus Blüten mit stark abgeschwächtem Calycanthemiegrad des Kelches gelegentlich wieder die Fähigkeit zur Ausprägung stärkerer Calycanthemiegrade auf die Nachkommenschaft übertragen.

2. Mutationen des Cal-Gens im Verlaufe der Kelchentwicklung.

Mutationen des Cal-Gens erfolgen sehr häufig auch im Verlauf der Kelchentwicklung selbst, namentlich an Pflanzen mit bereits geschwächten Calycanthemiegraden. Je früher im Entwicklungsgang des Kelches die einzelne Genmutation eintritt, um so größer wird der Anteil des mutierten Gewebes an der gesamten Kelchausbildung werden. Die Größe der einzelnen grünen Partien lässt also den Zeitpunkt, ihre

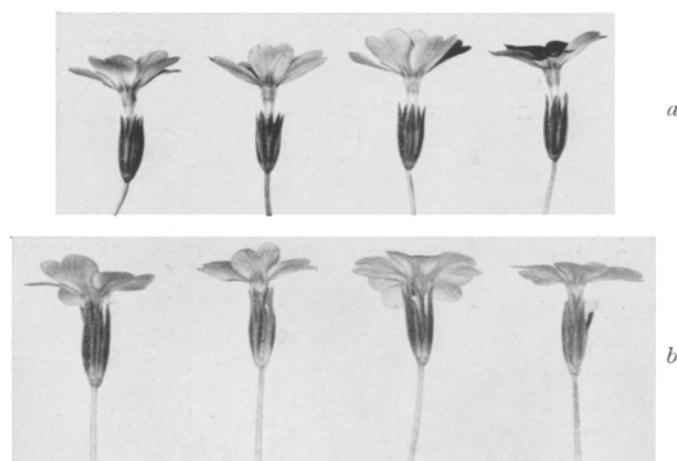


Abb. 16. Blüten eines normalkelchigen (a) und eines leicht calycanthemen (b) Kurzgriffels der Fruchtfamilie 31/38. An den Blüten des letzteren kleine Partien petaloïden Gewebes an den Rändern einiger Kelzhähne.

Zahl die Häufigkeit der Mutationen während der Entwicklung eines leicht oder mittel calycanthemen Kelches ungefähr bestimmen. Mutierte grüne und unmutierte kronblattähnliche Partien kommen an solchen Kelchen in derselben streifigen oder mosaikartigen Verteilung vor, wie sie von anderen Autoren (vgl. M. DEMEREC 1935, E. MALINOWSKI 1935, Y. IMAI 1934) bei *Blumenkronen* nachgewiesen worden sind, deren Färbung durch ein labiles Gen ebenfalls streifig oder mosaikartig verändert wird.

3. Knospenmutationen an calycanthemen Primeln.

Wie zahlreiche andere Mutationen kann diejenige des Cal-Gens außer am Vegetationspunkt des Sprosses und in den Blüten auch in den Geweben vegetativer Organe, in Laubblättern,

Blütenstandsachsen, in Rhizomen und Wurzeln spontan erfolgen. Sofern aus solchen mutierten somatischen Geweben keine Blüten hervorgerufen, kommt die Mutation phänotypisch nicht

schiedener Rhizomäste eines älteren Stockes zugehörigen Blüten sind sodann im Calycanthemiegrad voneinander verschieden. Verglichen mit den in demselben Blütenstand jüngerer Pflanzen auftretenden mutativen Abschwächungen des Cal.-Grades sind diejenigen an Rhizomästen gelegentlich sehr viel stärker. An einer ursprünglich voll calycanthemen Pflanze z. B. kann volle Calycanthemie in den Blüten der Hauptrosette beibehalten werden, während an einem Rhizomast nicht nur mittel- oder leichtcalycantheme, sondern relativ häufig sogar ausschließlich normalkelchige Blüten zur Ausbildung kommen.

Der Nachweis, daß es sich in diesen als „Knospenmutationen“ bezeichneten Vorkommnissen wirklich um erbliche Abänderungen handelt, ist wiederum durch Aufzucht von Nachkommenschaften aus Bestäubungen an genotypisch normalkelchigen Pflanzen mit dem Pollen der phänotypisch verschiedenen Blüten

solcher Stöcke mit „Knospenmutationen“ zu erbringen. Die wichtigsten der bis jetzt vorliegenden Resultate von Kreuzungen dieser Art sind in den Stammbäumen der Abb. 19—21 zusammengestellt. Die Individuenzahl ihrer Familien ist leider klein geblieben, da sie 1934/35 während der Aufzucht große Einbußen erlitten haben. Der Arbeitserfolg des Genetikers ist ja nicht weniger als derjenige des Züchters von vielen Zufälligkeiten abhängig, ganz besonders wenn er auf die *Freilandkultur von Frühlingspflanzen* angewiesen ist und außer den Witterungseinflüssen gelegentlich auch Seuchen seine Kulturen dezimieren. Auch die Frühlingsprimeln weisen eine stattliche Zahl pflanzlicher und tierischer Feinde auf, die in verschiedenster Weise den Erfolg von Bestäubungsversuchen und der Aufzucht von Nachkommenschaften beeinträchtigen.



Abb. 17. Calycanthemer Kurzgriffel der F_2 -Fruchtfamilie 31/39. Pflanze 3jährig, die Blüten der beiden Blattrosetten links sämtlich voll calycanthem, Blattrosette rechts mit einer rück-mutierten, normalkelchigen Blüte.

zur Auswirkung, gehen aus solchen somatischen Geweben aber spontan oder unter dem Einfluß von Außenfaktoren neue Vegetationspunkte hervor, so



Abb. 18. Calycanthemer Kurzgriffel 35/44, 35°. Pflanze 3jährig, mit 3 Blattrosetten, davon die eine mit 3 v. cal.-Blüten, zweite Rosette ohne Blüten, dritte Rosette rechts mit 2 offenen normalkelchigen Blüten und einer ebenfalls normal-kelchigen Blütenknospe.

wird sich die Mutation als sog. Knospenmutation auch phänotypisch auswirken. Wie solche Knospenmutationen verhalten sich nun an mehrjährigen Primulastöcken gelegentlich einzelne Rhizomäste. Die den Blattrosetten ver-

a) Vererbung der Calycanthemie in den Nachkommenschaften eines voll calycanthemen Kurzgriffels und seiner normalkelchigen Knospenmutation.

Der Kurzgriffel 31/44, 35° hat erstmals 1932 ge-

blüht und 3 l., 1 m. und 5 v. cal.-Blüten zur Entwicklung gebracht. 1933 wies das Rhizom 2 Blattrosetten, die eine mit 1 n., die andere mit 1 v. cal.-Blüte auf. 1934 trugen die gleichen beiden Rosetten 3 n. bzw. 3 v. cal.-Blüten.

Die Fruchtfamilie 31/44 ist als Schwesterfamilie zu 31/31, 31/37, 31/38 (vgl. Abb. 14) aus der Bestäubung zwischen einem v. cal.-Lang- und einem v. cal.-Kurzgriffel der Fruchtfamilie 28/1535 hervorgegangen, die als F_2 -Generation der Sippe 26/925 zugehörend die Neigung zu starker Abschwächung des Cal.-Grades vererbt.

31/44, 35°, dessen Nachkommen schaften aus Bestäubungen an Langgriffeln der genotypisch sicher normalkelchigen Fruchtfamilie 32/409 im Stammbaum Abb. 19 aufgeführt sind, kann seiner Entstehung gemäß HC/hc oder HC/hC sein. Da er die Calycanthemie nur auf seine kurzgriffligen Nachkommen übertragen hat, während die Langgriffel — bei kleiner Gesamtzahl der Nachkommen — ausschließlich normalkelchig waren, ist seine Zugehörigkeit zum Genotypus HC/hc wahrscheinlich. Dieser Erwartung wird das Resultat der Bestäubungen mit dem Pollen der v. cal.-Blüten der *Hauptrosette* des Stockes durchaus gerecht. Von der allerdings nur kleinen Gesamtzahl der Kurzgriffel sind — 12 von 14 — 86% calycanthem, während unter den 41 Nachkommen aus den Bestäubungen mit dem Pollen der mutierten normalkelchigen Blüten der Nebenrosette alle 27 Kurzgriffel normalkelchig sind.

b) Vererbung der Calycaanthemie in den Nachkommenschaften eines voll calycaanthemen Langgriffels und seiner normalkelchigen Knospenmutation.

Der Langgriffel 31/35, 28-gehört ebenfalls der Serie aus Bestäubungen zwischen v. cal.-Lang- und Kurzgriffeln von 28/1535 hervorgegangener Fruchtfamilien an. Er hat sich 1932 mit 3 l., 7 m. und 9 v. cal.-Blüten, 1933 mit 4 l. und 4 v. cal.-Blüten als voll calycanthem ausgewiesen. 1934 erzeugte sein Rhizom 2 getrennte Blattrosetten, die eine trug 5 n, die andere 7 v. cal.-Blüten.

Seiner Entstehung nach kann $31/35$, $28^- hC/hc$ oder hC/hC sein. Das erstere ist wahrscheinlicher, denn aus den Bestäubungen an genotypisch sicheren normalkelchigen Hc/hc -Kurzgriffeln sind mit Pollen der v. cal.-Blüten von $31/35$, 28^- der Erwartung gemäß ungefähr je zur Hälfte cal.-Lang- und Kurzgriffel hervorgegangen. Von den 18 Pflanzen der beiden kleinen Fruchtfamilien $35/1738$ und $35/1740$ sind deren 9, nämlich 6 Kurz- und 3 Langgriffel calycanthem. Die beiden Fruchtfamilien aus Bestäubungen an denselben normalkelchigen Kurzgriffeln mit dem Pollen der normalkelchigen Knospenmutation von $31/35$, 28^- umfassen zu-

sammen 63 Stöcke. Die 15 Stöcke zählende Fruchtfamilie 35/1737 besteht ausschließlich aus normalkelchigen Lang- und Kurzgriffeln. In der 48 Stöcke starken Fruchtfamilie 35/1739 sind neben 41 normalkelchigen Stöcken auch 7 Pflanzen, 11% der Gesamtzahl, mit leichten Calycanthemiegraden behaftet. Es muß vorläufig dahingestellt bleiben, ob im Pollen der verwendeten normalkelchigen Blüte von 31/35, 28 noch eine Anzahl Körner das abgeschwächte Gen für Calycanthemie besessen haben, oder ob die Entstehung der caly-

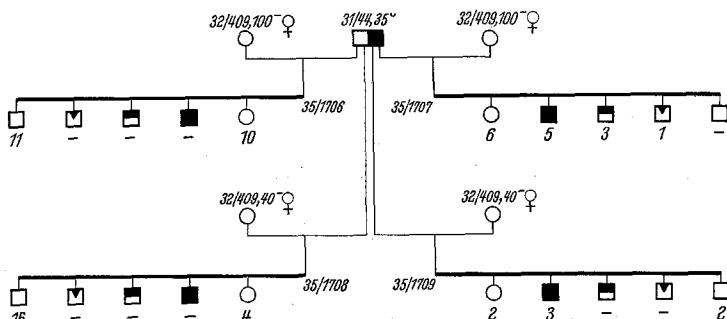


Abb. 19. Vererbung der Calycantheme in den Nachkommenschaften eines voll calycan-themen *Kurzgriffels* und seiner normalkelchigen Knospenmutation.

canthemen Pflanzen in Fruchtfamilie 35/1739 auf neue, positive Mutationen zurückzuführen ist.

c) Vererbung der Calycanthemie in den Nachkommenschaften eines voll calycanthemen Langgriffels und seiner leicht calycanthemen Knospenmutation.

31/44, 29^o zeigte in drei aufeinanderfolgenden Jahren dieselben Unterschiede im Grade der Ex-

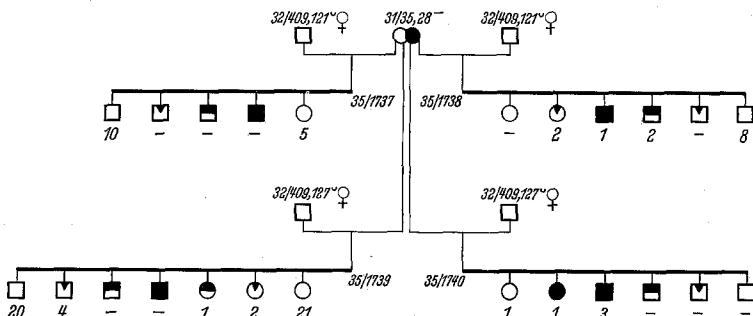


Abb. 20. Vererbung der Calycanthemie in den Nachkommenschaften eines voll calycanthemen Langgriffels und seiner normalkelchigen Knospennmutation.

pressivität des Cal.-Merkmals. 1932 erzeugte er 4 l. und 2 v. cal.-, 1933 2 l. und 2 v. cal.-Blüten, jedes Jahr in derselben Blattrosette. 1934 hatte das Rhizom sich verzweigt, die eine Blattrosette enthielt 4 v. cal.- und die andere 3 l.-Blüten. Der-selbe Unterschied, der bereits die Blüten desselben Blütenstandes gekennzeichnet hatte, war nun. auf die beiden Blütenstände verteilt.

31/44, 29⁻ gehört der gleichen Fruchtfamilie an wie der v. cal.-Kurzgriffel 31/44, 35⁻, von dessen Nachkommenschaft unter a) die Rede gewesen ist. Er kann, wie der unter b) besprochene Langgriffel 31/35, 28⁻, hC/hc oder $hC/h\bar{C}$ sein. Aus der Zu-

sammensetzung seiner Nachkommenschaften wird die Zugehörigkeit zum erstenen Genotypus wahrscheinlicher. Im übrigen zeigen die aus den Bestäubungen mit dem Pollen der v. cal.- und der l. cal.-Blüten von 31/44, 29⁻ hervorgegangenen Nachkommenschaften, daß an dieser Pflanze mit der Abschwächung des Cal.-Grades im Soma offen-

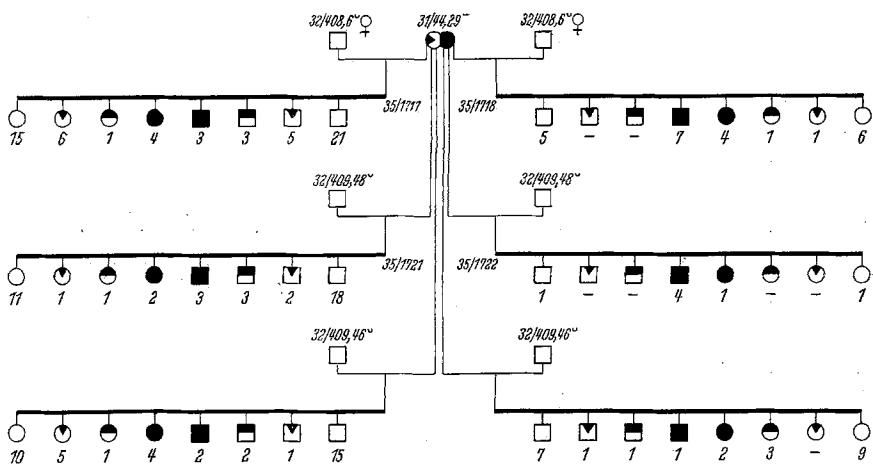


Abb. 21. Vererbung der Calycanthemie in den Nachkommenschaften eines voll calycanthemen Langgriffels und seiner leicht calycanthemen Knospenmutation.

bar eine nicht völlig entsprechend starke Reduktion, bei der Gametenbildung einhergeht.

Kommt 31/44, 29⁻ nach seiner Entstehung die Formel hC/hc zu, so sollten bei den Bestäubungen an genotypisch normalkelchigen Hc/hc -Kurzgriffeln

zweiten Blattrosette betrug mit 49 von 139 ebenfalls 35 %. Nicht zu übersehen ist aber, daß kombiniert mit einer nicht sehr stark verminderten Penetranz die Expressivität des Cal.-Merkmals in diesen drei Fruchtfamilien sehr viel geringer geworden ist. In den Fruchtfamilien der rechten Seite des kleinen Stammbaumes von Abb. 21 machen die v. cal.-Lang- und Kurzgriffel 73 %, in denjenigen der linken Seite dagegen nur 37 % der Gesamtzahl calycanthemer Pflanzen aus.

Trotz der vorderhand nur kleinen Zahlen ist doch deutlich sichtbar, daß die Abänderungen im Phänotypus der Blüten dieser „Knospenmutationen“ sicher erblich sind. Aus Bestäubungen mit dem Pollen normalkelchiger Blüten gehen

fast ausnahmslos wieder normalkelchige Pflanzen, mit demjenigen der voll calycanthemen Blüten der Hauptrosette dagegen wiederum calycantheme Nachkommen hervor. Versuchsserien mit solchen Knospenmutationen sind 1935 und 1936 nochmals in großem Umfange wiederholt worden, und es ist nicht daran zu zweifeln, daß deren Resultate die aus den eben mitgeteilten Versuchen von 1934/35 gezogenen Schlußfolgerungen durchaus bestätigen werden.

4. Erbgang der Calycanthemie mit seminaler Mutation.

Auf den sicheren Nachweis eines vierten Entstehungsortes der Rückmutationen im Soma der calycanthemen Primeln, der sog. *seminalen* Mutation, ist vorderhand verzichtet worden. Von andern stark mutierenden Pflanzen ist bekannt, daß Mutationen sehr häufig in den ersten Entwicklungsstadien vorher ruhender Samen im Keimungsvorgang spontan erfolgen oder durch Außeneinflüsse (Chemikalien, Strahlungen, Temperaturen) ausgelöst werden können. Daß diese *seminalen* Mutationen nicht generativer Art sind, lehren u. a. die Ergebnisse der Untersuchungen von M. S. NAWASCHIN (1933),



Abb. 22. Calycanthemer Langgriffel 31/43, 28⁻. Pflanze 3jährig, 2 Blattrosetten. Rosette links mit 3 normalkelchigen offenen Blüten und mehreren ebenfalls normalkelchigen Blütenknospen. Rosette rechts mit 7 leicht bis mittelstark calycanthemen Blüten und Blütenknospen.

zu gleichen Teilen normalkelchige und calycantheme Lang- und Kurzgriffel hervorgehen. Rund die Hälfte der Nachkommen sollte calycanthem sein. Wirklich wird auch die Anzahl der calycanthemen Stöcke in den aus Bestäubungen mit den v. cal.-Blüten von 31/44, 29⁻ hervorgegangenen drei Fruchtfamilien der Erwartung mit 47 % weitgehend gerecht. Die Zahl der calycanthemen Nachkommen in den drei Fruchtfamilien aus den Bestäubungen mit Pollen der l. cal.-Blüten der

J. L. CARTLEDGE and A. F. BLAKESLEE (1934), H. STUBBE (1935) und L. KIRNOSSOWA (1936), die zeigten, daß die Mutationsrate in ruhenden Samen mit zunehmendem Alter erhöht wird und der Ablauf des Mutationsvorganges in engsten Beziehungen zu einem bestimmten Komplex von Außenfaktoren oder inneren, den physiologischen Zustand des Organismus charakterisierenden Bedingungen steht. Bei der großen Zahl generativer Mutationen, die in den meisten analysierten Sippen calycanthemer Primeln ohnehin erfolgen und erst in der Nachkommenschaft erkennbar werden, würde die Feststellung des Anteiles seminaler Mutationen an der Zusammensetzung der Nachkommenschaften großen Schwierigkeiten begegnen. Mit Aussicht auf einige Erfolg könnte sie wohl nur in denjenigen Sippen versucht werden, die sich bis anhin über 3 und 4 Generationen hinaus durch eine besonders hohe Penetranz und Expressivität der Calycanthemie ausgezeichnet haben und infolgedessen auch bereits für Versuche mit künstlicher Beeinflussung der Rate generativer und somatischer Mutationen in Aussicht genommen sind.

IV. Frucht- und Samenbildung calycanthemer Primeln.

Mit der Feststellung des Einflusses des *Cal*-Gens auf die Ausbildung des Blütenkelches ist sein Wirkungsbereich noch nicht umschrieben. Von vielen Genen ist bekannt, daß sie nicht nur ein einziges Außenmerkmal regulieren, sondern auch weitere Merkmale oft ganz anderer Spezifität mehr oder weniger stark beeinflussen, sie wirken *pleiotrop* oder *polyphän*. Die Erscheinung der *Pleiotropie* oder *Polyphänie* in der Auswirkung eines Gens kann durch die Mutationsvorgänge am Gen unberührt bleiben oder ebenfalls Änderungen erfahren. Die mutative Änderung des Gens kann sich also auf das durch das normale Gen hauptsächlich gesteuerte Merkmal, auf die akzessorisch beeinflußten Merkmale, eventuell auch auf weitere, durch das normale Gen vorher unbeinflußt gebliebene Merkmale geltend machen. Beispiele hierfür sind in der pflanzlichen Vererbungs- und Mutationsforschung häufig. Auch das *Cal*-Gen hat ohne Zweifel pleiotrope Wirkungen. Schon in der älteren Literatur wird mehrfach hervorgehoben, daß calycantheme Kelchentwicklung von Störungen in der reproduktiven Sphäre begleitet sei. Bei den calycanthemen *Campanula*-Sippen ist nach C. CORRENS (1905), bei *Mimulus* nach C. CORRENS (1905) und F. OEHLKERS (1935) die Ausbildung des Gynaeceums oft so weitgehend gestört, daß ein Samenansatz unmöglich wird.

Auch für die calycanthemen Sippen von *Rhododendron* gibt S. IKENO (1923) an, daß ihr Gynaeceum zwar äußerlich normal sein könne, sich physiologisch aber ganz abortiv verhalte und absolut steril bleibe; sie könnten daher niemals Samenpflanzen sein, dagegen wohl tauglichen Pollen liefern und als Pollenpflanzen Verwendung finden.

Daß sich die calycanthemen Primeln in dieser Hinsicht wesentlich anders verhalten, ist bereits in den vorausgegangenen Arbeiten ausgeführt worden. Der Wirkung des *Cal*-Gens unterstehen offenbar viele Vorgänge der *vegetativen* wie der *reproduktiven* Sphäre der Entwicklung, letztere aber offenbar weniger im Sinne einer *direkten* Beeinflussung als einer *korrelativen Modifikation des Stempels durch den calycanthemen Kelch*. Für beide Wirkungsmöglichkeiten des *Cal*-Gens und des *Cal*-Merkmals einige Belege.

In Fruchtfamilien, die sich nach ihrer Entstehung aus calycanthemen und normalkelchigen Individuen zusammensetzen müssen, sind von den zur Blüte kommenden Pflanzen die calycanthemen wenigstens anfänglich viel schwächer entwickelt und produzieren im ersten Blühjahr in der Regel auch weniger Blüten als die normalkelchigen Stöcke. Dies legt den Schluß nahe, daß auch unter den *vorzeitig* eingehenden Stöcken, den nicht lebensfähigen Keimen und unter den nicht keimenden Samen eine Mehrzahl das die vegetative Entwicklung offensichtlich hemmende *Cal*-Gen führen. Er würde es verständlich machen, daß in den n.isten Fruchtfamilien aus Bestäubungen zwischen einem normalkelchigen und einem calycanthemen Genotypus, im besonderen aber nach Bestäubungen zwischen normalkelchigen Lang- und voll calycanthemen Kurzgriffeln, die Zahl der calycantheme blühenden Nachkommen immer hinter der Erwartung zurückbleibt.

Hinsichtlich der Wirkung des *Cal*-Gens in der *reproduktiven* Sphäre lassen die Resultate der zahlreichen Bestäubungsversuche zunächst in keiner der *legitimen* Bestäubungen eine zahlenmäßig faßbare Beeinträchtigung weder der *Entwicklung und Keimfähigkeit des Pollens* noch der *Entwicklungsähigkeit von Fruchtknoten und Samenanlagen* feststellen. Dagegen beeinflußt die calycantheme Ausbildung des Kelches, *korrelativ*, die Ausbildung der Früchte und Samen.

Postfloration und Frucht- und Samenentwicklung dauern bei den *acaulis*-Typen unserer Frühlingsprimeln 5—7 Wochen. In den normalkelchigen Blüten bleibt der Fruchtknoten während der ganzen Entwicklungs- und Reifezeit

durch den ebenfalls wachstumsfähigen und grünbleibenden Kelch umgeben und geschützt. Der Fruchtknoten entwickelt sich allseitig gleichmäßig zu einer bald kugeligen, meistens ellipsoïden, gegen den Griffelansatz hin leicht verjüngten Kapsel mit glatter Oberfläche. Die Corolla der Blüten stirbt bald nach der Bestäubung ab, wird aber nicht wie bei den *Auriculae* und Vertretern anderer Sektionen abgeworfen, sondern

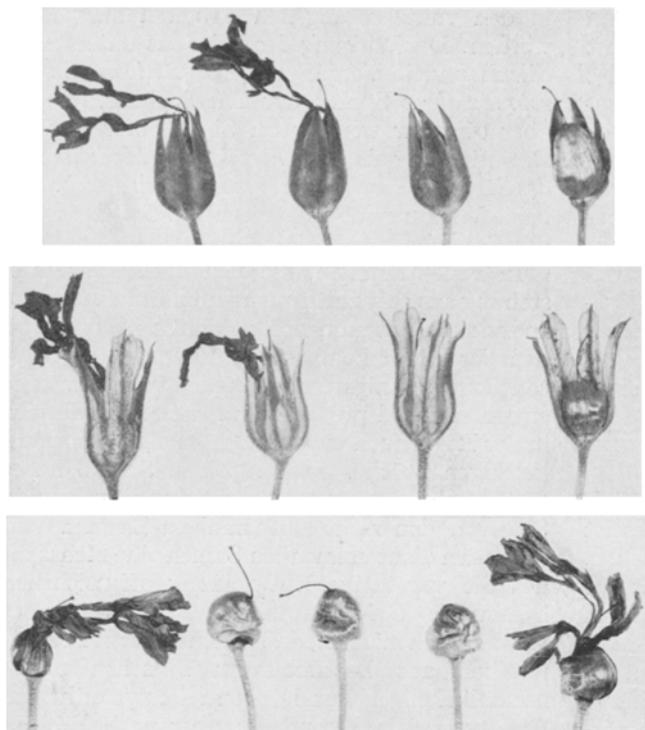


Abb. 23. Kelch und Krone normalkelchiger, l. und v. cal.-Blüten von Kurzgriffeln vor der Fruchtreife.

a. 4 Früchte des normalkelchigen Kurzgriffels 34/1441, 9°. An 2 Früchten die völlig ausgedörzte (bei der Bestäubung aufgeschlitzte) Corolla belassen. Narbe und Griffel verdorrt, aber erhalten. Frucht (rechts, nach Entfernung der einen Kelchhälfte sichtbar) eiförmig, glattwandig.

b. 4 Früchte des leicht calycanthem Kurzgriffels 34/1441, 8°. Corolla vollständig abgedorrt, Kelche als Ganzes erhalten, grüne Partien dunkel, petaloide Partien hell, aber ebenfalls noch frisch.

c. 5 Früchte des voll calycanthem Kurzgriffels 34/1489, 10°. Kelch und Corolla in gleicher Weise völlig vertrocknet und die deformierte Frucht als zähe ge-dehnte Haut umschließend, an 3 Früchten Corolla und Kelch entfernt.

bleibt in völlig ausgetrocknetem Zustande bis zur Fruchtreife erhalten, die Frucht und den ebenfalls abgedornten Griffel als dünne Haut umschließend.

An voll calycanthem Blüten welkt nach vollzogener Bestäubung und Befruchtung ebenfalls zunächst die Corolla, der calycantheme Kelch folgt aber bald nach, und Kelch und Krone bleiben in gleichartig ausgetrocknetem Zustande erhalten. Mit ihrer Basis umgeben sie die wach-

sende Frucht, derselben in der Regel dicht angeschmiegt, über der Frucht hängt der um den Griffel fast fadenförmig gewordene vordere Teil von Kelch- und Kronröhre mit dem Kronsaum einseitig über. Die allseitig gleichmäßige Entwicklung der Fruchtknoten wird dadurch gehemmt, ihre Achse wird in der Richtung der herabhängenden welken Kelch- und Kronteile gekrümmmt, und die Früchte erhalten eine straff gespannte Konvex- und eine meist gewellte oder runzelige Konkavseite. Die größere Zahl der Samen ist auf der besser entwickelten Konvexseite zusammengedrängt. An Früchten aus voll calycanthem Blüten reißt die Fruchtwand häufig schon lange vor der Samenreife auf und die Samen reifen frei an der Oberfläche aus. Sehr häufig aber bleiben die Samen solcher Früchte klein, reifen nur langsam aus und keimen später weniger gut als diejenigen normaler Früchte. Dies alles sind nun aber nicht direkt letale oder doch hemmende Wirkungen des *Cal*-Gens, sondern sekundäre Wirkungen der veränderten Kelchbeschaffenheit. Der calycantheme Kelch stirbt, wie die Corolla, wenn auch etwas später, nach der Befruchtung ab und verdorrt. Der normale Kelch dagegen bleibt unverändert erhalten, nimmt während der Fruchtentwicklung sogar noch an Größe zu und liefert durch seine Assimilationstätigkeit jedenfalls einen bedeutenden Anteil der zur Ausbildung von Frucht und Samen notwendigen Assimilate und Baustoffe. In dieser ernährungsphysiologischen Bedeutung für die Frucht- und Samenentwicklung kommen den normalen auch die leicht und mittel calycanthem Kelche annähernd gleich. Ihre chlorophyllhaltigen Partien machen auch die Erhaltung der chlorophyllosen, corollaähnlichen Partien möglich, so daß auch diese m. und l. cal.-Kelche bis zur Frucht- und Samenreife erhalten und tätig bleiben.

Die starke Modifikation der Frucht in Form und Größe durch die mit der Beschaffenheit des Kelches sich ändernden Wachstums- und Ernährungsbedingungen hat, wenigstens unter sonst günstiger Lebenslage der ganzen Pflanzen, keinen allzu großen Einfluß auf die Zahl der zur Ausbildung kommenden Samen. Die Fertilität

der m. und v. cal.-Pflanzen ist im *Fruchtansatz* nicht geringer, in der *Samenzahl* je Frucht ebenfalls häufig nicht wesentlich vermindert. Wichtig ist, daß die *reziproken* Verbindungen voll calycanthemer Lang- und Kurzgriffel keine stärkere Verminderung der Fertilität zur Folge haben als Einkreuzung der Calycanthemie durch die eine Elternform. Kräftige Stöcke haben aus solchen Bestäubungen in den letzten Jahren, bei oft 80 und mehr Prozent Fruchtansatz, 15 bis 20 Früchte mit durchschnittlich bis 40 Samen ergeben, so daß auch in dieser Hinsicht die Möglichkeit der Gewinnung *samenechter* voll calycanthemer Sippen durchaus gegeben ist.

V. Zusammenfassung und Diskussion der Resultate.

Die Feststellung des Erbganges der Calycanthemie, der Nachweis und die Analyse der verschiedenen möglichen Genotypen zeigen den Weg zur Erreichung des *praktischen* Ziels der Züchtung *stabiler*, voll calycanthemer Sippen der Frühlingsprimeln. Der Nachweis der *Labilität* des Gens für Calycanthemie ist von *theoretischem* Interesse, er bringt Aufschlüsse über die Natur des Gens und hilft mit, die Beziehungen zwischen Anomalien und Normalformen zu klären.

A. Zur Züchtung stabiler, voll calycanthemer Sippen der Frühlingsprimeln.

Aus den Untersuchungen über den Erbgang der Calycanthemie ergeben sich für die Züchtung *stabiler*, voll calycanthemer Sippen die nachfolgenden Leitsätze:

1. In den typisch *heterostylen Sippen*¹ der Frühlingsprimeln (mitteleuropäische und kleinasiatische Arten sowie als Gartenformen vor kommende Bastarde und Bastardnachkommen) ist die Calycanthemie mit den Heterostyliemerkmale gekoppelt. Es gibt also calycantheme Kurz- und Langgriffel. In der Prägnanz der Ausbildung unterscheiden sich die calycanthemen Kelche der Lang- und Kurzgriffel nicht stärker und anders als in der Ausbildung ihrer primären Corolla.

2. Aus gemischten Populationen stammende calycantheme Lang- und Kurzgriffel sind zu meist Heterozygoten, die Langgriffel sind *hC/hc*, die Kurzgriffel *HC/hc*.

¹ Über die Möglichkeit des Vorkommens *erblich homostyler* Formen unter den Frühlingsprimeln und ihrer Bedeutung für die Reinzüchtung *selbstfertilier calycanthemer Sippen* soll in anderem Zusammenhang berichtet werden.

Aus Selbstungen von *hC/hc*-Langgriffeln entstehen relativ häufig die Homozygoten *hC/hC*, deren sämtliche Gameten das Gen für Calycanthemie führen.

Homozygote *HC/HC*- und *HC/Hc*-Kurzgriffel spielen für die Züchtung keine große Rolle, da sie wegen der geringen Selbstfertilität der



Abb. 24. Calycanthemus *Kurzgriffel* 34/1441, 8° vor der Fruchtreife. Corollen völlig abgedorrt, die leicht bis mittel calycanthemen Kelche mit den grünen und den gelbweiß-petaloiden Partien erhalten.

HC/hc-Kurzgriffel nur selten aus deren Selbstungen erhalten werden und selbst noch in erhöhtem Grade selbststeril sind.

Calycantheme *Hc/hC*-Kurzgriffel, aus Nachkommenschaften aus Bestäubungen zwischen normalkelchigen *Hc/hc*-Kurzgriffeln und caly-

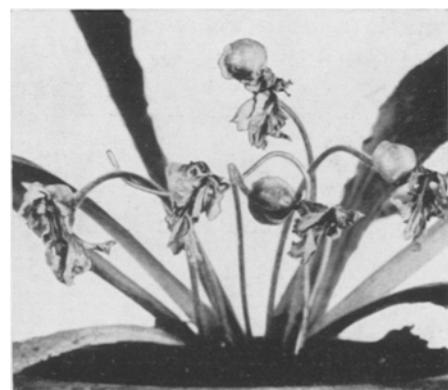


Abb. 25. Calycanthemus *Langgriffel* 34/1486, 37° vor der Fruchtreife. Kelche und Kronen der voll calycanthem gewesenen Blüten völlig verdorrt, den unregelmäßig geformten Fruchtknoten als dünne, zähe Haut umschließend.

canthemen *hC/hc*-Langgriffeln, übertragen die Calycanthemie — im Gegensatz zum Genotypus *HC/hc* — nicht auf ihre kurz-, sondern ihre *langgrifflige* Nachkommenschaft.

HC/hC-Kurzgriffel, homozygot im Calycanthemiemerkmal, entstehen in Nachkommenschaften aus Bestäubungen zwischen calycanthemen *hC/hc*-Lang- und calycanthemen *HC/hc*-Kurzgriffeln. Sie übertragen das Gen für Calycanthemie durch alle Gameten und auf die lang- und kurzgriffligen Nachkommenschaften.

3. Der *Genotypus calycanthemer Langgriffel* kann aus der Zusammensetzung der Nachkommenschaften aus Selbstungen, illegitimen Bestäubungen an normalkelchigen Langgriffeln und legitimen Bestäubungen an normalkelchigen Kurzgriffeln festgestellt werden.

4. Der Genotypus calycanthemer *Kurzgriffel* wird am einfachsten aus den Nachkommenschaften von *legitimen* Bestäubungen an normalkelchigen Langgriffeln erschlossen.

Aus denselben Nachkommenschaften kann auch der Koppelungsgrad der Gene in den bei Kurzgriffeln möglichen beiden Kombinationen *HC* und *hC* erschlossen werden.

5. Das Gen für Heterostylie ist *labil*. Der Stabilitätsgrad des *Cal*-Gens der für die Züchtung stabiler, voll calycanthemer Sippen in Frage kommenden Stämme ist am sichersten aus den Resultaten der legitimen Bestäubungen an normalkelchigen Partnern von *Naturformen* zu bestimmen.

6. Aus legitimen Bestäubungen zwischen möglichst *stabil befundenen hC/hC*-Langgriffeln und den im Heterostyliemerkmal heterozygoten, in der Calycanthemie dagegen homozygoten, ebenfalls möglichst stabil befundenen *HC/hC*-Kurzgriffeln sind Nachkommenschaften zu erwarten, die sich zu 98—100 % wieder aus voll calycanthemen, in der Calycanthemie homozygoten *hC/hC*-Lang- und *HC/hC*-Kurzgriffeln zusammensetzen.

B. Die Labilität des Gens für Calycanthemie.

Calycanthemie ist aus Normalkelchigkeit durch *Mutation* entstanden. Die Expressivität des mutativ entstandenen Merkmals ist verschieden und das Hauptergebnis der Studien über den Erbgang der Calycanthemie geht dahin, daß das Gen für volle Calycanthemie nicht denselben Stabilitätsgrad aufweist wie das ursprüngliche Gen für Normalkelchigkeit, sondern die Tendenz erkennen läßt, in dieses zurückzumutieren. Diese mutativen Abänderungen des *Cal*-Gens können überall, in den *somatischen* und *generativen* Geweben calycanthemer Individuen erfolgen. Sie sind nicht an allen Individuen derselben Sippe und vor allem nicht in allen Sippen gleich häufig. Neben Sippen mit weitgehender Konstanz des *Cal*-Gens gibt es andere mit starker Mutabilität dieses Gens und aus den Kreuzungen von Garten- mit Wildformen geht hervor, daß das *genotypische Milieu*, der Einfluß anderer Gene desselben Genoms,

vielleicht auch *plasmatische* Einflüsse, in starkem Grade selektiv auf die Gestaltung einwirken, die Nachkommenschaft hinsichtlich Penetranz und Expressivität des *Cal*-Merkmals stark beeinflussen.

Im einzelnen sind die Resultate der in Form von Stammbäumen dargestellten Erblichkeitsuntersuchungen wie folgt zusammenzufassen:

1. Die Calycanthemie kommt bei den heterozygot calycanthemen *HC/hc*-Kurz- und *hC/hc*-Langgriffeln vieler Sippen voll zum Ausdruck, sie wird durch das recessive Gen für Normalkelchigkeit in der Expressivität nicht beeinflußt. Die Ursache der Abschwächungen im Phänotypus eines Teiles dieser Heterozygoten kann also kaum auf die Wirkung ihres *cal*-Gens zurückzuführen sein, auch nicht in dem Sinne, daß dieses etwa die *Mutation* des *Cal*-Gens auslöst.

2. Calycanthemie in einer Sippe einer *Primula*-Art bedeutet nicht für deren gesamte Deszendenz einen unwiderruflichen Verlust der Fähigkeit zur Ausbildung des normalen Kelches. Das Gen für Calycanthemie ist aus demjenigen für die Plastik des normalen Kelches hervorgegangen oder an Stelle desselben entstanden. Es ist *labil*, die Mutation des normalen in den calycanthemen Kelch ist *reversibel*, das *Cal*-Gen kann auf einmal oder über sich ebenfalls quantitativ auswirkende Zwischenstufen in das Gen für normale Kelchausbildung zurückmutieren.

3. Außer voller Calycanthemie werden auch schwächere Ausprägungsgrade derselben vererbt. Es gibt also offenbar nicht nur ein Gen für volle Calycanthemie, sondern auch eine ganze Reihe von Genen oder von Gen-Zuständen, welche die Zwischenstadien der kontinuierlichen Formenreihe von der Normalkelchigkeit bis zur vollen Calycanthemie bedingen. Dieselben sind etwa folgendermaßen zu formulieren:

Das *stabile* (recessive) Gen für *normale* Ausbildung des Kelches sei *cⁿ* oder *calⁿ*. Eine leichte Mutation dieses Gens zu *cⁿ¹* (*calⁿ¹*) könnte zur Folge haben, daß zwar in der Regel noch der normale Kelch zur Ausbildung gelangt, doch bereits die Möglichkeit zur Entstehung einzelner geringer Abweichungen im Sinne sepaloider Ausgestaltung von Kelchgewebe gegeben wird. In demselben Sinne wäre *C^v* oder *Cal^v* das *stabile* (dominante) Gen für volle Calycanthemie, *C^{v1}* oder *Cal^{v1}* dagegen wieder ein schwach mutiertes Gen, das außer voll calycanthemen Blüten auch Abschwächungen des vollen Calycanthemigrades auslöst. Stärkere Mutationen würden Gene *C^m*, *C^l* entstehen lassen, welche mittlere und schwächere Grade der Calycanthemie möglich machen. Die für die Ausbildung des

Kelches in Frage kommenden Gene können also etwa durch die Reihe

$$c^n < c^{n1} < C^l < C^m < C^{v1} < C^v$$

symbolisch wiedergegeben werden. Durch diese Reihe soll zunächst nur angedeutet werden, daß Genveränderungen zu einer Folge von Genen oder Gen-Zuständen geführt haben, die alle über das Gen *c* (*cal*) für normale Kelchbeschaffenheit dominieren. Änderungen jedes Gens oder Gen-Zustandes innerhalb der Reihe sind nach beiden Richtungen — im Sinne einer Verstärkung oder einer Abschwächung der Calycanthemie — möglich.

Bei Wildformen (vgl. auch E. TSCHERMAK, 1935) kommt zumeist erst unvollständige Calycanthemie vor. Vollkommene Calycanthemie ist wohl nur in den schon einleitend erwähnten Formenkreisen längst in Kultur genommener und zu typischen Zierformen gewordener sympetaler Angiospermen als erbliches Sippenmerkmal nachgewiesen. So darf wohl angenommen werden, daß bei der Entstehung der Calycanthemie aus Normalkelchigkeit zunächst die durch c^{n1} , C^l , C^m angedeuteten schwächeren Gen-Mutationen und die ihnen entsprechenden Änderungen im Außenmerkmal entstanden sein werden, aus denen dann erst in der Kultur durch weitere Mutationsschritte die auf ein mehr oder weniger wieder stabil gewordenes Gen gegründete vollkommene Calycanthemie hervorgegangen ist. Erinnert man sich daran, daß in anderen Verwandtschaftskreisen bedeutende Änderungen im Blütenbau, wie z. B. der Übergang von radiärem in zygomorphen Bau usw. durch einen Mutationsschritt zustande kommen, so wird man auch eine einmalige Mutation des *c*-zum *C*-Gen nicht für ausgeschlossen halten dürfen. Im Experiment festgestellt ist sie indessen noch nicht, während umgekehrt in der Reihe der Rückmutationen in calycanthemen Sippen, wie ausgeführt worden ist, diejenige von C^v oder C^{v1} zu *c* oder c^{n1} — von phänotypisch voller Calycanthemie zu phänotypischer Normalkelchigkeit — relativ häufig ist.

4. In bezug auf die Ursache oder wenigstens die Auslösung der Rückmutationen des labilen *Cal*-Gens ist zunächst festgestellt, daß sie nicht durch das recessive stabile Gen im heterozygoten Status ausgelöst wird. Einkreuzung der Calycanthemie durch heterozygote, voll calycantheme Stammpflanzen in verschiedene Sippen von Garten- wie von Wildformen führt zur Entstehung von Sippen mit sehr verschiedener Penetranz und Expressivität des *Cal*-Merkmals. Dies läßt den Schluß zu, daß der Labilitätsgrad des *Cal*-Gens vom genotypischen Milieu,

vielleicht auch von plasmatischen Einflüssen abhängig ist. Im einen wie im anderen Falle dürfte die Möglichkeit gegeben sein, sekundär den Labilitätsgrad des *Cal*-Gens einer Sippe durch Außeninflüsse zu variieren.

5. Die Untersuchungen über den Erbgang der Calycanthemie haben den Nachweis dafür erbracht, daß eine erbliche Anomalie, die auf einem labilen Gen beruht, durch Kombinationskreuzungen nicht nur eine Stärkung in Penetranz und Expressivität, sondern auch eine Schwächung erfahren kann, die recht häufig unter völliger Ausmerzung der Anomalie dauernd zum Normalzustand zurückführt.

Die Resultate der genetischen Analyse des Calycanthemie-Merkmales bei Primeln der *Vernales*-Gruppe stimmen nach verschiedenen Richtungen weitgehend mit denjenigen anderer, jetzt laufender Untersuchungen an Blütenpflanzen überein. Der Hinweis auf einige derselben möge an dieser Stelle genügen: die Untersuchungen von F. OEHLKERS (1935) über die Erblichkeit der *cruciata*-Formen bei *Oenothera* und *Epilobium*, von Y. JMAI (1934) über die mutablen Gene von *Pharbitis*, von S. IKENO (1935) über die Entstehung des hochmutablen *apetala*-Gens bei *Erigeron annuus*, von H. STUBBE (1935) über die dominante und labile Gen-Mutation *acorrugata* von *Antirrhinum majus*.

Aus diesen und anderen Untersuchungen geht, wie aus denjenigen über den Erbgang der Calycanthemie, einwandfrei hervor, daß das Gen, von dem wir annehmen, daß es die Entstehung eines Außenmerkmals auslöst, entsprechend der üblichen Annahme stabil sein kann und so weit wir es erkennen können, unverändert von Generation zu Generation übertragen wird und solange es stabil bleibt, auch die phänotypische Auswirkung eine weitgehende Stabilität aufweist, daß es aber andererseits auch labile Gene, oder labile Zustände von Genen gibt, deren phänotypische Auswirkung sich ändert, weil auch das Gen selbst sich ändert.

Für das Verständnis des gesamten Erbgesechens im Organismenreich ist der sichere Nachweis der Existenz labiler Gene bedeutungs-voll. Er fördert uns um einen ganz wesentlichen Schritt in der Erkenntnis der Natur der Gene¹

¹ Vgl. u. a. STUBBE, H.: Labile Gene. Bibliographia Genetica 10, 299—356 (1933). — DEMEREC, M.: What is a Gene? J. Hered. 1933; ders.: Unstable Genes. Botanic. Rev. 1, 233—248 (1935). — HAASE-BESSELL, G.: Chromatin, Chromosomen. Gene. Planta (Berl.) 25, 240—257 (1936). — ERNST, A.: Vererbung durch labile Gene. Verh. schweiz. naturforsch. Ges., 117. Jahresversammlung 1936, S. 186—207.

und er ist wichtig für die Anbahnung von Fortschritten auf Teilgebieten der angewandten Vererbungswissenschaft.

Literatur.

- CARTLEDGE, J. L., and A. F. BLAKESLEE: Mutation rate increased by aging seeds as shown by Pollen abortion. Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. **20**, 103—110 (1934).
- CORRENS, C.: Einige Bastardierungsversuche mit anomalen Sippen und ihre allgemeinen Ergebnisse. Jb. wiss. Bot. **41**, 458—484 (1905); 1 Taf., 1 Textfig.
- DARWIN, CH.: Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Übersetzung von J. V. CARUS. 1868.
- DEMERECK, M.: What is a gene? J. Hered. **24**, 369—378 (1933); 1 Taf., 3 Textfig.
- DEMERECK, M.: Unstable genes. Bot. Rev. **1**, 233—248 (1935).
- ERNST, A.: Genetische Studien über Calycanthemie bei Primula. Beibl. Nr. 15 z. Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich **73**, 665—704 (1928); 1 Taf., 2 Textfig.
- ERNST, A.: Weitere Studien über die Vererbung der Calycanthemie bei Primula. Arch. d. J. Klaus-Stiftung f. Vererbgs.forsch., Sozialanthropologie u. Rassenhyg. **6**, 277—375 (1931); 4 Textfig. und 39 Tab.
- ERNST, A.: Quantitative Genmutationen bei calycanthemischen Primeln. Ber. Schweiz. bot. Ges. **44**, 446 (1935).
- ERNST, A.: Vererbung durch labile Gene. Verh. schweiz. naturforsch. Ges., 117. Jahresversammlung 1936, S. 186—207.
- FASSBUND, P.: Über den Blütenbau calycanthemer Primeln. Arch. d. J. Klaus-Stiftung f. Vererbgs.forsch., Sozialanthropologie u. Rassenhyg. **6**, 377—427 (1931); 6 Taf., 19 Textabb.
- HAASE-BESSELL, G.: Chromatin, Chromosomen, Gene. Planta (Berl.) **25**, 240—257 (1936).
- IKENO, S.: Über einige Kreuzungsversuche bei den Rhododendron-Sippen. I. Calycanthema-Sippe. Studia Mendeliana. Brünn 1923. S. 104—111; 1 Taf.
- IKENO, S.: Studien über die mutative Entstehung eines hochmutablen Gens bei einer parthenogenetischen Pflanzenart. Z. ind. Abstammungslehre **68**, 517—542 (1935); 7 Textabb.
- JMAI, Y.: On the mutable Genes of Pharbitis, with special reference to their bearing on the mechanism of Bud-Variation. J. College of Agriculture. Tokyo Imp. Univ. **12**, 479—523 (1934); 1 Taf., 6 Textfig.
- KAPPERT, H.: Abweichende Spaltungsergebnisse in der Vererbung der Blütenfüllung zweier Levkojen-Sippen. Z. Zücht. A **17**, 147—155 (1931).
- KIRNOSSOWA, L.: Der Einfluß hoher Temperaturen auf das Mutieren der ruhenden Embryonen von *Crepis tectorum* L. bei konstanter Feuchtigkeit. Planta (Berl.) **25**, 491—501 (1936); 6 Textabb.
- MALINOWSKI, E.: Studies on unstable characters in Petunia. I. The extreme flower types of the unstable race with mosaic color patterns. Genetics **20**, 342—356 (1935); 9 Textfig.
- NAWASCHIN, M. S.: Altern der Samen als Ursache von Chromosomenmutationen. Planta (Berl.) **20**, 233—243 (1933); 3 Textabb.
- OEHLKERS, FR.: Die Erblichkeit der Sepalodie bei *Oenothera* und *Epilobium*. Studien zum Problem der Polymerie und des multiplen Allelomorphismus III. Z. Bot. **28**, 161—222 (1935); 17 Abb. im Text.
- OEHLKERS, FR.: Vererbung. Fortschr. Bot. **4**, 274—293 (1935).
- STUBBE, H.: Labile Gene. Bibliographia Genetica **10**, 299—356 (1933).
- STUBBE, H.: Das Merkmal *acorragata*, eine willkürlich auslösbarer, dominante und labile Genmutation von *Antirrhinum majus* L. Nachr. aus der Biologie (Göttingen) **2**, 57—87 (1935); 2 Taf.
- STUBBE, H.: Samenalter und Genmutabilität bei *Antirrhinum majus* L. Biol. Zbl. **55**, 209—215 (1935); 1 Textabb.
- STUBBE, H.: Weitere Untersuchungen über Samenalter und Genmutabilität bei *Antirrhinum majus* L. Z. ind. Abstammungslehre **70**, 533—537 (1935); 1 Textabb.
- TSCHERMAK, E.: Über Varietäten- und Spezies-hybriden bei Primeln. Overdruk uit Verslag van het internationale Tuinbouw-Congres te Amsterdam, 17.—23. Sept. 1923 (1924) S. 1—15.
- TSCHERMAK, E.: Über Blütenfüllung und ihre Vererbung. Festschr. Österr. Gartenbauges. (1827 bis 1927). Wien 1927. S. 120—131; 5 Textabb.
- TSCHERMAK, E.: Über einige Blütenanomalien und ihre Vererbungsweise bei Primeln (vorläufige Mitteilung). Anzeiger Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. **1931**, 45—46.
- TSCHERMAK, E.: Über einige Blütenanomalien und ihre Vererbungsweise bei Primeln. Biol. generalis (Wien) **8**, 337—350 (1931); 6 Textabb.
- TSCHERMAK, E.: Über die Genik des Dimorphismus und das Vorkommen von Homostylie bei Primeln. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. vom 27. Juni 1935 (vorl. Mitteilg.); Züchter **7**, 225—228 (1935).
- TSCHERMAK, E.: Anregungen zur besseren Verwertung der Calycanthemie in der Gärtnerie. XIème Congrès international d'Horticulture, Rome 16.—21. Sept. 1935. Section II, Thème 3, 9 S.
- VILMORIN, JACQUES DE: Hybrides de *Primula juliae*. Bull. de la Société de France. 1922, 69, S. 206—210.

(Aus dem Biologischen Institut der Technischen Hochschule, Braunschweig und dem Kaiser Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Müncheberg, Mark).

Syndaktylie einhufiger Schweine und weitere Ergänzungen zur Vererbung der Schweinefarben.

Von Curt Kosswig und Hans Peter Ossent.

Über einhufige Schweine ist an dieser Stelle von dem einen von uns¹ berichtet worden. Wie

¹ Ossent: Der Züchter 4, Heft 9.

die nachfolgenden Abbildungen zeigen, beruht diese Einhufigkeit nicht nur auf der Ausbildung einer einheitlichen Hornbekleidung um die bei-