Einige Bastardierungsversuche mit anomalen Sippen und ihre allgemeinen Ergebnisse.

Von

C. Correns.

Mit Tafel V und einer Textfigur.

Für die Bastarde, die dem von Mendel entdeckten *Pisum*-Typus folgen, die „mendeln", wie de Vries es nennt, ist zweierlei charakteristisch: 1. das Dominieren des Merkmales des einen Elters über das korrespondierende Merkmal des anderen Elters, und 2. das Spalten der Anlagen für diese Merkmale im Keimplasma bei der Keimzellbildung.

1. Von diesen Kennzeichen ist das Dominieren unzweifelhaft von untergeordneter Bedeutung. Wurde es auch von Mendel in seiner ersten Mitteilung über Erbsenhybriden scharf betont, so legte er später, als er seine Versuche auf andere Verwandtschaftskreise ausgedehnt hatte, selbst nicht mehr so viel Wert darauf, wie wir jetzt aus seinen an Nägeli gerichteten Briefen wissen. Er spricht dort zB. von der „Hybridform" eines Merkmales[1]).

Welches Merkmal dominiert nun in einem mendelnden Bastard? Die Eigenschaft, die noch als die charakteristischste angesehen werden kann, ist sein phylogenetisch höheres Alter, dem rezessiven Merkmal gegenüber.

Standfuß[2]) hat bekanntlich als eines der Resultate, zu denen er bei seinen schönen Bastardierungsversuchen mit Schmetterlingen gelangte, das „Grundgesetz" ausgesprochen, die erdgeschichtlich ältere Art besitze für das physiognomische Gepräge des Bastardes ein

1) Correns, C., Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli, 1866—1873. Ein Nachtrag zu den veröffentlichten Bastardierungsversuchen Mendels. Abhandl. d. K. Sächsischen Gesellschaft d. Wissensch., math.-phys. Klasse, Bd. XXIX, Heft III, p. 201 (1905).

2) Standfuß, M., Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren. Denkschriften d. Schweiz. Naturf. Gesellsch., Bd. XXXVI, 1, p. 79 (1898). Auch schon im Handbuch der palaearktischen Großschmetterlinge, p. 111 (1896).

ausschlaggebendes Übergewicht. Dieser Ansicht hat sich de Vries für die mendelnden Bastarde angeschlossen, indem er an Stelle der Eigenschaften der phylogenetisch älteren Art die phylogenetisch älteren Eigenschaften setzte, während er für die nicht mendelnden Bastarde eine Mittelstellung der Eigenschaft beim Bastard, also kein Überwiegen oder Dominieren der phylogenetisch älteren, wenigstens als Regel, annahm[1]). Doch waren ihm auch Fälle wohl bekannt, wo bei den mendelnden Bastarden die Durchführung dieses Prinzipes zu Widersprüchen mit der bisher geltenden Meinung über das phylogenetische Alter eines Merkmales führt. Auch ich hatte unter dem Eindruck der Standfußschen Arbeit solche Fälle schon vorher für den Mais angegeben[2]), und später hat E. Tschermak[3]) „die aprioristische Verquickung der Wertigkeitsfrage und des Deszendenzproblems weder als aussichtsreich noch empfehlenswert" erklärt.

Nun ist man gewiß im Recht, wenn man Fälle, wie das Dominieren der häutigen Spelzen des gewöhnlichen Maises über die krautigen Spelzen des als Stammform betrachteten „bedecktsamigen" Maises, oder das der blaublühenden *Datura Tatula* über die weißblühende *Datura Stramonium* für Ausnahmen hält, die möglicherweise nur scheinbar sind. Aber auch jene Fälle, wo dasselbe Merkmal in dem einen Verwandtschaftskreis dominiert, in dem anderen nicht, und die man[4]) in den Vordergrund der Ausnahmen gestellt hat, beweisen, streng genommen, nichts. Denn man kann sich gut vorstellen, daß die Anlage für dasselbe Merkmal im einen Verwandtschaftskreis ursprünglich vorhanden, also phylogenetisch älter, im andern neu aufgetreten, also jünger, ist. Die Lebensdauer dürfte besonders instruktive Beispiele liefern. Es dominiert bei *Hyoscyamus niger annuus* + *H. niger biennis* die Zweijährigkeit über die Einjährigkeit[5]), und bei *Beta „patula"* +

1) de Vries, H., Das Spaltungsgesetz der Bastarde (Vorl. Mitteil.). Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XVIII, p. 83 (1900), und Mutationstheorie, Bd. II, passim.

2) Correns, C., Untersuchungen über die Xenien bei *Zea Mays*. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XVII, p. 413 (1899).

3) Tschermak, E., Über Züchtung neuer Getreiderassen usw. Zeitschr. f. d. landw. Versuchsw. in Österr. 1901.

4) de Vries, H., Mutationstheorie, Bd. II, p. 39.

5) Correns, C., Weitere Beiträge zur Kenntnis der dominierenden Merkmale usw., Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXI, p. 195 (1903), und: Ein typisch spaltender Bastard zwischen einer einjährigen und einer zweijährigen Sippe des *Hyoscyamus niger*, ebend. Bd. XXII, p. 517 (1904). Dort auch die Literatur über den *Beta*-Bastard.

B. vulgaris die Einjährigkeit über die Zweijährigkeit. Wir können annehmen, daß bei *Hyoscyamus* die Einjährigkeit, bei *Beta* die Zweijährigkeit phylogenetisch jünger ist, denn exakt beweisen läßt sich das Gegenteil, das ich für wahrscheinlicher halte, nicht. Bei dem Bastard zwischen dem ein- oder zweijährigen *Scleranthus annuus* und dem ausdauernden *S. perennis*, der zweijährig ist[1]), läßt sich ebensowenig etwas bestimmtes sagen. Es ist eben fast jede Entwicklungsreihe umdrehbar. Bilden die Sippen A und B eine solche, so kann ebensogut A aus B als B aus A entstanden sein. Eine sichere Entscheidung über die Richtung ist nur da möglich, wo sich die Reihe nicht umdrehen läßt, weil die eine Sippe aus irgend einem Grunde nicht aus der andern hervorgegangen sein kann.

2. Das Hauptkennzeichen der mendelnden Bastarde ist das Spalten der Anlagenpaare bei der Keimzellbildung. Die Frage, welche Merkmalspaare spalten und welche nicht, ist also viel wichtiger als die, warum das eine Merkmal eines Paares über das andere dominiert.

Nun war von vornherein soviel klar, daß Rassen-Bastarde zu spalten pflegen und (Art- und) Varietäten-Bastarde nicht, wie ich gleich in der ersten Veröffentlichung hervorgehoben habe[2]). Dabei war mit Nägeli unter Rassenbildung ein Prozeß verstanden, bei dem latentgebliebene Anlagen wieder lebendig gemacht (und vorhandene in anderer Weise kombiniert) werden, während bei der Varietätenbildung neue Anlagen im Idioplasma entstehen[3]). In ähnlicher Weise unterscheidet nun de Vries bekanntlich „Varietät“ und (Elementar-) „Art“[4]): jene entsteht dadurch, daß die Anlage für ein aktives Merkmal latent wird (retrogressiv) oder aus dem latenten Zustand wieder in den aktiven tritt (degressiv), diese entsteht durch Hinzutritt einer neuen Anlage zu den schon vorhandenen (progressiv)[5]). Daraus erklärt de Vries

1) Murbeck, S., Neue und wenig bekannte Hybriden. Acta horti Bergiani, Bd. 2, No. 5, p. 3, 1894.

2) Correns, C., G. Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XVIII, p. 167 (1900).

3) v. Nägeli, C., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, p. 247 (1884).

4) de Vries, H., Die Mutationstheorie, Bd. I u. II, an vielen Stellen.

5) Bei der Sippenbildung scheint es außerdem Fälle zu geben, die in dieses Schema überhaupt nicht hineinpassen wollen, so das progressive Latentwerden von Anlagen.

auch in überaus einfacher Weise, warum die Anlagen bei dem einen Merkmalspaar spalten, bei dem andern Merkmalspaar aber eine konstante Nachkommenschaft liefern. Werden zwei Varietäten (Rassen Nägelis) verbunden, so kommen dieselben Anlagen, nur in verschiedenem Zustande der Aktivität (latent und aktiv), zusammen; es entsteht ein wirkliches Anlagenpaar, und das kann dann auch wirklich gespalten werden. Werden dagegen zwei (Elementar-) Arten (Varietäten Nägelis) verbunden, so findet die den Unterschied ausmachende, neu hinzugekommene Anlage der einen Sippe keinen Paarling aus der andern Sippe vor, und deshalb wird auch bei der Keimzellbildung nichts gespalten, sondern die Anlage geht auf alle Keimzellen gleichmäßig über[1]).

Ich habe schon an anderer Stelle[2]) auf Verschiedenes aufmerksam zu machen gesucht, was gegen diese Unterscheidung von „bisexueller" und „unisexueller" Vererbung eingewandt werden muß, und werde hier nicht darauf zurückkommen. Die Theorie wird überhaupt unhaltbar, sobald es gelingt, typisches Spalten bei einem (monohybriden) Bastard zu finden, der zwei Sippen verbindet, von denen die eine sicher progressiv, durch Neubildung einer Anlage, aus der andern entstanden ist. In den meisten Fällen ist hierüber keine sichere Entscheidung möglich, denn gewöhnlich läßt sich ja nicht bestimmen, ob die Sippe B aus der Sippe A durch eine Änderung im Zustande eines Merkmales, oder die Sippe A aus der Sippe B durch Hinzukommen eines neuen Merkmales entstanden ist. Eine Entscheidung kann auch hier nur dann ge-

---

Das beste Beispiel für ein solches ist die Ausbildung eingeschlechtiger Blüten aus zwittrigen bei den Angiospermen. Niemand wird die Zweihäusigkeit eines *Melandrium album* wirklich als den ursprünglichen Zustand betrachten wollen, der durch einen retrogressiven oder degressiven Prozeß aus dem zwittrigen wieder hergestellt worden sei. Sie muß also progressiv zustande gekommen sein und besteht trotzdem in einem (mehr oder weniger vollkommenen) Latentwerden von Anlagen. Andere Beispiele, die freilich nicht gleich sicher sind, dürften noch viele Fälle des Latentwerdens von Blütenteilen, von Fiederblättchen usw. liefern.

1) de Vries, H., Die Anwendung der Mutationslehre auf die Bastardierungsgesetze. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXI, p. 45 (1903), und Mutationstheorie, Bd. II (1903) an verschied. Stellen. Auch wenn der Unterschied von „unisexueller" und „bisexueller" Vererbung zu Recht bestehen sollte, wird der Begriff „Merkmalspaar" in allgemeiner Anwendung bleiben, denn niemand könnte dann im vornherein sagen, ob den zwei korrespondierenden Merkmalen ein Anlagenpaar zugrunde liegt oder nicht. Einzig der Bastardierungsversuch würde die Entscheidung bringen.

2) Correns, C., Die Merkmalspaare beim Studium der Bastarde. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXI, p. 202 (1903).

fällt werden, wenn man mit Bestimmtheit sagen kann: Die Sippe A kann nie wie die Sippe B ausgesehen haben. Dann muß die Sippe B aus der Sippe A progressiv entstanden sein.

Dieser Anforderung dürften einige der Merkmale bei Hühnerrassen genügen, die Bateson bereits auf ihr Verhalten bei der Bastardierung studiert hat: Die monströsen Kämme („pea-comb" und „rose comb") und wohl auch der Fuß mit der Extrazehe[1]). Auf botanischem Gebiete würde ihr wohl die „Löffelgranne" des *Hordeum trifurcatum* entsprechen, vielleicht auch die Blütenfüllung; schon Kölreuter sah bei den Bastarden zwischen einfachen und gefüllten Sippen z. T. die Füllung dominieren[2]).

Die nachfolgenden Beobachtungen dürften nach dem eben ausgeführten in doppelter Hinsicht von Interesse sein. Sie lehren zwei Fälle kennen, in denen 1. das phylogenetisch sicher jüngere Merkmal über das ältere dominiert, und in denen 2. ein Paar Merkmale spaltet, von denen das eine sicher als Neubildung, also progressiv entstanden ist.

Bei Zierpflanzen aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen (der Sympetalen, so viel ich sehe) sind Sippen bekannt, bei denen der Kelch der Blüte das Aussehen der Blumenkrone angenommen hat. Man spricht dann von „Calycanthemie", von einer „*f. calycanthema*" oder „*f. duplex*", von einer „Hose in Hose"-Rasse. Die Veränderung betrifft nicht nur die Färbung und Gestalt des Kelches, sie erstreckt sich auch, wie im folgenden noch genauer gezeigt werden wird, auf den anatomischen Bau des Organes[3]). Soweit das Kelchblatt modifiziert ist, ist es ganz zu einem Blumenblatt geworden, nicht bloß blumenblattähnlich; es ist soweit durch ein solches ersetzt. Diese Fälle scheinen hübsch zu der Theorie der spezifischen Stoffe, ihren Bahnen und der gelegentlichen Entgleisung aus diesen Bahnen, zu stimmen, aber schon die erbliche Fixierung dieser „Entgleisung" gibt zu denken.

---

1) Bateson and Saunders, Report I, p. 137 (1902).

2) So erhielt er (3. Fortsetzung, p. 119 u. f.) von *Aquilegia vulgaris plena* × *A. canadensis* 20 Individuen, von denen 8 gefüllt waren, und von *Dianthus chinensis simplex* × *D. „hortensis" plenus* ein gefülltes Exemplar (3. Fortsetzung, p. 109).

3) Es gilt das auch für die *f. calycanthema* der Gartenprimel. Mir ist nicht bekannt, daß der feinere Bau derartiger Kelche schon mit dem der normalen Kelche und der Blumenblätter verglichen worden wäre.

Am längsten ist die calycanthe Form der Gartenschlüsselblume („*Polyanthus*") bekannt, sicher seit 150 Jahren. Ich habe mit ihr zu experimentieren begonnen, meine Versuche sind aber noch nicht weit genug gediehen, um darüber berichten zu können. Wesentlich kürzere Zeit ist die *f. calycanthemus* in der Sippe des *Mimulus luteus* (im weitesten Sinne) bekannt und noch weniger lang von *Campanula medium*.

Über Versuche mit diesen zwei Sippen will ich im folgenden berichten[1]); die Versuche mit der calycanthen Form der *Campanula persicifolia* (*f.* „*coronata*" der Gärtner) sind erst angefangen. Ich stelle *Campanula medium*, das am genauesten untersuchte und in mancher Hinsicht besonders instruktive Objekt, voran.

I. *Campanula medium f. typica* + *f. calycanthema.*

1. Die *Calycanthema*-Sippe.

Nach der freundlichen Mitteilung der Firma Haage & Schmidt in Erfurt wurde die *f. calycanthema* 1872 von der damaligen Firma Waite & Co., Southwarkstreet, London, eingeführt und in der Illustrierten Gartenzeitung 1873, p. 113, erwähnt. Goebel[2]) hatte sie 1886 noch nicht gesehen, und Penzig[3]) gibt nur an, daß sie ihm von Costerus zugesandt worden sei. Jetzt ist sie weit verbreitet.

In der Färbung stimmt, soweit meine Erfahrungen reichen, der petaloide Kelch stets mit der Blumenkrone überein; er verträgt sich mit jeder Nuance, ebenso mit Überzahl der Quirlglieder und mit der echten „Füllung", die hier in dem Auftreten weiterer (alternierender) Kronen und in einer petaloiden Ausbildung der Staubgefäße bestehen kann.

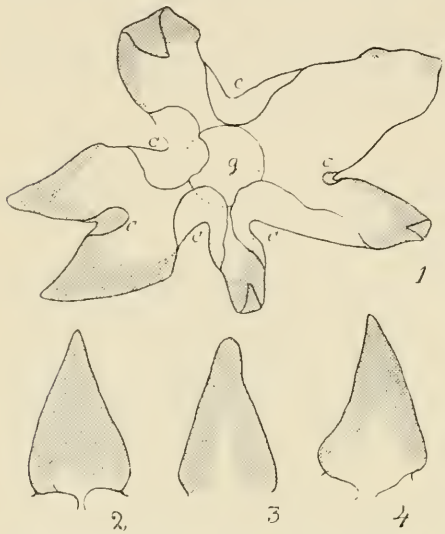
---

1) Aus der Literatur ist mir nur eine einzige einschlägige Beobachtung bekannt geworden: Gärtner (Bastarderzeugung, p. 561, 1849) sagt: „die *Primula acauli—(elatior) calycantha* hatte den weiten Kelch und die noch etwas vergrößerte Corolle der *acaulis* mit der Farbe der *calycantha* angenommen". Hinter den „weiten Kelch" der *P. acaulis* hat schon W. O. Focke (Pflanzenmischlinge, p. 247) mit Recht ein Fragezeichen gesetzt; diese Art hat in Wirklichkeit einen walzenförmigen, anliegenden Kelch. Da man über die Individuenzahl des Bastardes nichts erfährt, läßt sich nach dem, was die im folgenden beschriebenen Versuche ergaben, mit der ganzen Angabe nichts anfangen.

2) Penzig, O., Pflanzenteratologie, Bd. II, p. 107 (1894).

3) Göbel, K., Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XVII, p. 260 (1886).

In extremen Fällen sind selbst die letzten Reste der Kelchsubstanz verschwunden (Fig. 5, Taf. V), die sonst wenigstens als grüne Spitzen erhalten sind (Fig. 4). Als anderes Extrem finden sich Pflanzen, bei denen die Kelchzipfel relativ schwach umgebildet sind. Die untenstehende Textfigur zeigt noch lange keinen besonders schlechten *Calycanthema*-Kelch; auf Schwierigkeiten, die *f. calycanthema* von der *f. typica* zu scheiden, bin ich jedoch nie gestoßen. Annähernd parallel dem Grade der Umwandlung geht der Grad der Verwachsung. Bei „schöner" *Calycanthema* sind die Zipfel genau so weit verwachsen, wie bei der Blumenkrone (Fig. 5), bei „schlechter" bleiben sie fast bis zum Grunde getrennt (Fig. 2, Taf. V; Textfigur); im einen Fall ist die Form glockig, im andern radförmig. Die „Anhängsel" der Kelchbuchten (die Kommissurallappen), die die Sektion *Medium* der Gattung *Campanula* charakterisieren, fehlen bei ganz schöner *Calycanthema* vollständig (Fig. 5, Taf. V), während sie bei schlechter noch gut ausgebildet sind (Textfigur). Zwischen den Extremen finden sich alle Übergänge.



1. Der Kelch einer schlechten *Calycanthema*-Blüte, sechszählig, von unten gesehen; *g* die Insertion des Gynaeceum, c die Kommissurallappen. 2—4 einzelne Kelchzipfel, von unten gesehen, von einer schlechten *Calycanthema*-Blüte. In allen Figuren ist das grüne Gewebe schraffiert, das petaloid ausgebildete Gewebe weiß gelassen.

Die Basis und die Mediane des Kelchzipfels zeigen die Umwandlung zuerst, der Rand und — wie schon bemerkt wurde — die Spitze zuletzt; die einzelnen Zipfel desselben Kelches können sich ziemlich auffallend verschieden verhalten, wie das die Textfigur auch zeigt. Bei allen derartigen genauer untersuchten, fünfzähligen Kelchen war unschwer zu erkennen, daß der Grad der Umwandlung im Zusammenhang mit der genetischen Spirale stand, der die Anlage der Kelchblätter folgt ($^2/_5$), derart, daß das erste Blatt am meisten grün, das fünfte am stärksten blumenkronartig ausgebildet war.

Die Veränderung beschränkt sich nicht auf die Form und die Farbe, sondern dehnt sich auf den ganzen Bau aus: Die Spaltöffnungen der Oberseite verschwinden fast vollkommen, wie sie auf der Kroneninnenseite auch nur spärlich zu finden sind, während sie auf der Unterseite, wie bei der Kronenaußenseite, erhalten bleiben, die Epidermiszellen werden höher und die Cuticula wird fein gefaltet-gestreift, wie bei der Krone, die Palisaden der annähernd isolateral gebauten Kelchzipfel schwinden und machen dem Sternparenchym der Krone Platz, das statt der Chloroplasten nur mehr kleine Leukoplasten führt. Wie die petaloiden Teile des Kelches von den noch grünen in der Farbe nicht scharf abgesetzt sind, so geht auch der anatomische Bau der einen allmählich in den Bau der andern über.

Der Grad der Umbildung variiert nicht nur von Individuum zu Individuum, sondern auch, wenngleich in viel geringerem Grade, von Blüte zu Blüte beim selben Individuum, sodaß die Abschätzung der „Güte" beträchtlichen Schwierigkeiten begegnet. Eine bestimmte Periodizität[1]) ist mir nur insofern aufgefallen, als die letzten Blüten oft schlechter calycanth sind, doch habe ich mich nicht eingehender mit ihr beschäftigt.

Wie weit der so verschiedene Grad der Calycanthemie auf der Anwesenheit verschiedener erblich fixierter Sippen mit transgressiver Variabilität beruht (sie spielen gewiß eine bedeutende Rolle), und wie weit sie individueller Natur ist, d. h. von äußeren (Ernährungs-) Einflüssen abhängt, muß erst noch geprüft werden[2]). Die Versuche, durch Selbstbestäubung Samen von verschiedenen gut ausgebildeten *Calycanthema*-Individuen zu erhalten, schlugen, wie wir gleich sehen werden, bis jetzt stets fehl, und die Bastarde zwischen der *f. typica* einerseits und ausgesucht „schöner" und „schlechter" *f. calycanthema* anderseits, die wenigstens Anhaltspunkte zu einer Beantwortung liefern könnten, haben noch nicht geblüht.

Mit der petaloiden Ausbildung des Kelches sind zwei weitere Merkmale, in der Ausbildung der Kapseln und in der Fruchtbar-

---

1) Vgl. dazu Tammes, T., Die Periodizität morphologischer Erscheinungen bei den Pflanzen (Verh. d. Kon. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam, Tweede Sectie, Deel IX, No. 5), im III. Teil, und die den Ausgangspunkt bildenden Beobachtungen de Vries', zB. Über die Periodizität partieller Variationen (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XVII, p. 45, 1899) usw.

2) Vgl. auch p. 471, Anm. 1.

keit, verbunden. Während die Sippen der *Campanula medium* mit typischem Kelch Kapseln bilden, deren fünf Fächer mit Klappen aufspringen, je mit einer am Grunde jedes Faches, bleiben bei der *f. calycanthema* die Kapseln geschlossen. Ausnahmsweise fand ich freilich auch bei der *f. typica* nicht aufspringende Kapseln oder Kapseln mit einzelnen, nicht aufspringenden Fächern, und noch seltener bei Sippen mit petaloidem Kelch Kapseln, bei denen das eine oder andere Fach sich etwas öffnete, aber nie eine normale Kapsel. Dadurch wird zwar die scharfe Abgrenzung der *f. calycanthema* von der *f. typica* nach diesem Merkmal wohl erschwert, der Unterschied selbst bleibt aber bestehen. Die *f. calycanthema* liefert ferner beim freien Abblühen viel weniger Samen als die *f. typica*, oder gar keinen; nach künstlicher Bestäubung verschiedener Art habe ich überhaupt nur ausnahmsweise einmal einzelne Samen erhalten[1]). — Hand in Hand mit diesen Merkmalen geht ein zarterer Bau der Kapselwand und eine geringere Größe der ganzen Kapsel. In extremen Fällen nimmt die Fruchtknotenwand sogar zum Teil die Farbe der Blumenkrone an (Fig. 5; der anatomische Bau ist leider nicht studiert worden); die Samenproduktion war dann stets gleich Null.

Alle diese Eigenschaften stehen offenbar in direkter Korrelation; die Modifikation der Kelchblätter wird das Primäre sein, und die übrigen Veränderungen werden von ihr abhängen. Das Androeceum bleibt dabei vollkommen intakt; der Pollen der *f. calycanthema* ist so reichlich, die Körner sind durchgängig so gut ausgebildet und genau ebenso tauglich, wie bei der typischen Form.

Die Sterilität des Gynaeceum dürfte mit der Unterständigkeit des Fruchtknotens zusammenhängen; wenigstens ist, wie wir sehen werden, *Mimulus tigrinus calycanthemus*, dessen Fruchtknoten oberständig ist, sehr oft normal fruchtbar (p. 476), und auch *Primula polyantha calycanthema* war, legitim bestäubt, wenigstens oft fruchtbar. Ob sich ein äußerer Grund für die Sterilität feststellen läßt, müssen erst weitere Untersuchungen zeigen; die Samen-

---

1) Dieser Unterschied in der Fruchtbarkeit, je nachdem die Blüten sich selbst, d. h. der Bestäubung durch die Insekten, überlassen oder künstlich befruchtet wurden, muß auffallen. Individuelle Verschiedenheiten können nicht wohl der Grund sein, dazu wurden zu viel Exemplare geprüft, Selbststerilität auch nicht, denn der Pollen anderer Individuen derselben Sippe und der *f. typica* war nicht wirksamer; am ehesten kann noch die Behandlungsweise schuld sein, obwohl die genau so behandelte *f. typica* stets reichlich ansetzte.

anlagen der *f. calycanthema*, die ich untersuchte, unterschieden sich nicht von denen der *f. typica* und besaßen einen gut ausgebildeten Embryosack.

Es ist das ein interessanter Fall einer echten Korrelation zwischen einem vegetativen Merkmal — der Ausbildung des Kelches als Blumenkrone — und einem sexuellen Merkmal — der völligen oder teilweisen Sterilität der Samenanlagen[1]). Eine solche Korrelation von Merkmalen ist natürlich etwas ganz anderes, als die „Konjugation", die „Verkoppelung" von Merkmalen, wie der Blütenfarbe und Behaarung bei gewissen Levkojen, die man auch schlechthin als „Korrelation" bezeichnen zu müssen geglaubt hat[2]). Ein neues, instruktives Beispiel einer solchen Verkoppelung werden die folgenden Versuche kennen lehren. Denn alle die Merkmale, die den *Calycanthema*-Kelch von dem typischen Kelch unterscheiden, verhalten sich bei der Vererbung wie ein Merkmal, obwohl sie sicher durch eine ganze Anzahl eigentlich getrennter Anlagen bedingt sind.

Die *f. calycanthema* der *C. persicifolia* verhält sich ganz ähnlich; bei der mir vorliegenden Sippe nimmt auch der Fruchtknoten die weiße Farbe der Krone an und ist absolut steril.

Die *f. typica* der *C. medium* kann nie wie die *f. calycanthema* ausgesehen haben. Niemand wird annehmen wollen, die typischen, grünen Kelchblätter wären aus Blumenblättern hervorgegangen[3]). Abgesehen davon macht auch schon die sehr stark herabgesetzte Fruchtbarkeit, resp. die völlige Sterilität der *Calycanthema*-Sippe das unmöglich. Die *f. calycanthema* muß also progressiv aus der *f. typica* hervorgegangen sein; sie kann weder retrogressiv durch einfaches Latentwerden der Anlage des *Typica*-Kelches, noch degressiv durch Aufleben einer ehemals aktiv gewesenen *Calycanthema*-Anlage entstanden sein[4]). Es kann auch nicht um-

1) Einen anderen Fall habe ich beim Mais gefunden: Scheinbare Ausnahmen von der Mendelschen Spaltungsregel für Bastarde. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XX, p. 159 u. f. (1902).

2) Bateson and Saunders, I. Report, p. 126 (1902).

3) Die Existenz von Fällen, wo der Kelch normal petaloiden Charakter hat (zB. *Glaux*), ändert hieran nichts.

4) Für die degressive Sippenbildung gilt natürlich die gleiche Überlegung, wie für die retrogressive. Wenn eine latent gewordene Anlage wieder aktiv wird, sinkt die Sippe dadurch auf ein früheres Stadium herab; eine Sippe, die nicht als Durchgangsstadium in den Stammbaum paßt, kann also nicht degressiv entstanden sein. Was

gekehrt die *f. typica* aus der *f. calycanthema* retrogressiv oder degressiv entstanden sein, denn das würde im Grunde auf dasselbe herauskommen[1]).

2. Der Bastard *Campanula medium*, *f. typica* + *f. calycanthema*.

A. Die I. Generation des Bastardes.

Anfangs Juli 1898 habe ich die sorgfältig in der Knospe kastrierten und geschützten Blüten eines Exemplares der gewöhnlichen Form der *C. medium* mit dem Pollen eines ziemlich schönen Individuum der *f. calycanthema* bestäubt und lauter gut entwickelte, samenreiche Kapseln erhalten. Von der gewöhnlichen Form gab es damals ein ganzes Beet voll im System des botanischen Gartens in Tübingen; in Hinsicht auf den Kelch waren es lauter typische Exemplare. Auf dem Beete der *f. calycanthema* standen nur drei Pflanzen, zwei, die diesen Namen verdienten, und eine gefüllt blühende mit typischem, grünem Kelch. Die Farbe der Blüten war das gewöhnliche Blau.

Ich kam erst 1900 dazu, einen Teil der Samen auszusäen, und hatte 1901 128 blühende Pflanzen, von denen 55 = 43 % zur typischen Form und 73 = 57 % zur *f. calycanthema* gehörten.

---

gewöhnlich als degressiv entstanden aufgefaßt wird, zB. die „zwangsgedrehten" Sippen, verdient demnach diese Bezeichnung gar nicht; denn es wird niemand im Ernst behaupten wollen, daß die zwangsgedrehten Sippen ein Durchgangsstadium für die normalen gewesen seien und nun wieder als Rückschläge aufträten. Es handelt sich hier ja auch um latente Anlagen, aber um Anlagen, die nie wirklich aktiv waren — wie das zB. bei echter retrogressiver oder degressiver Sippenbildung der Fall ist —, sondern um ein progressives Aktivwerden; die Latenz derartiger Anlagen, wie die Zwangsdrehungen sie erfordern, ist nichts anderes als die (sehr lang hingezogene) Latenz der Prämutationszeit, der „mutable" Zustand, wie de Vries ihn genannt hat. (Wie ich nachträglich sehe, hat schon v. Wettstein [Festschrift f. Ascherson, 1904, p. 509 u. f.] seine fasziierte Sippe des *Sedum reflexum* als progressive Mutation aufgefaßt.) — Echte Degression scheint mir von Retrogression und Progression oft nur schwer unterscheidbar zu sein, zB. durch das Zahlenverhältnis der zweierlei in Frage kommenden Individuen. Wenn das rote Weidenröschen *(Epilobium angustifolium)* hie und da einen Stock mit weißen Blüten hervorbringt, so liegt ein retrogressiver Prozeß vor; die Anlage zur Farbstoffbildung wird latent. Würde das Weidenröschen für gewöhnlich weiß blühen und einzelne rotblühende Stöcke hervorbringen, so würde man von degressiver Sippenbildung sprechen, weil wir die vielen rotblühenden Verwandten kennen; würden solche Verwandten fehlen (oder sehr selten sein), so müßte man für die Entstehung der rotblühenden Pflanzen einen progressiven Prozeß annehmen.

1) Vgl. auch p. 481.

Ich habe versucht, nach den seinerzeit gemachten Notizen die „Güte“ der *Calycanthema*-Individuen zu taxieren, wie es später sofort geschah; danach hätten etwa 25 die Note „gut“, 34 die Note „mittel“ und 14 die Note „schlecht“ erhalten. *C. medium* ist bekanntlich zweijährig, ein Teil der Individuen, etwa 12, blühte 1901 noch nicht; zwei von diesen „Trotzern“ nahm ich mit nach Leipzig, wo sie 1902 zur Blüte kamen. Einer gehörte zur *f. typica* und einer zur *f. calycanthema*. Einjährige Exemplare (die also im Jahre der Aussaat geblüht hätten) habe ich überhaupt nie beobachtet.

Der Rest der Samen wurde erst 1902 ausgesät und gab im Jahre 1903 64 blühende Pflanzen, von denen 29 zur *f. typica* und 35 zur *f. calycanthema* gehörten. Dazu kamen noch 15 „Trotzer“, die erst 1904 blühten; 8 davon waren *f. typica* und 7 *f. calycanthema*. Die 42 *Calycanthema*-Individuen wurden sofort nach ihrer Güte beurteilt; 16 erhielten die Note „gut“, 17 die Note „schlecht“; bei 9 war ich zweifelhaft, wohin ich sie bringen sollte.

Der ganze Versuch hatte also ergeben:

C. med. f. typ. + f. calyc.

	I. Aussaat				II. Aussaat				I. u. II. Aussaat	
	1901	1902	zus.	%	1903	1904	zus.	%		%
f. typica	55	1	**56**	43	29	8	**37**	47	**93**	44,5
f. calycanthema . .	73	1	**74**	57	35	7	**42**	53	**116**	55,5
	128	2	**130**	100	64	15	**79**	100	**209**	100

Ungefähr die Hälfte der Bastardpflanzen hatte also den typischen Kelch, die Hälfte den petaloiden; daß diese letzteren bei beiden Aussaaten überwogen, ist kaum zufällig.

Dies Resultat konnte an und für sich verschieden gedeutet werden. So konnte der *Calycanthema*-Charakter rezessiv sein: dann mußte die bestäubte Pflanze mit typischem Kelch ein Bastard *f. typica* + *f. calycanthema* gewesen sein, und die Nachkommen mit dem petaloiden Kelch wären keine Bastarde. Oder er konnte dominieren: dann mußte die den Pollen liefernde Pflanze mit petaloidem Kelch ein Bastard derselben Herkunft gewesen sein, und die Nachkommen mit dem normalen Kelch wären keine Bastarde. Wenn auch manche Anzeichen von vornherein für die zweite Annahme sprachen, so konnte doch nur die zweite Generation eine sichere Entscheidung bringen.

B. Die II. Generation des Bastardes.

Schon 1901 wurden mit 9 Exemplaren des Bastardes, die zur *f. calycanthema* gehörten, verschiedene Bestäubungsversuche angestellt: Die reifen Narben der geschützten[1]) Blüten wurden teils mit eigenem Pollen, teils nach der Kastration mit dem Pollen anderer, gleichartiger Individuen oder mit jenem solcher Geschwister bestäubt, die der *f. typica* entsprachen, ohne daß ich Samen erhalten hätte. Drei Exemplare des Bastardes dagegen, die normale Kelche besaßen, gaben (unter allen Kautelen) sowohl bei Selbstbestäubung, als auch bei der Bestäubung mit der *f. calycanthema* (wofür die Blüten sorgfältig kastriert worden waren) in jedem einzelnen Falle tadellose Kapseln mit zahlreichen Samen. Die benutzten, der *f. calycanthema* entsprechenden Individuen müssen also vollkommen taugliche Pollenkörner und vollkommen untaugliche Samenanlagen besessen haben.

1902 versuchte ich nochmals mit den beiden von Tübingen mitgenommenen Trotzern, von denen der eine der *f. typica*, der andere der *f. calycanthema*, und zwar ziemlich schlechter, entsprach, alle vier möglichen Verbindungen herzustellen. Die zur Bestäubung verwendeten Blüten wurden sorgfältig kastriert und geschützt, außerdem die ganze *Calycanthema*-Pflanze noch durch einen Gazesack abgesperrt. Das Ergebnis ist in der folgenden kleinen Tabelle zusammengestellt.

	Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der reifen Kapseln
1. *C. med. hybr.*, *typ.* × *typ.* (Selbstbestäubung)	3	3
2. „ „ „ *typ.* × *calycanthema*	4	4
3. „ „ „ *calycanthema* × *typ.*	8	—
4. „ „ „ *calycanth.* × *calycanth.* (Selbstbestäubung)	7	—

Also auch hier zeigte sich wieder die vollkommene Tauglichkeit des Pollens und die ebenso vollkommene Untauglichkeit des Gynaeceum bei dem *Calycanthema*-Exemplare. Denn die Samenmenge war bei 1 und 2 die gleiche (soweit das ohne Einzelzählung beurteilt werden konnte); bei 3 und 4 sah es zwar zunächst so aus,

1) Für einzelne Blüten benutze ich Säcke aus feinem, dichtem Moll, die nicht zugebunden, sondern zugesteckt werden, mit feinen Insektennadeln, nachdem das offene Ende dreieckig um den Stiel eingefaltet worden ist.

als ob sich die Fruchtknoten normal entwickeln würden, das Resultat war aber schließlich doch Null.

Die Samen der Versuche 1 und 2 wurden 1903 ausgesät, und die jungen Pflanzen ins Freie pikiert. Sie gaben 1904 blühende Pflanzen, deren Beschaffenheit in den folgenden zwei Tabellen enthalten ist.

1. Versuch. *C. med. hybrid., f. typ.* + *f. typ.*

	Beet 1	Beet 2	Beet 1 und 2 zusammen	
C. med. typ.	99	118	**217**	97,3 %
C. med. calycanthema .	2	4	**6**	2,7 „
	101	132	**223**	100,0 %

Von den 6 *Calycanthema*-Individuen erhielten 3 die Note „schlecht“ und 3 die Note „mittel“.

2. Versuch. *C. med. hybrid., f. typ.* + *f. calycanthema.*

	Beet 1	Beet 2	Beet 1 und 2 zusammen.	
C. med. typ.	6	7	**13**	43 %
C. med. calycanthema .	10	7	**17**	57 „
	16	14	**30**	100 %

Von den 17 *Calycanthema*-Individuen dieses Versuches wurden 10 mit der Note „schlecht“, 6 mit der Note „mittel“ und 1 mit der Note „gut“ bedacht[1]).

Zu dem gleichen Resultat hatte ein kleiner Versuch geführt, der mit den 1901 erzielten Samen (p. 470 oben) ausgeführt worden war: 1903 blühten 8 Pflanzen; 4 davon hatten den typischen Kelch und 4 gehörten zur *f. calycanthema.*

Das Auftreten der 6 *Calycanthema*-Individuen unter den 217 mit normalem Kelch versehenen (Vers. 1) mußte überraschen. Es ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß bei dem Ausschütteln der Samen des Versuches 2 einige weg und, wie sofort bemerkt und auf der Samenschachtel notiert wurde, möglicherweise zu denen des Versuches 1 sprangen. Auch andere Fehlerquellen will ich nicht ganz

1) Da der Pollen von einem „ziemlich schlechten“ *Calycanthema*-Individuum stammte, geht aus obigem Befund hervor, daß die petaloide Ausbildung des Kelches fluktuierender Variation stark unterworfen sein muß.

in Abrede stellen. Wenn wir jedoch die bald zu besprechenden Versuche mit der *Calycanthemus*-Sippe des *Mimulus* vergleichen, wird es wenigstens möglich, daß der Erscheinung eine tiefere Ursache zugrunde liegt.

Davon abgesehen, erklärt sich das beobachtete Verhalten ungezwungen aus der Annahme, daß der monströse (*Calycanthema*-) Kelch über den normalen Kelch dominiert, und das Merkmalspaar in typischer Weise spaltet, wie die folgende Darlegung zeigt.

Die Pflanze mit normalem Kelch, die die Samenanlagen zu der Bastardierung lieferte, war echt, die den Pollen liefernde *Calycanthema*-Pflanze dagegen war schon ein Bastard zwischen der reinen *f. calycanthema* und der *f. typica*, der sein Aussehen dem Dominieren der *Calycanthema*-Anlage verdankte und spaltete[1]). Die Folge war, daß die Hälfte der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner die Anlage für einen normalen Kelch, die Hälfte jene für einen petaloiden Kelch enthielt. Aus der Bastardierung mußten dann die zweierlei Pflanzen, die wirklich beobachtet wurden, in annähernd gleichen Zahlen hervorgehen: aus *f. typica* ♀ + *f. calycanthema* ♂ die *f. calycanthema*, und aus *f. typica* ♀ + *f. typica* ♂ die *f. typica*. Die einen waren nach der Terminologie Batesons Heterozygoten, die andern Homozygoten; jene mußten wieder spalten und Keimzellen mit der einen oder andern Anlage hervorbringen, diese lauter Keimzellen mit einer Anlage, der für den normalen Kelch. Bei Selbstbestäubung hätten also diese *Calycanthema*-Individuen eine Nachkommenschaft geben müssen, die aus 75 % *Calycanthema*-Individuen und 25 % typischen Individuen bestanden hätte, bei Bestäubung mit dem Pollen der *f. typica* aber eine Nachkommenschaft, die sich aus 50 % *Calycanthema*- und 50 % *Typica*-Individuen zusammengesetzt hätte. Diese Konsequenzen waren nicht prüfbar, weil sich, wie wir sahen, die *Calycanthema*-Individuen bisher auf keine Weise künstlich befruchten ließen. Die *Typica*-Individuen mußten dagegen bei Selbstbestäubung nur Individuen der *f. typica* geben und bei der Bestäubung mit dem Pollen ihrer Schwesterindividuen, die calycanth und Bastarde waren, eine Nachkommenschaft hervorbringen, die

---

1) Damit stimmt, daß, wie wir schon sahen (p. 468), 1898 von den zwei anderen Pflanzen des *Calycanthema*-Beetes eine den typischen Kelch hatte. Eine eigene Aussaat von gekauftem *Calycanthema*-Samen gab ebenfalls überwiegend, aber nicht ausschließlich *Calycanthema*-Pflanzen.

sich aus 50% *Calycanthema-* und 50% *Typica*-Individuen zusammensetzte. Das ist auch wirklich der Fall, für die eine Bestäubung wenigstens sehr annähernd (wegen der 6 *Calycanthema*-Exemplare), für die andere vollständig.

Nun erscheint es auch begreiflich, daß die *f. calycanthema* in allen bekannten Blütenfarben und zusammen mit der Füllung vorkommt; alle diese Sippen brauchen nicht durch eigene einzelne *Calycanthema*-Mutationen aus den betreffenden Sippen mit normalem Kelch entstanden sein, sie sind gewiß, sobald erst einmal die abnorme Form bei irgend einer Sippe aufgetreten war, durch Bastardierung, absichtlich oder zufällig, gewonnen worden.

Jedesmal, wenn die rezessive Form mit dem Pollen des Bastardes (der Heterozygote) bestäubt wurde, und eine größere Zahl der Nachkommen aufgezogen wurde, gab es etwas zuviel Heterozygoten (55,5 und 57%) und etwas zu wenig Homozygoten (44,5 und 43%). Es ist das gewiß kein Zufall. Ob es aber darauf hinweist, daß auch hier, wie bei Versuch 1, einige Male die *f. calycanthema* entstand, wo die *f. typica* zu erwarten war, oder darauf, daß die eine Verbindung (*Typ.* + *Calyc.*) leichter gelingt, bleibt einstweilen unentschieden. Da sich die Heterozygote nicht künstlich mit dem Pollen des rezessiven Elters bestäuben läßt, ist ein direkter Beweis zurzeit ausgeschlossen.

Wenn die *f. calycanthema* stets nur taugliche Pollenkörner, aber gar keine tauglichen Samenanlagen hervorbringen würde, (was ja nicht immer zutrifft), so würde sie nur als Keimzelle rein existieren, man würde sie vegetativ nur im Bastard mit der *f. typica* kennen, und das nur, weil sie dominiert. Und, was im vorhergehenden über die *f. calycanthema* mitgeteilt wurde, bezieht sich jedenfalls vorwiegend auf solche Bastarde. Wäre die *Calycanthema*-Anlage rezessiv, so würde man dann von ihrer Existenz überhaupt gar nichts wissen.

II. *Mimulus tigrinus* Hort.[1]) *f. typ.* + *f. calycanthemus.*

1. Die *Calycanthemus*-Sippe.

Nach Penzig[2]) hat Morren[3]) zuerst die *Calycanthemus*-Sippe beschrieben, später haben sich Alexander Braun[4]), J. Römer[5]) und vor allem F. Hildebrand[6]) mit ihr befaßt. Sie ist von verschiedenen Rassen aus der Verwandtschaft des *M. luteus* bekannt und wird von den Gärtnern „*f. duplex*" genannt. Wir werden im folgenden jedoch die Bezeichnung *f. calycanthemus* benutzen.

Der Grad, bis zu welchem der Kelch petaloid ausgebildet ist, schwankt auch hier sehr stark von Individuum zu Individuum. Dabei zeigt sich außerdem bei der einzelnen Blüte entsprechend ihrem übrigen symmetrischen Bau eine deutliche Zygomorphie, so, daß die untere, aus zwei Blättern gebildete Hälfte bevorzugt ist (wie schon Hildebrand fand), und der mediane obere Kelchzahn, der bei den Scrophulariaceen ja die Tendenz zum Schwinden hat, am längsten grün bleibt. In einzelnen Fällen ist, ganz im Gegensatz zu der Parallelform der *Campanula medium*, die Umbildung so gering, daß die Unterscheidung von der *f. typicus* Schwierigkeiten macht oder kaum möglich ist[7]). Dann muß man stets die ersten, untersten Blüten untersuchen, denn die Umbildung der Kelche nimmt periodisch von unten nach oben hin ab, und die zuerst gebildeten *Calycanthemus*-Blüten sind die schönsten[8]). Wie

---

1) *Mimulus tigrinus* Hort. ist eine hybride Gartenform aus der Sippe des *M. luteus* L. sens. lat.

2) Penzig, O., Pflanzenteratologie, Bd. II, p. 205.

3) Morren, Ch., Clusia; receuil d'observations de teratologie végétale, p. 116. Liège 1852—1872. (Zitiert nach Penzig, a. a. O.)

4) Braun, A., in Sitzber. d. Ges. Naturf. Freunde in Berlin, 20. Juli 1869 (zitiert nach Penzig, a. a. O.).

5) Römer, J., Verhandl. u. Mitteil. d. siebenb. Vereins f. Naturw. in Hermannstadt, XXIX. Jahrg., p. 107 (1879). Diese kurze Notiz enthält nichts bemerkenswertes als die Angabe, daß die einzige beobachtete *Calycanthemus*-Pflanze von einer gewöhnlichen Mutterpflanze stammte. Sie muß nach dem folgenden also ein Bastard gewesen sein.

6) Hildebrand, F., Über die Zunahme des Schauapparates (Füllung) bei Blüten. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XVII, p. 626 (1886).

7) Es hängt das gewiß damit zusammen, daß sich schon der normale *Mimulus*-Kelch in seinem Bau wesentlich vom Laubblatt entfernt und dem Blumenblatt nähert.

8) Hier liegt also eine „halbe" Periode vor und zwar eine „abnehmende", wie sie T. Tammes nur für die Ascidien der Laubblätter der *Tilia parvifolia* festgestellt hat (a. a. O., p. 147).

weit die Existenz erblich fixierter Sippen und äußere Einflüsse (Ernährung) an diesen und den gleich zu besprechenden individuellen Verschiedenheiten schuld sind, müssen auch hier erst weitere Untersuchungen zeigen (vgl. auch die Anm. auf p. 478).

Bei der Umbildung verändert der Kelch seine Form in verschiedener, aber für das Individuum ziemlich konstanter Weise. So kann er die Blumenkronröhre röhrenförmig umschließen, sich dann in fünf große, annähernd wagrecht abstehende Zipfel teilen und so die Form der Blumenkrone annehmen (Taf. V, Fig. 6); er kann aber auch trichterförmig weit abstehen, mit relativ kleinen Zipfeln.

Auch bei *Mimulus* beschränkt sich die Veränderung, die der Kelch erfährt, nicht auf die Farbe und Form, sondern trifft den Bau des Organs bis ins einzelne. So werden die stark welligen, relativ großen Epidermiszellen der Kelchinnenseite schwach wellig und kleiner, dafür aber stark papillös ausgezogen; die etwas welligen Epidermiszellen der Kelchaußenseite werden stark wellig. Die Spaltöffnungen, die auf der Innenseite des Kelches ziemlich reichlich, auf der Außenseite reichlich vorhanden sind, verschwinden ganz, ebenso die kurzen, spitzen, vorwärts gerichteten Stachelhaare der Innenseite und die ganz kurzen, spitzlichen Warzen der Außenseite; dafür treten auf der Innenfläche lange, schwach keulenförmige, zartwandige, einzellige Haare mit streifiger Kutikula auf, usw. Das Schwammparenchym, das auch beim Kelch schon zwischen den beiden Epidermen liegt, wird zarter. Kurz, das Kelchblatt nimmt vollkommen den Bau des Blumenblattes an. Natürlich sind auch hier die unveränderten Kelchteile von den umgewandelten nicht scharf abgesetzt, gehen vielmehr allmählich in diese über[1]).

Bei einem Teil der untersuchten *Calycanthemus*-Individuen war das Gynaeceum mißbildet, zB. die beiden Karpelle isoliert und vergrünt. Solche Pflanzen waren natürlich steril, obschon ihr Androeceum tadellos ausgebildet war, und ihr Pollen normale Stempel ganz gut befruchten konnte (Versuch 2, p. 478). Sehr

1) Es wurden Exemplare mit normalem und *Calycanthemus*-Kelch derselben Farbenrasse verglichen. Beim Laubblatt ist die Epidermis der Unterseite stark wellig, auffallenderweise verhält sich hierin der Kelch also gerade umgekehrt und die Blumenkrone wie das Laubblatt. Im übrigen zeigt auch der normale Kelch Züge, die an die Blumenkrone erinnern, so in seiner starken Färbung, oft in Form von Tupfen, und in der Rückbildung des Assimilationsgewebes.

viele *Calycanthemus*-Individuen hatten aber ein ganz normales Gynaeceum, und es ist mir keines vorgekommen, das dann nicht auch normale Kapseln produziert hätte. Ich gewann durchaus den Eindruck, als ob die Mißbildung des Fruchtknotens und die Umwandlung des Kelches hier in keinem oder doch keinem engeren Zusammenhang stünden[1]). In diesem Punkt unterscheidet sich also die *f. calycanthemus* des *Mimulus* wesentlich von der Parallelform der *Campanula medium*. Es hängt das wohl, wie schon betont wurde, damit zusammen, daß bei *Mimulus* der Fruchtknoten oberständig ist.

Daß *Mimulus tigrinus f. typicus* früher einmal wie *M. tig. f. calycanthemus* ausgesehen hat, ist also nicht durch physiologische Gründe ausgeschlossen; die morphologischen Erwägungen müssen aber hier, so gut wie bei der Parallelform der *Campanula medium*, zu einer Verwerfung dieser Annahme führen.

2. Der Bastard *Mimulus tigrinus f. typicus* + *f. calycanthemus*.

Für die Versuche wählte ich zwei Sippen, die sich außer durch die Ausbildung des Kelches auch durch die Blütenfarbe unterschieden. Die Krone der einen, „*M. tigrinus albus*“, war auf sehr blaßgelbem, fast weißem Grunde verschieden stark rot gefleckt; der Kelch war stets normal. Die Krone der andern, „*M. tigrinus duplex*“, trug auf einem meist intensiv gelben Grunde rote Flecken; soweit die Kelche petaloid ausgebildet waren, waren sie in gleicher Weise gefärbt. Das war zwar bei der Mehrzahl der Individuen der Fall, einige wenige hatten aber den normalen Kelch. (Die Zahlen wurden nicht genauer festgestellt, weil ja die Herkunft der Samen doch nicht bekannt war).

Für die Bastardierungen wurden 1903 die Blüten rechtzeitig in bestimmter Weise hergerichtet. Es wurde nämlich kurz vor dem Öffnen, wenn die Antheren noch geschlossen waren, die Kronröhre etwas aufgeschlitzt, meist auf der Oberseite, und der Griffel mit der Narbe durch den Spalt, der etwas kürzer war, aus der Blüte herausgezogen. Obwohl die Griffelspitze die ihr so gegebene Lage beizubehalten pflegte, wurde noch durch eine Ringschleife aus feinem Bast, die um die Kronröhre gelegt wurde, dafür gesorgt, daß der Schlitz geschlossen blieb, und die Narbe nicht wieder in die Blüte schlüpfen konnte. So behandelte Blüten setzten, sich

1) F. Hildebrand, a. a. O., p. 624, hatte dagegen „in fast allen Fällen eine große Umänderung der Geschlechtsorgane in sehr verschiedener Art“ gefunden.

selbst überlassen, auch im Freien keine Früchte an, weil durch diese künstliche „Herkogamie“ sowohl die Selbstbestäubung als ein wirksamer Insektenbesuch unmöglich gemacht war. Am folgenden Tage wurde dann der zur Befruchtung bestimmte Pollen auf die Narbe übertragen.

Diese Methode, die ich zuerst bei *Petunia* mit gutem Erfolg angewendet habe, hat den Vorteil, daß bei zarten oder sehr klebrigen Objekten die Anwendung eines Gazesackes zum Schützen der kastrierten und bestäubten Blüten wegfällt, und daß der Pollen derselben Blüte ohne weiteres zu Bestäubungen, eventuell zur Selbstbestäubung, verwendet werden kann.

Für jeden Versuch wurde je ein Exemplar jeder der Sippen benützt, nur Versuch II macht davon eine Ausnahme.

Die Samen wurden 1904 ausgesät und die jungen Pflanzen in große Töpfe pikiert, etwa acht in jeden. Die einzelnen Pflanzen wurden, womöglich sobald sich die ersten Blüten zeigten, registriert und, wenn sie nicht zu Versuchen dienen sollten, entfernt (ausgestochen). Die Abschätzung der „Güte“ der *Calycanthema*-Individuen bei den folgenden Versuchen ist so objektiv wie nur möglich, da erst zum Schluß das Fazit aus all den einzelnen Aufzeichnungen gezogen wurde; trotzdem zeigt sich die variable Ausbildung des *Calycanthemus* meist in einer deutlichen, oft auffällig regelmäßigen Oszillation um einen Mittelwert.

I. Versuch.

Mimulus tigrinus f. albus, bestäubt mit Pollen von *M. tigrinus f. calycanthemus*, „schön“, mit normalem Gynaeceum.

Von den 132 aufgezogenen Pflanzen hatten 3 (2,3%) den gewöhnlichen Kelch, zur *f. calycanthemus* gehörten 129, die außerdem an ihrer intermediären, aber sehr variabeln Grundfärbung als Bastarde zu erkennen waren und in folgender Weise klassifiziert wurden:

Kelch nur spurenweise petaloid . .	2	Ex.
schlechter *Calycanthemus*	16	„
ziemlich schlechter *Calycanthemus* .	47	„
ziemlich schöner *Calycanthemus* .	43	„
schöner *Calycanthemus*	16	„
sehr schöner *Calycanthemus* . . .	5	„

Von den 3 Pflanzen mit einfachem Kelch waren 2 an der Farbe der Krone als Bastarde zu erkennen, eine hatte jedoch ganz

die Farbe des *M. tig. albus* und war wohl sicher durch Selbstbefruchtung entstanden.

II. Versuch.

Mimulus tigrinus f. albus, bestäubt mit dem Pollen eines Exemplares von *M. tig. f. calycanthemus*, „schön", das ein monströses Gynaeceum besaß und völlig steril war.

Von den 211 aufgezogenen Pflanzen hatte eine (= 0,47 %) den gewöhnlichen Kelch, 210 waren *f. calycanthemus*. Wieder war auch an der zwischen gelblich und hellgelb schwankenden Grundfarbe der Blüten die gelungene Bastardierung zu erkennen. Die Exemplare wurden in folgender Weise klassifiziert:

Kelche nur spurenweise petaloid .	2	Ex.
schlechter *Calycanthemus*	22	„
ziemlich schlechter *Calycanthemus* .	55	„
ziemlich schöner *Calycanthemus*. .	83	„
schöner *Calycanthemus*.	27	„
sehr schöner *Calycanthemus* . . .	21	„

Das eine Exemplar mit normalem Kelch blühte mit gelblicher, nicht gelblichweißer Grundfarbe, muß also wohl ein Bastard gewesen sein.

Für diesen Versuch waren im Freien an einzelnen Individuen der Sippe *albus* eine Anzahl Blüten in der oben (p. 476) angegebenen Weise präpariert und nicht geschützt worden; das Ergebnis zeigt die Brauchbarkeit der Methode. Für die übrigen Versuche standen die Pflanzen in einem Gewächshaus.

III. Versuch.

Mimulus tigrinus f. albus, bestäubt mit dem Pollen eines „schlechten" Exemplares des *M. tig. f. calycanthemus* (mit normalem Gynaeceum).

Von den 119 Pflanzen, die aufgezogen wurden, hatten 58 (= 49 %) den normalen Kelch und 61 (= 51 %) den petaloiden. Alle waren wieder an der mehr oder weniger stärker gelben Grundfarbe der Blumenkronen als Bastarde zu erkennen. Die zur *f. calycanthemus* gehörigen Pflanzen wurden in folgender Weise klassifiziert[1]).

1) Vergleicht man das Ergebnis von Vers. III, für den ein „schlechter" *Calycanthemus* verwendet wurde, mit dem von Vers. I, II und IV, für die „schöner" benutzt wurde, so wird die Existenz verschieden stark calycanther, erblich fixierter Sippen sehr wahrscheinlich.

Kelch nur spurenweise petaloid . .	1	Ex.
schlechter *Calycanthemus*	7	„
ziemlich schlechter *Calycanthemus* .	13	„
ziemlich schöner *Calycanthemus* . .	29	„
schöner *Calycanthemus*	11	„
sehr schöner *Calycanthemus* . . .	—	„

IV. Versuch.

Mimulus tigrinus f. calycanthemus, „schön", bestäubt mit dem Pollen von *M. tig. f. albus*.

Es wurden 105 Pflanzen aufgezogen, von denen 54 (= 51 %) den normalen Kelch besaßen, und 51 (= 49 %) zur *f. calycanthemus* gehörten. Diese 51 Exemplare wurden in folgender Weise klassifiziert:

Kelch nur spurenweise petaloid . .	2	Ex.
schlechter *Calycanthemus*	1	„
ziemlich schlechter *Calycanthemus* .	2	„
ziemlich schöner *Calycanthemus* . .	11	„
schöner *Calycanthemus*	17	„
sehr schöner *Calycanthemus* . . .	18	„

V. Versuch.

Mimulus tigrinus f. calycanthemus, eines der Individuen mit normalem Kelch, welche aus den gekauften *Calycanthemus*-Samen neben vielen Individuen mit petaloidem Kelch gezogen worden waren (p. 476); selbstbestäubt.

Es wurden 49 Pflanzen aufgezogen. 46 hatten ganz normale Kelche, 3 waren jedoch *f. calycanthemus*, und zwar 2 „ziemlich schöner" und 1 sogar „sehr schöner". An der Färbung der Blüten waren diese 3 Individuen nicht als Eindringlinge erkennbar.

Wenn wir zunächst von einzelnen Ausnahmen absehen, stimmt das Ergebnis der fünf Versuche ganz zu der Annahme, daß auch bei *Mimulus* der *Calycanthemus*-Kelch über den normalen Kelch dominiert, also das anomale, neue Merkmal über das alte, daß die betreffenden Anlagen ein Paar bilden, und daß dieses typisch spaltet. Versuch I und II zeigen die erste Generation des Bastardes, die, in verschiedener Ausbildung, den petaloiden Kelch zeigt. Bei Versuch III und IV waren die verwendeten Individuen der *f.*

calycanthemus nicht rein, sondern selbst schon Bastarde, Heterozygoten, entstanden aus der *Calycanthemus*-Sippe und der typischen Sippe, so daß die Hälfte der Pollenkörner (Vers. III), resp. Eizellen (Vers. IV) die eine Anlage, die Hälfte die andere Anlage enthielt, und so die Hälfte der Nachkommen den normalen, die Hälfte den petaloiden Kelch zeigen mußte (weil beide Male das andere Elter den rezessiven Charakter besaß). Die Individuen mit normalem Kelche endlich, die bei der ersten Aussaat (p. 476) unter den *Calycanthemus*-Pflanzen auftraten, mußten dann Homozygoten mit dem rezessiven Merkmal sein, die in der vorigen Generation aus solchen Heterozygoten, wie sie Versuch III und IV kennen lehrte, durch Selbstbestäubung hervorgegangen waren; Versuch V zeigt ihre Nachkommenschaft: sie ist (annähernd) konstant.

Dies Bild wird, wie bei den parallelen Versuchen mit *Campanula medium*, etwas getrübt durch das Auftreten einzelner abweichender Individuen fast in jedem Versuch. Einerseits fanden wir Individuen mit normalem Kelch unter lauter *Calycanthemus* (Vers. I: 2,3 %, Vers. II: 0,47 %), anderseits *Calycanthemus* unter lauter Individuen mit typischem Kelch (Vers. V: 6 %). Bei Versuch III und IV konnten sich derartige Ausnahmen naturgemäß nicht verraten: sie mögen trotzdem versteckt vorhanden gewesen sein. Vielleicht sind die Exemplare mit normalem Kelch bei Vers. I und II aber gar keine richtigen Ausnahmen, sondern nur extrem schlechte *Calycanthemus*-Exemplare; auch ist es möglich, wenngleich nicht wahrscheinlich, daß Versehen unterlaufen sind. Ehe deshalb bei einer Wiederholung diese Möglichkeit ganz ausgeschlossen ist, will ich auf die Ausnahmen noch nicht näher eingehen. Da die Versuche so wie so fortgesetzt werden, wird sich in einiger Zeit Gelegenheit geben, auch darauf zurückzukommen[1]).

Die Ergebnisse.

Sehen wir von den eben genannten einzelnen, in ihrer Bedeutung noch zweifelhaften Individuen ab, so können wir zusammenfassend sagen:

Sowohl bei *Campanula medium* als bei *Mimulus tigrinus* haben die Versuche ergeben, daß beim Bastard

1) Ich will nur anmerkungsweise hervorheben, daß das „Spalten" der Heterozygoten die Annahme ausschließt, es handle sich um „Mutationskreuzungen" im Sinne de Vries' (Mutationstheorie, Bd. II, p. 396).

1. der anomale, petaloide Kelch über den normalen Kelch dominiert,

2. die Nachkommenschaft spaltet, also

3. die sicher neu, progressiv entstandene Anlage für die Anomalie über die alte Anlage für den normalen Zustand dominiert und mit derselben ein wirkliches Paar bildet.

Das Verhalten ist also ganz das gleiche, wie bei den früher erwähnten Hühnerbastarden Batesons[1]) (vgl. p. 462).

Man könnte der Theorie der unisexuellen und bisexuellen Vererbung zu Liebe in den normalen Sippen, in unseren Fällen also jenen mit grünem Kelch, eine latente *Calycanthema*-Anlage annehmen, mit der die aktive der calycanthen Sippen ein Anlagenpaar im Sinne de Vries' bilden würde. Daß diese Latenz auf retrogressivem Wege aus der aktiven *Calycanthema*-Anlage zustande gekommen sei, die *f. typica* also eine retrogressive Mutante der *f. calycanthema* wäre, ist nach dem früher (p. 467) angeführten ganz ausgeschlossen. Es bliebe also nur die Annahme übrig, es handle sich bei der *f. typica* um die Latenz der *Calycanthema*-Anlage in der Prämutationszeit, in der Zeit vor dem Sichtbarwerden[2]). Dafür, daß sich die *f. typica* allgemein in diesem „mutabeln" Zustand befindet, haben wir aber keine Anhaltspunkte. Dann zeigen die entsprechenden, von de Vries studierten Bastarde der *Oenothera* (wo die Mutterart *O. Lamarckiana* mit ihrer „mutablen" Anlage und die Mutante mit ihrer aktiven Anlage verbunden wurden), bekanntlich ein ganz anderes Verhalten, „spalten" vor allem nicht. Endlich kann ja auf diesem Wege jede progressive Mutation in eine retrogressive umgewandelt werden, wenn es gerade

---

1) Neuerdings gibt Bateson an (Adress to the Zoolog. Section; Brit. Assoc. f. the Adv. of Science, Cambridge 1904, p. 11 des S.-A.), daß der Fuß mit der Extrazehe ausnahmsweise rezessiv sein kann. Bei dem weiteren, dort angegebenen Fall, in dem ein phylogenetisch neueres Merkmal dominiert (braunbrüstiger *Gallus bankiva* gegenüber schwarzbrüstigem) entzieht sich meiner Beurteilung, ob das neue Merkmal absolut sicher auch das höherstehende ist. [Das gilt auch für den Fall beim Meerschweinchen, den Castle in einer erst während der Drucklegung mir zugekommenen Abhandlung (Heredity of Coat Charakters in Guinea-Pigs and Rabbits, Papers of the Station for Experimental Evolution at Cold Spring Harbor, New York, No. 2, Febr. 05) beschrieben hat (Dominanz der rosettenartigen Behaarung über die glatte).]

2) Die „Prämutationszeit" ist schon von Nägeli (Mechan.-physiol. Theorie der Abstammungslehre, p. 183 u. f.) eingehend erörtert worden, den Namen hat aber bekanntlich erst de Vries geschaffen.

wünschenswert erscheint. Auch dieser letzte Ausweg scheint mir deshalb verschlossen zu sein.

Die Zahl der Ausnahmen von der Regel, daß nur retrogressiv (oder degressiv) entstandene Sippen mit ihren Stammformen mendelnde Bastarde bilden, wird sich leicht vergrößern lassen, wenn das gegenseitige Verhältnis der Sippen auch nicht immer so klar liegt, wie bei den von uns untersuchten Fällen. So dürfte auch der von de Vries studierte mendelnde Bastard zwischen der von ihm entdeckten *Oenothera brevistylis* und der (dominierenden) *O. Lamarckiana* hierher gehören. Wenn er den Merkmalskomplex, der die *O. brevistylis* charakterisiert, durch Latentwerden der korrespondierenden Merkmale der *O. Lamarckiana* zustande kommen läßt, so leuchtet das für den halboberständigen Fruchtknoten der *O. brevistylis* ja sehr ein; die damit verbundene, fast vollkommene Sterilität des Gynaeceums zeigt aber doch wohl, daß die *O. Lamarckiana* früher nie wirklich so ausgesehen haben kann, wie die *O. brevistylis* jetzt aussieht, und das müßte sie doch, falls die *O. brevistylis* nur durch Latentwerden aktiver Anlagen der *O. Lamarckiana* oder das Aktivwerden latenter zustande gekommen wäre. — Auch die Blütenfüllungen dürften hierher gehören.

Die Dominanz des petaloiden Kelches über den normalen lehrt ferner, daß das phylogenetisch jüngere Merkmal über das ältere dominieren kann, daß also die Regel, die das ältere dominieren läßt, nicht allgemein gültig sein kann, obschon es ja sicher ist, daß sie in vielen anderen Fällen gilt. Es läßt sich nun unschwer eine Formel finden, die beiderlei Verhalten in sich begreift.

Wenn wir die phylogenetische Entwicklung als ein Ansteigen vom Einfacheren zum Komplizierteren auffassen dürfen — und die reduzierten Sippen bilden ja nur scheinbare Ausnahmen —, können wir nämlich sagen: Das Merkmal der höher stehenden Sippe dominiert über das korrespondierende Merkmal der tiefer stehenden. Wir vermeiden damit alle Zweideutigkeit, die in der Unterscheidung von „neuer“ und „jünger“ liegen würde.

Entsteht eine Sippe progressiv, so ist das neue Merkmal zugleich das höher stehende, entsteht sie retrogressiv (oder degressiv) durch Latentwerden eines aktiven Merkmales (oder Aktivwerden eines latenten), so ist das neue Merkmal das phylogenetisch tiefer stehende[1]). Ist nun das neue Merkmal nach

1) Vgl. dazu die Anmerkung 5 auf p. 460.

progressiver Sippenbildung dominierend, nach retrogressiver (oder degressiver) rezessiv, so dominiert eben im Grunde stets dasselbe Merkmal, das höher stehende (jüngere), und das tiefer stehende ist rezessiv. — Dabei erhalten wir im sogenannten „biogenetischen Grundgesetz" ein Mittel zur Bestimmung des gegenseitigen Alters und damit des gegenseitigen Verhaltens, das, so unsicher es auch sein mag, doch immer noch besser ist als der Zirkelschluß: Ein Merkmal ist rezessiv, weil es retrogressiv entstanden ist, und: Ein Merkmal ist retrogressiv entstanden, weil es rezessiv ist.

Die neue Formel schließt alle Fälle, die zu der alten wirklich stimmen, in sich, und dazu Ausnahmen, wie die in dieser Arbeit neu festgestellten; ferner das Dominieren der *f. typica* über die *f. cryptosperma* beim Mais, der *Datura Tatula* über die *D. Stramonium*, der Kapuze der Löffelgerste, des Fußes mit der Extrazehe und der anomalen Kämme bei den Hühnerbastarden Batesons (p. 459). Ein Teil der Fälle scheint sich aber auch ihr nicht fügen zu wollen. So dominiert zB. bei den Endospermbastarden der *Zea Mays* das Merkmal „Stärke" über das Merkmal „Dextrin", obschon es wohl unzweifelhaft ist, daß der Stärkegehalt des Endosperms das ältere, der Dextringehalt das jüngere Merkmal ist. Daß das ontogenetisch so ist, habe ich seinerzeit gezeigt[1]), und auch phylogenetisch läßt sich kaum etwas anderes annehmen, obwohl man bis jetzt die „Defarination" der „Depigmentation" und „Denudation" gleich gestellt hat[2]). Eine andere Ausnahme bildet der Bastard *Chelidonium majus* + *C. laciniatum*[3]), in dem *C. laciniatum* rezessiv ist, obwohl es kaum als Rückschlag aufgefaßt werden kann, oder der Bastard *Polemonium coeruleum f. album* + *P. flavum*[4]), wo die gelbe Färbung der *Flavum*-Blumenkrone rezessiv ist[5]).

---

1) Correns, C., Bastarde zwischen Maisrassen usw. Bibl. Botan., Heft 53, p. 89 (1901).

2) de Vries, H., zB. Mutationstheorie, Bd. II, p. 147 (1903).

3) de Vries, H., zB. Mutationstheorie, Bd. II, p. 156 (1903). Der Erklärungsversuch auf p. 203, *Ch. majus* sei gleich *Ch. laciniatum* plus einem unbekannten Faktor, ändert hieran nichts, denn auch so bliebe *Ch. laciniatum* ein Durchgangsstadium für *Ch. majus*, also älter (tieferstehend).

4) Correns, C., Weitere Beiträge zur Kenntnis der dominierenden Merkmale usw. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XXI, p. 198 (1903).

5) Wie weit die Merkmale, die Standfuß (p. 458) bei seinen Schmetterlingsbastarden untersuchte, als progressiv oder retrogressiv entstanden aufzufassen sind, wie weit seine Befunde also zu der neuen Formel stimmen oder nicht, entzieht sich meiner Beurteilung.

Die neue Formel ist also vielleicht nichts als eine weitere Annäherung an die allgemein gültige. Denn daß ein Gesetz bestimmt, welches Merkmal dominiert, unterliegt mir so wenig einem Zweifel, als daß ein solches das Spalten oder Nichtspalten bestimmt, — wenn wir es auch nicht kennen.

Leipzig, Botanisches Institut, 22. Januar 1905.

Figuren-Erklärung.

Tafel V.

Sämtliche Figuren sind auf $^3/_4$ der Naturgröße verkleinert; die Färbung der Kronen und petaloiden Kelchteile wurde als belanglos weggelassen.

Figur 1—5: *Campanula medium.*

Figur 1. *C. medium f. typica.*
Figur 2. *C. m. f. calycanthema,* „ziemlich schlecht".
Figur 3. *C. m. f. calycanthema,* „ziemlich gut".
Figur 4. *C. m. f. calycanthema,* „gut".
Figur 5. *C. m. f. calycanthema,* „sehr schön".

Figur 6: *Mimulus luteus.*

Figur 6. *M. (luteus) tigrinus calycanthemus,* „schön".

1.
2.
3.
4.
5.
6.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 41

Autor(en)/Author(s): Correns Carl Erich

Artikel/Article: Einige Bastardierungsversuche mit anomalen Sippen und ihre allgemeinen Ergebnisse. 458-484