

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie [Abt. CORRENS], Berlin-Dahlem.)

## Die Selbststerilität der Blütenpflanzen und ihre züchterische Bedeutung.

Von **Friedrich Brieger.**

Unter der Bezeichnung *Selbststerilität* werden meist eine Reihe verschiedener Erscheinungen zusammengefaßt. Wir wollen uns jedoch im folgenden auf diejenigen Fälle beschränken, in denen der an sich vollkommen funktionsfähige Pollen eines Individuums sich auf den Narben oder in den Griffeln der Blüten der gleichen Pflanze nicht in normaler Weise entwickeln kann, so daß eine Befruchtung der ebenfalls vollkommen funktionsfähigen Eier nicht erfolgt<sup>1</sup>.

Durch diese Abgrenzung scheiden wir zunächst einmal alle diejenigen Fälle aus der Diskussion aus, in denen ein Individuum nicht selbstbefruchtet werden kann, weil der Pollen oder die Eier oder beide dauernd funktionsunfähig sind. Die Prüfung der Funktionsfähigkeit erfolgt hierbei durch Kreuzungen. Eine in dem oben definierten Sinne selbststerile Pflanze erweist sich in Kreuzungen in der Regel als kreuzungsfertig, und zwar sowohl als männlicher wie auch als weiblicher Kreuzungspartner. Liegt dagegen eine vollkommene Funktionsunfähigkeit der männlichen oder der weiblichen oder auch beider Arten von Geschlechtszellen vor, dann ist das betreffende Individuum nicht nur selbst-, sondern auch unter allen Umständen kreuzungssteril.

Ferner sollen die Fälle nicht berücksichtigt werden, in denen durch Besonderheiten des Blütenbaues eine Selbstbestäubung bereits verhindert wird. Es sind viele Fälle bekannt, in denen eine Übertragung des Pollens einer Blüte auf die eigene Narbe durch räumliche Hindernisse, durch die Anordnung der einzelnen Organe der Blüte, oder durch einen verschiedenen Zeitpunkt der Geschlechtsreife der männlichen und weiblichen Organe unmöglich gemacht wird.

Wir werden im folgenden auch Fälle von *Kreuzungssterilität* bei selbststerilen Arten zu besprechen haben. Wir wollen hierbei den Be-

griff Kreuzungssterilität ebenso abgrenzen wie eingangs den Begriff Selbststerilität. Eine Verbindung zweier Pflanzen wollen wir also dann als kreuzungssteril bezeichnen, wenn trotz des Vorhandenseins normal funktionsfähiger Geschlechtszellen eine Befruchtung nach erfolgter Bestäubung nicht zustande kommt.

### Physiologie der Selbststerilität.

Der normale Entwicklungsgang, der zu der Befruchtung der Blütenpflanzen führt, besteht darin, daß der Pollen, nachdem er durch den Wind, durch Insekten oder andere Transportmittel auf den empfängnisfähigen Teil der Narbe gebracht worden ist, dort zu einem Schlauche auskeimt, in den die Geschlechtskerne aus dem Pollenkorn hineinwandern (vgl. Abb. 1).

Der Schlauch wächst dann in einem meist besonders ausgebildeten Gewebestrang, dem Leitgewebe, bis in die Fruchtknotenhöhle hinunter. Es schiebt sich zwischen Narbe und Fruchtknoten meist noch ein besonderes Zwischenstück, der Griffel, dessen Leitgewebe der Pollenschlauch auch durchwachsen muß.

Wie lang der Weg ist, der hierbei im ganzen zurückgelegt werden muß, hängt von dem Bau der Blüten ab, da der Pollenschlauch annähernd geradlinig vorwärts wächst. Bei den meisten Getreidearten mißt dieser Weg nur nach Millimetern. Beim Mais ist dagegen der empfängnisfähige Teil der Narbe mehrere Dezimeter von der Fruchtknotenhöhle entfernt.

Wenn die Pollenschläuche schließlich die Fruchtknotenhöhle erreicht haben, dann müssen sie noch die in den dort befindlichen Samenanlagen einzeln gelegenen Eier auffinden. Während das Wachstum der Pollenschläuche im

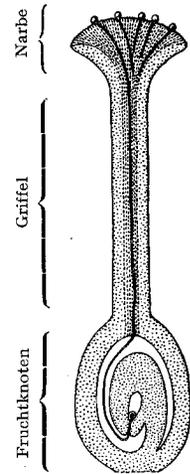


Abb. 1. Schema eines Fruchtknotens mit einer Samenanlage.

<sup>1</sup> Eine ausführliche Behandlung dieser Art der Selbststerilität gibt LEHMANN in dem entsprechenden Abschnitt des Handbuches der Vererbungslehre, herausgegeben von BAUR und HARTMANN. Lieferung 4. 1928.

Leitgewebe in der Richtung des geringsten Widerstandes, d. h. in diesem Falle immer in der Längsrichtung erfolgt, werden die Schlauchspitzen in der Fruchtknotenhöhle von den Samenanlagen chemotropisch angelockt.

Von diesen drei verschiedenen Phasen der Pollenschlauchentwicklung interessieren uns bei der Besprechung der Selbststerilität nur die beiden ersten. In allen bisher untersuchten Fällen gilt die Regel, daß — abgesehen von manchen Artkreuzungen — jeder Pollenschlauch, der einmal die Fruchtknotenhöhle erreicht hat, auch von den Samenanlagen chemotropisch angelockt wird, daher die Eier auffindet und sie befruchtet.

Über die Physiologie der *Keimung des Pollens* liegt zwar eine große Zahl von Untersuchungen vor, jedoch ohne daß sich irgendeine allgemeine Regel darüber aufstellen ließe, welche Bedingungen unbedingt erfüllt sein müssen. In manchen Fällen genügt die Anwesenheit eines bestimmten Feuchtigkeitsgrades, um den Pollen zur Keimung zu bringen. In anderen Fällen sind außerdem bestimmte organische Verbindungen bekannter Konstitution wie Zucker erforderlich. Manchmal müssen schließlich bestimmte, von der Narbe produzierte Stoffe auf die Pollenkörner einwirken, wenn eine normale Keimung eintreten soll.

BURKILL (1894) und JOST (1907) untersuchten die Selbststerilität einiger Leguminosen (*Medicago sativa* und *Cytisus Laburnum*), bei denen man beobachten kann, daß die Narbe in der unberührten Blüte in Blütenstaub eingebettet ist, ohne daß eine Selbstbefruchtung stattfindet. Besonders JOST zeigte ausführlich, daß hier eine Pollenkeimung immer nur dann eintritt, wenn auf irgendeine Weise die Narbenoberfläche zerstört wird, was in der Natur gewöhnlich durch Insekten, die die Blüten besuchen, bewirkt wird. Solange sie intakt ist, ist die Pflanze sowohl selbst- wie kreuzungssteril. Sobald sie zerstört ist, ist die Pflanze dagegen sowohl selbst- wie kreuzungsfertil. Es ist nicht ausgeschlossen, daß der Selbststerilität des roten Klees die gleiche anatomische Besonderheit zugrunde liegt.

Beim Lein und einigen anderen selbststerilen Arten vermag auch auf der empfängnisfähigen Narbe der eigene Pollen nicht auszukeimen. Wir müssen hier annehmen, daß Pollen und Narbe Stoffe enthalten, die für das Individuum spezifisch sind, und die wir daher mit JOST als Individualstoffe bezeichnen. Diese sind so aufeinander abgestimmt, daß sie nach einer Selbstbestäubung die Keimung verhindern. Wenn der

Pollen auf die Narbe eines anderen Individuums gebracht wird, dann können wir feststellen, daß die Anwesenheit verschiedener Individualstoffe in Pollen und Narbe die Keimung nicht beeinflußt.

Ganz besonders auffallend sind die Verhältnisse bei einigen selbststerilen Orchideen nach den Untersuchungen von F. MÜLLER (1869) und HURST (1898). Diese Arten sind, soweit die Untersuchungen reichen, vollkommen kreuzungsfertil. Werden die Blüten jedoch mit dem Pollen aus derselben oder einer anderen Blüte des gleichen Individuums belegt, so macht sich eine auffallende Wechselwirkung zwischen Pollen und Narbe bemerkbar: beide sterben unter gleichzeitiger Verfärbung ab, worauf die ganzen Blüten verwelken.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der selbststerilen Arten keimt jedoch der Pollen in ganz normaler Weise auf den Narben auch nach einer Selbstbetäubung, aber das *Wachstum der Pollenschläuche* ist gehemmt, so daß diese die Fruchtknotenhöhle mit den Samenanlagen nicht vor dem Verwelken der Blüte erreichen.

Die Wachstumskurve eines Pollenschlauches bei normaler Entwicklung ist eine einfache Exponentialkurve (Abb. 2, F). Tragen wir in einem rechtwinkligen Koordinatensystem den vom Schlauch zurückgelegten Weg als Ordinate und die hierzu erforderliche Zeit als Abszisse auf, dann erhalten wir eine Kurve, die erst langsam und dann immer steiler ansteigt. Ob dabei schließlich eine konstante Maximalgeschwindigkeit erreicht wird, ist für uns hier nicht von Interesse.

Die Wachstumskurve selbststeriler Pollenschläuche erscheint demgegenüber als eine Hemmungskurve“ (Abb. 2, S. 103). Die Wachstumsgeschwindigkeit bleibt dauernd hinter der normalen zurück. Die Beschleunigung ist immer geringer als bei den „fertilen“ Pollenschläuchen. Sie kann auch ganz fehlen, so daß das Wachstum stetig und die Wachstumskurve eine Gerade wird. Die Hemmung des Wachstums kann aber schließlich so stark sein, daß die Wachstumsgeschwindigkeit abnimmt und das Wachstum schließlich ganz sistiert wird. Die Wachstumskurve biegt dann allmählich in eine der Ordinate nach parallele Richtung um.

Diese Verhältnisse soll die Abb. 2 illustrieren. In dieser sind die Kurven der „fertilen“ Pollenschläuche mit *F*, die der „selbststerilen“ mit *S* bezeichnet.

Abb. 2 veranschaulicht die Wachstumskurven bei der selbststerilen Art *Nicotiana Sanderae*, die EAST und seine Mitarbeiter PARK

(1918) und BRIEGER (1927) genauer untersuchten. Die Hemmung des Wachstums nach einer Selbstbestäubung ist beim Vergleich der *F*-Kurve mit den verschiedenen *S*-Kurven deutlich zu erkennen. Die drei *S*-Kurven stammen von drei Individuen, die genetisch verschiedenen Sippen angehören, bei denen das Ausmaß der Hemmung sehr verschieden ist. Bei dem mit  $L_1$  bezeichneten Individuum ist die Hemmung recht gering, und die Kurve *S* ( $L_1$ ) unterscheidet sich nicht sehr stark von der fertilen Kurve *F*. Bei der Pflanze  $Sa_9$  ist die Hemmung dagegen so stark, daß die Wachstumskurve fast eine Gerade ist. Die Pflanze  $Al_2$  nimmt eine Mittelstellung ein.

Wodurch diese Hemmung des Wachstums bedingt wird, darüber läßt sich auf Grund dieser Kurven allerdings nichts aussagen. Wir wissen jedoch, daß zwischen dem keimenden Pollen und den wachsenden Pollenschläuchen einerseits, dem Leitgewebe andererseits ein Stoffaustausch stattfindet. An diese Feststellung anknüpfend, können wir uns dann mit JOST (1907) und EAST (1926) die folgenden Vorstellungen über die Verhältnisse bei den selbststerilen Pflanzen machen:

Die Keimung des Pollens oder das Wachstum der Pollenschläuche wird durch besondere spezifische Stoffe kontrolliert, die im Leitgewebe und im Pollen bzw. den Pollenschläuchen vorhanden sind, und die miteinander in

die chemische Beschaffenheit dieser Stoffe und darüber, ob die beiden für die einzelnen Individuen spezifischen Stoffpartner der männlichen

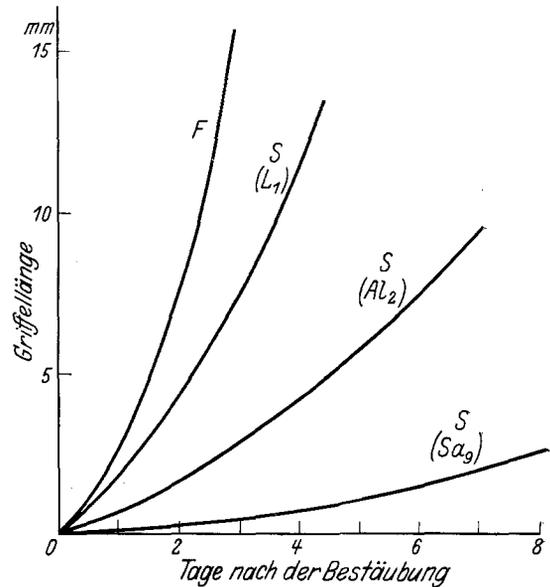


Abb. 2. Wachstumskurven fertiler (*F*) und steriler (*S*) Pollenschläuche von *Nicotiana glauca* (nach Brieger 1927).

und weiblichen Elemente etwa identisch sind oder nicht, können wir heute nichts Sicheres aussagen.

Auch darüber, ob die Hemmungsstoffe der verschiedenen Individuen quantitativ oder qua-

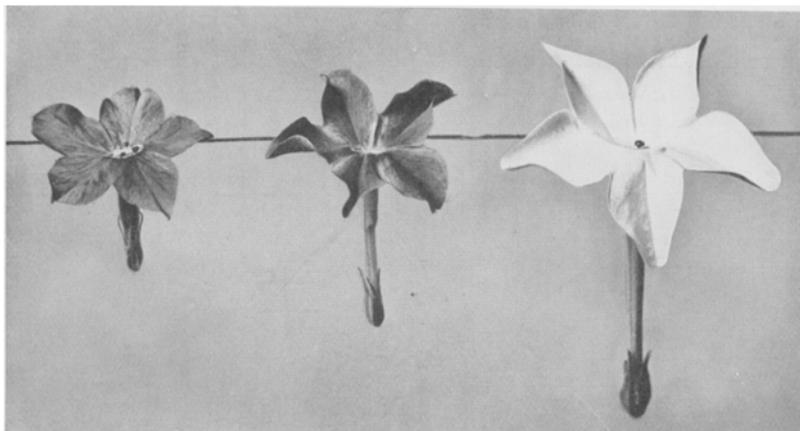


Abb. 3. a *N. Forgetiana*;

b *N. glauca*;

c *N. alaba*.

Wechselwirkung treten. Nach einer Selbstbestäubung kommen Stoffarten oder Stoffmengen aus Pollen und Leitgewebe zusammen, die so aufeinander abgestimmt sind, daß die Entwicklung des Pollens gehemmt wird. Über

litativ spezifisch verschieden sind, wissen wir nichts Sicheres. JOST (1907) hatte sich für die zweite Möglichkeit entschieden, aber ein zwingender Beweis liegt bisher in keiner Richtung vor.

In einem anderen Punkte können wir jedoch mit EAST (1926) noch weiter gehen. EAST ging von der alten Beobachtung aus, daß „fertile“ und „sterile“ Pollenschläuche nebeneinander unbeeinflusst, der eine langsam, der andere schnell, in demselben Leitgewebe wachsen können, wenn die Narbe mit einem entsprechenden Pollengemisch belegt war. Die Reaktion zwischen dem Hemmungsstoff des Leitgewebes und des Pollenschlauches erfolgt danach nicht im Leitgewebe, sondern im Pollenschlauch, so daß dadurch nur das Wachstum des betreffenden Pollenschlauches beeinflusst wird, aber nicht allgemein etwas über die Wachstumsbedingungen im Leitgewebe entschieden wird.

Zwischen dem Ausmaß der Hemmung des Pollenschlauchwachstums und der Länge des Weges, die der Schlauch zu durchwachsen hat, um von der Narbe bis zu den Samenanlagen vorzudringen, besteht bei der genauer untersuchten *Nicotiana Sanderae* und wohl auch sonst kein Zusammenhang. In Abb. 3 sind die Blüten der Sippen abgebildet, bei denen das Wachstum der Pollenschläuche genauer untersucht wurde (vgl. die Kurven Abb. 2). Die stärkste Hemmung des Wachstums wurde in den kleinsten Blüten gefunden (Abb. 3a). Ein mittlerer Hemmungsgrad fand sich in der Sippe mit den größten Blüten (Abb. 3c), und eine schwache Hemmung bei den mittelgroßen Blüten (Abb. 3b).

#### Unvollkommene Selbststerilität oder Pseudofertilität.

Bei fast allen selbststerilen Arten kann man die Beobachtung machen, daß die Selbststerilität nicht vollkommen ist, sondern daß einzelne Blüten, Individuen oder ganze Sippen eine schwächere oder stärkere Selbstfertilität aufweisen, oder, wie wir mit EAST sagen, daß sie mehr oder minder *pseudofertil* sind.

Die Pseudofertilität kann sowohl phaenotypisch wie auch genotypisch bedingt sein.

Eine sehr weit verbreitete Form der phaenotypischen Pseudofertilität ist die *Alters-Pseudofertilität*. Wir können bei verschiedenen Arten feststellen, daß der Grad der Selbststerilität sich mit dem Entwicklungsalter ändert. Bei manchen Arten sind junge Triebe besonders selbststeril, ältere dagegen mehr oder weniger pseudofertil, während bei anderen Arten die Dinge gerade umgekehrt liegen. Wir verstehen hierbei unter den Bezeichnungen „alt“ und „jung“ nicht das absolute, nach Tagen oder Monaten berechnete Alter, sondern den Entwicklungszustand. Die Triebe einer alten

Pflanze, die zum zweiten Male austreibt, würden wir danach als „junge“ Triebe zu bezeichnen haben.

Wenn wir die Nachkommen solcher pseudofertilen Zweige nach einer Selbstbestäubung aufziehen, dann zeigt es sich, daß diese Pseudofertilität nicht vererbt wird, sondern daß der Sterilitätsgrad bei den Nachkommen ebenso wieder mit dem Entwicklungsalter schwankt wie bei dem Elterindividuum.

Um eine solche Alters-Pseudofertilität handelt es sich vermutlich bei der Fertilität der Seitentriebe der Zuckerrübe, über die wir bei mehreren Autoren die Angabe finden, daß die Blüten an den Nebentrieben selbstfertiler sind als die der Haupttriebe.

Beim Roggen fand HERIBERT-NILSSON (1926) bei manchen Individuen rein phaenotypische Pseudofertilität, ohne daß die Gründe für ihr Auftreten festgestellt werden können. Innerhalb stark selbststeriler Rassen dieser Kulturpflanze, die bei räumlicher Isolierung der einzelnen Individuen voneinander, also bei natürlicher Selbstbestäubung unter Ausschluß jeder Fremdbestäubung, durchschnittlich nur etwa 0—5% des maximalen Kornansatzes gaben, fand sich z. B. ein Individuum mit einem Kornansatz von 14,8%. Die Nachkommen dieser einen relativ pseudofertilen Pflanze waren aber wieder sämtlich hochgradig steril. Ihr durchschnittlicher Kornansatz betrug 0,5%. Im Maximum fand sich ein Ansatz von nur 1,1%.

Die leichte Modifizierbarkeit der Selbststerilität ist vom physiologischen Standpunkt nicht so verwunderlich, wenn wir uns daran erinnern, daß meistens die Selbststerilität auf einer Beeinflussung der Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche beruht. Derartige Wachstumsprozesse sind ja von den Außenbedingungen sehr weitgehend abhängig. Wenn wir noch einmal die Kurven in Abb. 2 betrachten, dann sehen wir, daß bereits eine verhältnismäßig geringfügige Verschiebung der Wachstumskurve der selbststerilen Pollenschläuche zu einer Pseudofertilität führen kann.

Die drei Kurven in Abb. 2 lassen aber weiter noch verstehen, warum die Pseudofertilität bei verschiedenen Individuen verschieden sein kann. Die drei Individuen gaben unter annähernd den gleichen Außenbedingungen ganz verschiedene Kurvenbilder. Bei Pflanze  $L_1$  würde nun eine geringfügige Verschiebung der Kurve ein Zusammenfallen mit der Kurve der „fertilen“ Pollenschläuche hervorrufen. Bei der Pflanze  $A_2$  müßte diese Verschiebung bereits wesentlich größer sein und bei Pflanze  $Sa_1$  noch stärker.

Tatsächlich war auch die zuerst aufgeführte Pflanze  $L_1$  allein einigermaßen pseudofertil.

Diese drei Pflanzen sind jedoch Vertreter dreier Sippen von *Nicotiana Sanderae*, die sich in ihrem Pseudofertilitätsgrad unterscheiden. Wir haben es hier also mit einer erblichen, genotypisch bedingten Pseudofertilität zu tun. Es war bisher jedoch nicht möglich, die faktorielle Analyse der hier zugrunde liegenden Erbfaktoren durchzuführen. Soviel scheint jedoch sicher zu sein, daß es sich um mehrere recessive Pseudofertilitätsfaktoren handelt.

In einem anderen Falle konnte die Analyse einer genotypisch bedingten, sehr ausgesprochenen Pseudofertilität bei dieser *Nicotiana*-Art weitergeführt werden. BRIEGER (1926, 1927) fand in einer Population von mehreren 1000 Individuen, die alle selbststeril waren, eine Pflanze, die so pseudofertil war, daß sie nach einer Selbstbestäubung fast die gleiche Samenanzahl gab wie nach einer fertilen Kreuzbestäubung. Die Nachkommen dieser Pflanze spalteten jedoch wieder in selbststerile und selbst fertile Individuen auf. Es scheint sich hier um ein einfaches Pseudofertilitäts-Gen zu handeln, das durch eine einmalige Mutation entstanden war. Es wurden nun heterozygote pseudofertile Individuen mit selbststerilen Individuen verschiedener Sippen gekreuzt. In den Nachkommenschaften trat jedoch nicht immer, wie erwartet, eine Spaltung in pseudofertile und selbststerile Individuen auf. Nach der Kreuzung mit einem hochgradig selbststerilen Individuum fanden sich in der nächsten Generation nämlich nur selbststerile Pflanzen, in einer anderen Kreuzung mit einer schwach pseudofertilen Pflanze traten auch einige pseudofertile Pflanzen auf, und erst in einer dritten Kreuzung mit einer auch etwas pseudofertilen Pflanze fand sich die erwartete Aufspaltung. Die Erklärung für dieses auffallende Verhalten sehe ich darin, daß der dominante Pseudofertilitätsfaktor je nach den sonst noch vorhandenen Faktoren epistatisch oder hypostatisch ist.

Das Vorkommen genotypischer Pseudofertilität hat HERIBERT-NILSSON auch bei dem gewöhnlich selbststerilen Roggen zeigen können. „Den entscheidenden Beweis dafür, daß man innerhalb des Roggens einzelne in hohem Grade selbstfertile Pflanzen hat, aus denen selbstfertile Rassen herangezüchtet werden können, habe ich auch erbringen können. In drei Fällen habe ich mit Sicherheit derartige Sippen isolieren können. Auch eine vierte Pflanze scheint allem Anschein nach dieser Kategorie anzugehören“ (HERIBERT-NILSSON 1926). Der durchschnitt-

liche Kornansatz war in diesen Linien sehr hoch. Er betrug 50—80% des maximalen Kornansatzes, erreichte also den durchschnittlichen Ertrag fremdbestäubten Petkuser Roggens.

Es sei hier auch noch an die Verhältnisse beim Kern- und Steinobst erinnert, bei dem ja die Selbststerilität sehr verbreitet ist. Die einzelnen Sorten unterscheiden sich jedoch oft durch die Stärke der Selbststerilität. Wenn auch bisher erst eine geringe Zahl genauer Untersuchungen vorliegt, so läßt sich doch schon mit einiger Wahrscheinlichkeit sagen, daß diese verschiedene Pseudofertilität eine genotypische Basis besitzt.

Mit der Besprechung dieser Beispiele wollen wir uns begnügen. Ehe wir jedoch dieses Kapitel beschließen, sei noch an die Kreuzungsversuche zwischen selbststerilen Sippen oder Arten mit vollkommen selbstfertilen Rassen oder Arten, wie sie COMPTON (1913), EAST (1919) und BAUR (1919) durchgeführt haben, erinnert. In diesen Versuchen erwies sich die Selbstfertilität als das dominante Merkmal. Ob sie monofaktoriell oder polymer bedingt war, steht noch nicht ganz fest.

Für den Züchter wird die phänotypische Pseudofertilität kaum eine Bedeutung haben, da zur Zeit keine Aussicht besteht, die auslösenden Faktoren in einer Weise genau zu erfassen, die eine experimentelle Hervorrufung der Pseudofertilität gestatten würde. Von großer Wichtigkeit für die züchterische Praxis ist dagegen das Studium und die experimentelle Erfassung der Erbfaktoren, die die genotypische Pseudofertilität determinieren. Wir kommen auf diese Fragen noch einmal zurück.

#### Die Vererbung der Selbststerilität.

Lange Zeit galt es als eine gesicherte Tatsache, daß die Selbststerilität eines Individuums mit einer unbegrenzten Kreuzungsfertilität der verschiedenen Individuen der gleichen Art gepaart sei. DARWIN (1876) vertrat diese Auffassung besonders nachdrücklich. Er erklärte, daß „jede selbststerile Pflanze mit dem Pollen jedes beliebigen anderen Individuums unter 1000 oder gar 10000 Vertretern der gleichen Art befruchtet werden könne“. Obwohl bereits damals durch MUNRO Fälle von Kreuzungssterilität zwischen selbststerilen Individuen beschrieben worden waren, hat sich diese Auffassung allgemein verbreiten können. JOST (1907) formulierte sie in moderner Weise in seiner *Theorie der Individualstoffe*. Diese sollen, wie der Name sagt, für jedes Individuum spezifisch sein und nur die Selbstbefruchtungen der Individuen verhindern.

Es war das große Verdienst von CORRENS

(1912), durch einen einfachen Versuch den Nachweis erbracht zu haben, daß die Individualstoffhypothese gar keine oder doch wenigstens keine allgemeine Gültigkeit besitzt. Er kreuzte zwei selbststerile Individuen des Wiesenschaumkrautes miteinander und stellte fest, daß die Nachkommen dieser Individuen nicht nur selbststeril, sondern daß sie in bestimmten Verbindungen auch kreuzungssteril waren. Es ließen sich Gruppen von Nachkommen unterscheiden, die alle in den gleichen Kreuzungen steril bzw. fertil waren. Eine ähnliche Gruppenbildung wurde dann von einer ganzen Anzahl von Untersuchern, von CORRENS selbst, von EAST und LEHMANN und ihren Mitarbeitern, von SIRKS, STOUT u. a. bei den verschiedensten Arten festgestellt. Die Theorie der Individualstoffe hat damit endgültig ihre Alleingültigkeit verloren, und an ihre Seite ist die *Theorie der Gruppenstoffe* getreten.

Es ist jedoch überhaupt zweifelhaft, ob es berechtigt ist, die Individualstoffhypothese aufrecht zu erhalten. Abgesehen von einem einzigen Falle ist bei allen genauer untersuchten selbststerilen Pflanzen das Vorhandensein von Gruppenstoffen nachgewiesen worden. Nur bei der Saxifragazee *Tolmiea Menziesii* zeigte CORRENS (1928), daß in einer Kreuzung alle Geschwisterindividuen untereinander und mit den Eltern kreuzungsfertil sind, während sie andererseits sämtlich selbststeril sind. „So sieht es einstweilen ganz so aus“, schreibt hierzu CORRENS (1928, S. 768), „als ob hier (und wohl noch in anderen nicht weit genug untersuchten Fällen) die Vererbung gar keine Rolle bei dem Zustandekommen der Selbststerilität spielte, und wir die Individualstoffe JOSTS als Hemmungsstoffe vor uns hätten, also Stoffe, die nicht *Linien*, sondern wirklich *Individuen* eigen wären. Die Schwierigkeiten, die dieser Annahme entgegenstehen, sind aber so groß, daß ich die Überzeugung behalte, weitere Untersuchungen werden über kurz oder lang auch bei *Tolmiea* die Rolle der Vererbung beim Zustandekommen ihrer Selbststerilität nachweisen.“

Mit der Entdeckung des Vorhandenseins von Gruppenstoffen oder Linienstoffen, wie sie auch genannt werden, kam zu der bisher vorwiegend physiologischen Fragestellung eine genetische hinzu.

Die Ausbildung der Individualstoffe kann ja nur rein phaenotypisch determiniert werden.

Die Entstehung der verschiedenen Gruppenstoffe ist dagegen an eine genotypische Grundlage gebunden. CORRENS (1912) kam bei dem ersten genauer untersuchten Objekt, dem Wie-

senschaukraut (*Cardamine pratensis*), zu einer relativ einfachen mendelistischen Erklärung der Genetik der Gruppenstaffel. Dagegen fanden EAST und MANGELSDORF (1925, 1926) und LEHMANN'S Schüler FILZER (1926) durchaus andere Verhältnisse bei den Versuchspflanzen *Nicotiana Sanderae* und *Veronica syriaca*. Wir können daher mit CORRENS (1928) zwei verschiedene Arten der genotypisch determinierten Selbststerilität unterscheiden. Der für den Kreuzblütler *Cardamine* charakteristischer Erbgang soll als der *Cruciferentypus* im Anschluß an CORRENS und der für *Nicotiana* und *Veronica* festgestellte Erbgang nach der den beiden Gattungen gemeinsamen höheren systematischen Einheit als der *Personatentypus* bezeichnet werden.

Die Untersuchung anderer selbststeriler Arten, bei denen die Determinierung auch genotypisch erfolgt, vor allem verschiedener *Hemercallis*-arten durch STOUT (1926) und von *Verbascum phoeniceum* durch SIRKS (1926) konnte bisher nicht in so endgültiger Weise durchgeführt werden, daß die Einordnung in eine der beiden Typen oder die Aufstellung eines neuen Typus berechtigt wäre. Es ist aber durchaus nicht unwahrscheinlich, daß sich neben dem Cruciferen- und dem Personatentypus noch weitere Typen werden unterscheiden lassen.

Sowohl dem Cruciferen- wie dem Personatentypus ist ein wichtiger Punkt gemeinsam. In beiden Fällen wird die Ausbildung der Gruppenstoffe durch Glieder einer Serie multipler Allele bedingt. „Wir müssen die Existenz vieler Linien mit verschiedenen Hemmungsstoffen als gegeben hinnehmen, wie die vielen Linien einer Bohnenrasse JOHANNSENS, nur daß eben bei *Cardamine* (und ebenso bei *Nicotiana Sanderae* und *Veronica syriaca*) die Linien nicht rein vorkommen wie bei den Bohnen, sondern durcheinandergemischt infolge der Selbststerilität und der dadurch bedingten fortwährenden Bastardierung der Linien untereinander“ (CORRENS 1912). Bei *Veronica syriaca* sind bisher 12 Sterilitätsallele und entsprechend 12 Gruppenstoffe, bei *Nicotiana Sanderae* 14 Allele, bzw. Gruppenstoffe einwandfrei nachgewiesen. Es kann aber nicht zweifelhaft sein, daß diese Zahlen noch zu niedrig sind und daß sie bei Vermehrung des Ausgangsmaterials in den Versuchen noch beträchtlich steigen werden.

Wir wollen nun kurz die beiden Arten der genetischen Selbststerilität besprechen und dabei mit dem *Cruciferentypus* beginnen.

CORRENS kreuzte bei *Cardamine* zwei Individuen ♂ und ♀ miteinander, die je einen ak-

tiven Hemmungsstoff (B bzw. G) und einen inaktiven Hemmungsstoff (b bzw. g) enthielten. Da diese vier Gene Glieder einer Serie multipler Allele sind, kombinieren sie sich bei der Bastardierung beliebig untereinander, und wir erhalten in der Nachkommenschaft vier verschiedene Genotypen, die durch ihre Sterilitätsbeziehungen zu den beiden Eltern charakterisiert sind, wie die Tabelle 1 zeigt:

Tabelle 1.

Konstitution	Fertilität mit den Eltern	
BG	mit (♂) steril	mit (♂) steril
Bg	steril	fertil
bG	fertil	steril
bg	fertil	fertil

Sehr wichtig ist, daß das Verhalten des Pollens nur von der Konstitution des Individuums abhängt, auf dem er gebildet war, aber nicht von den Genen, die in jedem Pollenschlauch vorhanden sind. Die Sterilität wird also bereits *sporophytisch*, nicht erst gametophytisch determiniert. Denn Pollen mit dem Faktor b, welcher aus einer bG-Pflanze stammt, verhält sich beispielsweise anders wie der b-Pollen einer bg-Pflanze, obwohl sie beide genetisch die gleiche Struktur haben. Aber ihr Verhalten ist eben bereits durch die Stamm-pflanze eindeutig festgelegt.

Die Beziehungen der Nachkommen in den einzelnen Sterilitätsgruppen untereinander sind noch nicht in jeder Beziehung genügend analysiert. Es macht sich hierbei eine deutliche Pseudofertilität störend bemerkbar.

Der *Personaten-Typus* läßt sich in der folgenden Form charakterisieren: Das Wachstum der Pollenschläuche wird durch die Sterilitätsfaktoren  $S_1, S_2 \dots S_n$  bestimmt, die eine Serie von multiplen Allelen bilden. Enthält ein Pollenschlauch ein Allel dieser Serie, das auch in den Zellkernen des Leitgewebes der Narbe und des Griffels enthalten ist, dann wird er in seinem Wachstum gehemmt: die betreffende Verbindung ist steril. Sind dagegen verschiedene Allele anwesend, dann ist das Wachstum der Pollenschläuche ungehemmt: die Verbindung ist fertil.

Da jede diploide Pflanze immer zwei dieser Sterilitätsallele enthalten muß, sind die folgenden drei Kreuzungsarten möglich (vgl. Abb. 4).

Eine Pflanze bestimmter Konstitution, z. B. von der Konstitution  $S_1 S_2$  kann mit Pollen einer anderen Pflanze der gleichen Konstitution oder mit eigenem Pollen bestäubt werden. Das von

einer solchen heterozygoten Pflanze gebildete Pollengemisch enthält nur Pollenkörner mit den Faktoren  $S_1$  oder  $S_2$ , die auch in dem Leitgewebe der Griffel enthalten sind. Alle Pollenschläuche werden also in ihrem Wachstum gehemmt und die Verbindung ist steril (Abb. 4, links).

Wird eine Pflanze der gleichen Konstitution dagegen mit dem Pollen einer Pflanze ganz anderer Konstitution bestäubt, etwa einer  $S_3 S_4$ -

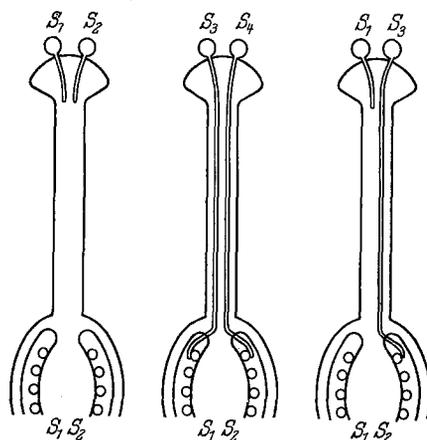


Abb. 4. Personaten-Typus. Schematische Darstellung des Pollenschlauchwachstums (nach Brieger 1927).

Pflanze, dann können alle Pollenschläuche ungehindert bis zu den Samenanlagen wachsen. Die Eier werden befruchtet, und die Verbindung ist restlos fertil (Abb. 4, Mitte).

Schließlich können wir die  $S_1 S_2$ -Pflanze mit dem Pollen einer Pflanze bestäuben, die einen Faktor, etwa den  $S_1$ -Faktor mit ihr gemeinsam hat, den anderen Faktor aber nicht und dafür etwa den Faktor  $S_3$  enthält. Die Hälfte der Pollenschläuche wird dann also den  $S_1$ -Faktor mit sich führen und in seinem Wachstum gehemmt sein, die andere dagegen wird normal bis zu den Eiern hinunterwachsen können (Abb. 4, rechts).

Wenn wir die Nachkommenschaften der drei Arten von Kreuzungen untersuchen, dann ergibt sich folgendes Bild:

Im Falle 1 werden die  $S_1$ - und die  $S_2$ -Eier der  $S_1 S_2$ -Pflanze überhaupt nicht befruchtet.

Im Falle 2 werden die  $S_1$ - und die  $S_2$ -Eier von  $S_3$ - und  $S_4$ -Pollenschläuchen befruchtet. Da die verschiedenen Gameten in gleicher Anzahl auftreten, so ergeben sich in der Nachkommenschaft vier gleichgroße Genotypenklassen, die dann ebensovielen Sterilitätsgruppen entsprechen:

$S_1 S_2 \times S_3 S_4 = S_1 S_3 + S_1 S_4 + S_2 S_3 + S_2 S_4$   
Keine der vier Klassen hat dieselbe Konstitution wie die Eltern. Sie sind also alle mit den Eltern reziprok fertil. Sie unterscheiden sich auch alle

untereinander durch je einen Faktor und sind daher auch untereinander kreuzungsfertil. Nur die Individuen jeder der vier Gruppen sind untereinander steril.

Im Falle 3 schließlich werden die  $S_1$ - und  $S_2$ -Eier nur durch  $S_3$ -Pollenschläuche befruchtet,



Abb. 5. „Coe's Violet“-Pflaume, A bestäubt mit Pollen der „Jefferson“-Pflaume, B geselbstet, C bestäubt mit Pollen der „Bryanstone Gage“-Pflaume (nach Crane 1927).

da ja die  $S_1$ -Pollenschläuche eliminiert werden. Wir erhalten daher nur zwei Genotypen in der Nachkommenschaft:

$$S_1 S_2 \times S_1 S_3 = S_1 S_3 + S_2 S_3$$

Es spaltet also in diesem Falle die Sterilitätsgruppe des Vaters und eine neue Gruppe heraus. Die Hälfte der Nachkommen ist mit dem Vater steril, während alle Nachkommen mit der Mutter fertil sind. Untereinander gruppieren sich die Individuen in zwei in sich sterile, miteinander kreuzungsfertile Gruppen.

Die Richtigkeit dieser Theorie konnte restlos sowohl bei *Nicotiana Sanderae* wie auch bei

*Veronica syriaca* bewiesen werden, indem Kreuzungen der eben besprochenen Art in großer Zahl genau analysiert wurden und immer die erwarteten Ergebnisse ergaben.

Ein weiterer Beweis für die Richtigkeit des Personatenschemas konnte bei *Nicotiana Sanderae* durch Ausnützung der Pseudofertilität erbracht werden. Es gelang EAST & MANGELSDORF (1927) auf diese Weise Individuen und ausgehend von diesen Sippen zu züchten, die für ein Sterilitätsallel homozygot waren. Wenn man eine normal heterozygote Pflanze etwa von der Konstitution  $S_1 S_2$  selbstet, dann muß sich ja die folgende Spaltung in der Nachkommenschaft ergeben:

$$S_1 S_2 (\text{selbst}) = S_1 S_1 + S_1 S_2 + S_2 S_2.$$

Diese homozygoten Individuen, die durch weitere Ausnützung der Pseudofertilität rein gezüchtet werden können, verhalten sich in Kreuzungen so, wie man es auf Grund der Theorie voraussagen kann. Als Beispiel wollen wir die Beziehungen der homozygoten Sterilitätsgruppen der eben besprochenen Kreuzung erläutern (Tab. 2).

Tabelle 2.

Gruppe	Mit $S_1 S_2$ Pollen	Auf $S_1 S_2$ Fruchtknoten	Mit $S_1 S_1$ reziprok	Mit $S_2 S_2$ reziprok
$S_1 S_1$	fertil	steril	steril	fertil
$S_2 S_2$	fertil	steril	fertil	steril

Es ergibt sich also das wichtige Ergebnis, daß bei der Kreuzung einer homozygoten Pflanze mit einer heterozygoten, die den gleichen Sterilitätsfaktor enthält, *reziproke Kreuzungen verschieden* ausfallen müssen: Bei Benutzung des Pollens der homogenen Pflanze ist die Kreuzung steril, bei Verwendung des heterozygoten Pollens ist sie fertil.

Diese Verschiedenheit reziproker Kreuzungen kann bei Arten, die einen gewissen Grad von Pseudofertilität besitzen und bei denen damit die Möglichkeit des Auftretens homozygoter Individuen gegeben ist, eine züchterische Bedeutung besitzen. Jedenfalls wird man bei diesen nicht von dem Ergebnis der einen reziproken Kreuzung auf das der anderen schließen dürfen.

Der Personaten-Typus wurde für *Nicotiana*

*Sanderae* und *Veronica syriaca*, wie wir bereits erwähnten, einwandfrei bewiesen. FILZER (1926) und EAST (1926) fanden dann bei der Durchmusterung der Literatur, daß die Verhältnisse, die BAUR (1919) bei dem selbststerilen *Antirrhinum Segovia* fand, den gleichen Gesetzmäßigkeiten folgen. SIRKS (1926) versuchte, auch seine Versuchsergebnisse an *Verbascum phoeniceum* auf das gleiche Schema zurückzuführen. Er war jedoch hierbei genötigt, wesentlich erweiternde Hypothesen heranzuziehen.

Von *Kulturpflanzen* liegen nur sehr wenige sichere Angaben über ein Auftreten von Kreuzungssterilität bei selbststerilen Formen vor. Wir wollen uns hier auf eine kurze Besprechung der genauen Untersuchungen, die CRANE (1927) an verschiedenen Kernobstvarietäten durchgeführt hat, beschränken. Diese Untersuchungen haben auch eine ganz besondere praktische Be-

deutung. Gerade bei Kirschen und Pflaumen ist eine weitgehende Selbststerilität sehr verbreitet, so daß es sich empfiehlt, verschiedene Varietäten untereinander zu pflanzen, um einen genügenden Fruchtertrag sicherzustellen. Man wird aber weiterhin Sorge tragen müssen, daß man nicht etwa gerade mehr oder weniger ausgesprochen kreuzungssterile Varietäten kombiniert.

Daß bei dem Steinobst (Kirschen und Pflaumen) die Kreuzungssterilität ebenso vollkommen sein kann wie die Selbststerilität, sollen die Abb. 5 und Tab. 3 illustrieren.

In der Abbildung 5 sind die Selbstbestäubungen mit *B* bezeichnet. Bei *A* sieht man dann die Ergebnisse von sterilen und bei *C* von fertilen Kreuzbestäubungen.

Die Gruppenbildung ist bei den untersuchten *Pflaumen* im Gegensatz zu den Kirschen nicht

Tabelle. 3. Ergebnisse der Selbst- und Kreuzbestäubungen bei verschiedenen Pflaumensorten. In jedem Quadrat ist erst die Anzahl der bestäubten Blüten angegeben, darunter in Kursivdruck die Anzahl der erhaltenen Früchte nach Crane 1927).

	Coe's Golden Drop	Coe's Violet	Crimson Drop	Jefferson	Allgrove's Superb	Sämling 1024	do 1026	do 1030	Late Orange	President	Cambridge Gage	Early River's Prolific	Blue Rock
Coe's Golden Drop	1226 0	200 0	366 0	1122 10	287 1	82 12	32 10	10 3	90 37	54 25	57 38	viele viele	35 17
Coe's Violet	73 0	733 0	141 1	585 1					195 88	44 31	71 49	163 viele	
Crimson Drop	87 0	88 0	470 1	209 0									
Jefferson	868 1	414 2	515 1	352 0	220 0	90 42	29 23	13 10	16 15	53 21	15 11	viele viele	31 25
Allgrove's Superb	114 0	21 0		64 0	212 0	31 16	23 13		42 28		14 11	48 30	
Sämling 1024	71 0			274 0	103 0	240 0	32 10	8 5	60 14	54 18		50 18	18 9
♀ do 1026	9 8			11 7		13 12	250 0	128 37	34 11	22 4	20 6	24 8	12 11
do 1030	29 13				17 7	19 8	100 1	90 0		12 3		24 10	18 5
Late Orange	97 36	94 32		78 19	30 6	21 5	27 10		604 0	549 0	194 54	78 46	29 22
President	116 60	74 38		75 28					559 0	509 0	209 61	18 11	116 12
Cambridge Gage		203 109							539 15	409 10	2625 42	15 10	
Early River's Prolific	45 11	226 86		57 23	83 27	65 24	56 9	21 8	246 102	91 39	126 57	8720 282	554 185
Blue Rock		126 96		36 23		25 16	12 2	7 7	103 66	49 39	63 41	388 17	1175 18

ganz scharf. Immerhin können wir mit CRANE in seinem Versuchsmaterial vier deutliche Sterilitätsgruppen unterscheiden. Aber manche Kreuzungen von Varietäten der gleichen Gruppe untereinander weisen eine, allerdings geringe Fertilität auf. Wichtig ist ferner, daß wir bei einigen Pflaumen-Varietäten *Unterschiede der reziproken Kreuzungen* feststellen können. In der Tabelle 3 kommt dies in der unregelmäßigen Umgrenzung der Sterilitätsgruppen zum Ausdruck. Die Sämlinge Nr. 1024 und 1030 sowie die Sorte „Blue Rock“ sind als Pollenlieferanten mit den anderen Vertretern ihrer Sterilitätsgruppen verhältnismäßig fertil, während sie mit dem Pollen dieser anderen Sorten ganz oder fast ganz kreuzungssteril sind.

Über die genetische Grundlage dieser Gruppensterilität und der dabei in einzelnen Fällen beobachteten Verschiedenheit der reziproken Verbindungen äußert CRANE nur einige Vermutungen. Die Interpretation CRANES bedeutet nichts weiter als eine Übertragung des Personaten-Schemas auf die Verhältnisse beim Steinobst. Eine solche Übertragung kann als Arbeitshypothese einen großen Wert haben, man darf aber nicht vergessen, daß es sich dabei eben zunächst nur um eine unbewiesene Hypothese handelt. Denn wir wissen bereits, daß der Personaten-Typus nur einer der vorhandenen Arten der genotypischen Selbst- und Kreuzungssterilität darstellt.

Auch bei dem mehr oder weniger ausgesprochen selbststerilen Kohl (*Brassica oleracea*) glaubt DETJEN (1927) neben der Selbststerilität eine Kreuzungssterilität nachgewiesen zu haben. Genauere Untersuchungen stehen jedoch noch aus.

Zusammenfassend können wir also folgende Typen der Selbststerilität je nach dem Erbgang unterscheiden:

#### 1. Phänotypisch determinierte Sterilität.

Die Sterilität wird einheitlich für jedes Individuum festgelegt: *Tolmiea* (*Saxifragaceen-Typus*).

#### 2. Genotypisch determinierte Sterilität.

A. Die Sterilität wird für jedes Individuum im ganzen einschließlich seiner Keimzellen (sporophytisch) determiniert: *Cruciferen-Typus*.

B. Die Sterilität wird sporophytisch im weiblichen Geschlecht und gametophytisch im männlichen Geschlecht determiniert: *Personaten-Typus*.

Es ist durchaus möglich, wie wir bereits mehr-

fach betonten, daß die Ausdehnung der Untersuchungen auf andere Arten noch zur Aufstellung weiterer Typen führen wird.

#### Die züchterische Bedeutung der Selbststerilität.

Für den Saatgutzüchter, der reines Saatgut erhalten und vermehren will, ist die Selbststerilität kein unüberwindliches Hindernis. Er kann an Stelle der strengen Inzucht zu einer Geschwisterinzucht seine Zuflucht nehmen, die ja ebenfalls, wenn auch langsamer, zu dem angestrebten Ziele führt: der möglichst weitgehenden Homozygotie.

Bei phänotypischer Sterilität kann man jede beliebige Geschwisterkreuzung durchführen.

Bei genotypischer Sterilität liegen die Dinge ungünstiger, da hier nicht alle Geschwister untereinander fertil sind. Wir wollen hier nur an die Verhältnisse beim *Personaten-Typus* erinnern, bei dem die Beziehungen der Geschwister untereinander am eingehendsten untersucht sind. Wenn die beiden Eltern keinen Sterilitätsfaktor gemeinsam haben, dann entstanden vier Sterilitätsgruppen in der Nachkommenschaft. Je ein Viertel der Nachkommen sind also untereinander steril, d. h. bei ganz zufallsgemäßer Auswahl der Versuchspflanzen werden bei Geschwisterkreuzungen ein Viertel aller Geschwisterkreuzungen steril sein. Hatten die beiden Elternindividuen einen Sterilitätsfaktor gemeinsam, dann treten nur zwei Sterilitätsgruppen auf, die Hälfte aller Geschwisterpflanzen sind untereinander steril.

Geht man nun in einem Züchtungsexperiment von zwei Elternpflanzen aus, die keinen Sterilitätsfaktor gemeinsam haben, dann sind die vier Sterilitätsallele, die in die Kreuzung eintreten, noch sämtlich in der  $F_1$ , und zwar mit gleicher Häufigkeit enthalten.

$$S_1 S_2 \times S_3 S_4 = S_1 S_3 + S_1 S_4 + S_2 S_3 + S_2 S_4$$

Von den Geschwisterkreuzungen sind ein Viertel steril, da die gekreuzten Geschwister beide Sterilitätsgene gemeinsam haben. Von den restlichen drei Vierteln der Kreuzungen, die allein Nachkommen geben, haben in zwei Dritteln die beiden Geschwister je einen Sterilitätsfaktor gemeinsam, und nur in ein Drittel gehen noch alle vier Sterilitätsgene ein. Mit anderen Worten: zwei Drittel der  $F_2$ -Nachkommenschaften geben bei getrennter Aufzucht der einzelnen Nachkommenschaften und bei weiter fortgesetzter strenger Geschwisterinzucht nur noch 50% fertile und 50% sterile Geschwisterverbindungen. In den  $F_3$ -Nachkommenschaften steigt dieser Bruchteil bereits auf  $\frac{8}{9}$ , in den  $F_4$ -Nach-

gemeinen Vererbungstheorie bald bei dieser, bald bei jener Tier- oder Pflanzengruppe zwecks Lieferung von Paradebeispielen eine Anleihe gemacht zu werden. Im Verlauf meiner seit 7 Jahren durchgeführten Vererbungsversuche mit Kleinvögeln, die ich gemeinsam mit meinen Freunden KARL REICH, Bremen, und Generalkonsul CREMER, Bremen, und mit Unterstützung der *Bremer Wissenschaftlichen Gesellschaft* und der *Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft* betrieben habe, ist es mir denn auch bereits gelungen, nicht nur die *einfachen mono- und dihybriden Mendelfälle*, sondern auch die *intermediäre Vererbung*, die *Lehre von den Letalfaktoren*, die *Faktorenkoppelung* und den *Faktorenaustausch*, die *Geschlechtsvererbung* und *geschlechtsgebundene Erbfaktoren*, *Polymerie*, *multiplen Allelomorphismus*, *Intersexualität* und *Gynandromorphismus*, neuerdings auch den *Gedankengehalt der physiologischen Theorie der Vererbung nach R. GOLDSCHMIDT* lediglich an Beispielen aus der Gruppe der Kanarienvögel und der Wellensittiche zur Darstellung zu bringen<sup>1</sup>.

Wenn auch manche dieser Versuchsergebnisse nicht ausreichen dürften, um von sich aus die Allgemeingültigkeit der in ihnen sich wirksam erweisenden Gesetzmäßigkeiten mit Sicherheit zu beweisen, so darf nicht vergessen werden, daß hinter ihnen ja die große Fülle des Beweismaterials aus anderen Tier- und Pflanzengruppen steht, die dieselben Gesetzmäßigkeiten zeigen. Es ist niemals wertlos, durch spezielle erbanalytische Untersuchung einer kleinen Gruppe von Formen möglichst nach allen Richtungen hin dem Bau der modernen Vererbungslehre eine immer festere Stütze zu verleihen. Solche Arbeiten gehören zum *Programm einer speziellen Vererbungslehre*. Es kann nicht geleugnet werden, daß in den letzten 30 Jahren seit Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln das Feld dieser „speziellen Vererbungslehre“ von zahlreichen Forschern mit großem Erfolge bearbeitet worden ist, ja mit solchem Erfolge, daß es dem einzelnen Spezialforscher kaum noch möglich sein dürfte, einen Überblick über das ganze Gebiet zu wahren. Alles drängt danach, die Ergebnisse der speziellen Vererbungsforschung vergleichsweise zusammenzustellen, um daraus wieder zur Erkenntnis neuer Gesetzmäßigkeiten voranzuschreiten. Wenn wir das Wesen der wirksamen Erbfaktoren richtig verstehen, so sind es offenbar mehr oder weniger komplizierte chemische Körper von der Rangordnung der Autokatalysatoren, die in dem lebenden Plasma je nach seiner spezifischen Zu-

sammensetzung chemische Reaktionen hervorrufen, deren raum-zeitliche Abläufe letzten Endes zur Entstehung der als Erbeigenschaften in die Erscheinung tretenden tierischen bzw. pflanzlichen Merkmale führen<sup>2</sup>. Diese Auffassung macht aber den Weg frei zu einer Betrachtungsweise, die nicht in den Erbfaktoren, sondern in dem Plasma das Artspecificum sieht<sup>3</sup>. Wenn dem aber so ist, dürfte es möglich sein, die Erbfaktoren, die innerhalb der verschiedenen Tiergruppen auftreten, untereinander zu vergleichen und unter Umständen Feststellungen zu machen von der Art, daß gewisse Erbfaktoren ganzen Tiergruppen gemeinsam sind. Es ist dabei nicht unbedingt notwendig, daß die gleichen Erbfaktoren in verschiedenen Tierspezies dieselbe Wirksamkeit ausüben, da ja ihre Wirksamkeit in hohem Maße von der Zusammensetzung des betreffenden Artplasmas, in welchem sie wirken, und von anderen Erbfaktoren, mit denen sie zusammenwirken müssen, abhängig gedacht werden kann. Hier liegen die *Probleme einer vergleichenden Vererbungslehre*. Ich glaube in der These, daß der Faktor für die Entstehung des Grundstoffes für Fettfarbstoffe (Prolipochrome) bei Kanarienvögeln und Wellensittichen der gleiche ist, obwohl das Endergebnis seiner Wirksamkeit, nämlich die gelbe Fettfarbe in der Rinde der Federstrahlen, sich bei den Kanarienvögeln als eine recessive, bei den Wellensittichen als eine dominante Eigenschaft erweist, einen ersten Schritt auf dem problematischen Gebiet der vergleichenden Vererbungstheorie getan zu haben<sup>4</sup>. Inzwischen ist dieser Gedanke von KOSSWIG zur Erklärung der Ergebnisse seiner *Platyocilus-Xiphophorus*-(Zahnkarpfen-)Kreuzungen aufgenommen worden<sup>5</sup>. Bei HALDANE finden wir den Gedanken der vergleichenden Genetik<sup>6</sup>, und von NACHTSHEIM ist er jüngst wieder betont worden<sup>7</sup>.

Die Voraussetzung für die Möglichkeit vergleichender erbanalytischer Betrachtungen ist die monographische Darstellung der bekannten Erbfaktoren der verschiedensten Tier- und Pflanzenformen, eine Darstellungsform, welche sich auch mit den Bedürfnissen der Züchterwelt, die immer Züchter spezieller Formen sind, deckt. Ich habe es daher sehr begrüßt, daß ich von der neu gegründeten Zeitschrift „Der Züchter“ aufgefordert wurde, über die Genetik der Kanarienvögel, insonderheit die wirksamen Erbfaktoren zu schreiben. Die Stoffeinteilung ergibt sich aus dem Programm. Sie ist eine andere als in dem gleichfalls „Genetik der Kanarienvögel“ genannten Sammelreferat in der *Bibliographica Genetica*<sup>8</sup> und meiner Vererbungslehre für Klein-