

M. Fallbauer

✓ Band II, Heft 3.

Juli 1914.

Zeitschrift für Pflanzenzüchtung.

I.

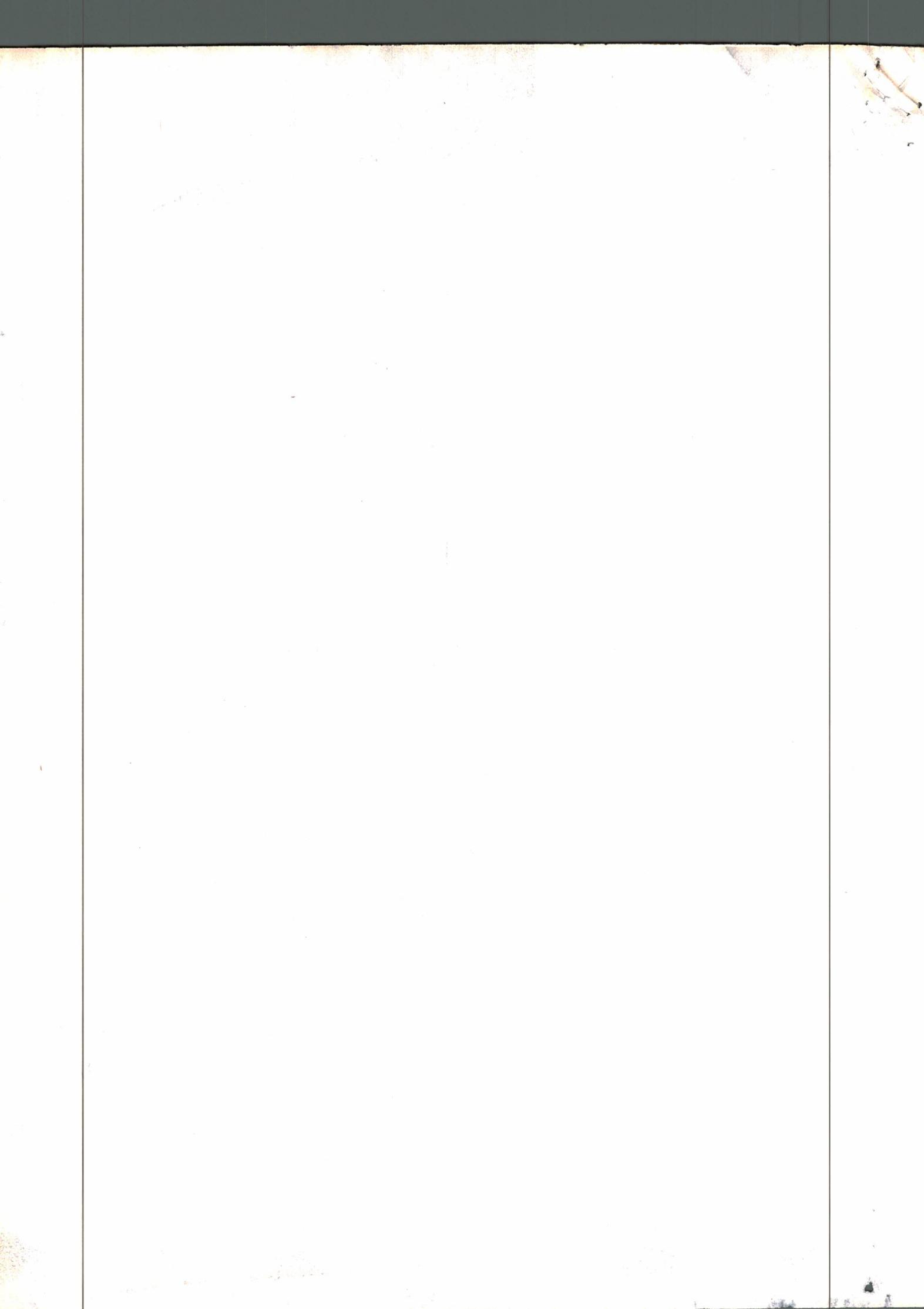
Wissenschaftliche Originalarbeiten, Aufsätze.

Die Verwertung der Bastardierung für phylogenetische Fragen
in der Getreidegruppe.

Von

Erich von Tschermak.

Die Frage nach dem Ursprung unserer Brotgetreide ist gewiss ein für den Landwirt besonders reizvolles Thema; doch wird sich der Naturforscher, wie der Historiker und Philologe nur sehr vorsichtig darüber aussprechen können, da wir auf direktem Wege den Quellen des Ursprungs nicht nachgehen können. Wiederholt sind in alter und neuerer Zeit Funde in freier Natur und in Herbarien gemacht worden, die zwar unsere Kenntnisse über diesen Gegenstand zu erweitern und zu vertiefen imstande waren, völlige Klarheit haben sie aber nicht gebracht und werden sie auch niemals bringen können. Denn selbst wenn zum Beispiel die Stammform unseres Kulturweizens (*Triticum vulgare*) — vermutlich eine Spelzart mit hohlem Halm, mit von selbst bei der Fruchtreife auseinander fallender Ährenachse, mit dichter und längerer Behaarung der Ährenachsenkanten und der Ansatzstellen der Ährchen — noch aufgefunden werden sollte, wird man das spontane Entstehen des Kulturspelzes aus dieser Wildform und die mit Wahrscheinlichkeit anzunehmenden wiederholten Mutationen sowie Bastardierungen dieser Formen untereinander niemals zurückverfolgen können. Indes wird es gestattet sein, den Schlüssen, die wir aus einer experimentellen Bearbeitung dieses Problemes durch systematisch durchgeführte Bastardierungsversuche ziehen können, eine grössere Bedeutung zuzuschreiben, als vielen philologischen, historischen und paläontologischen Spekulationen auf diesem und ähnlichen Gebieten. Als leitendes Grundprinzip für eine experimentelle Behandlung der Frage sei die Voraussetzung bezeichnet, dass die Abstufung der systematischen Ähnlichkeit oder Verwandtschaft bezw. der stammesgeschichtliche Zusammenhang sich erschliessen lasse aus der Abstufung der sexuellen Affinität und aus dem Grade der Frucht-



barkeit der Bastarde zwischen den verschiedenen Formen. Demgemäß müssen Wildformen, welche als Stammeltern unserer Kulturgetreideformen in Betracht kommen sollen, mit ihren Deszendenten vollständig oder wenigstens ziemlich fruchtbare Bastarde geben. Das eben ausgesprochene Fertilitäts- bzw. Sterilitätsprinzip wird sich durch den direkten Erfolg sowie durch die Übereinstimmung seiner Ergebnisse mit vielen Daten einer vertieften vergleichend-morphologischen Analyse und einer hierauf gegründeten Rekonstruktion der Phylogenie als brauchbar und zuverlässig erweisen. Schon heute darf man sagen, dass die bisher gewonnenen, wenn auch zum Teil noch im Anfang stehenden Resultate zu seinen Gunsten sprechen. Allerdings sei gleich zugegeben, dass das Fertilitäts- bzw. Sterilitätsprinzip nur an der Hand umfassender und genauer Versuche zu verwerten ist. Auch mag es nur bei bestimmten Gattungen und Familien anzuwenden sein. Jedenfalls aber bedeutet die vielfach verbreitete These: Die Fruchtbarkeit oder Sterilität der Hybriden ist in phylogenetisch-systematischer Hinsicht fast nicht zu verwerten, eine verfrühte und unberechtigte Resignation.

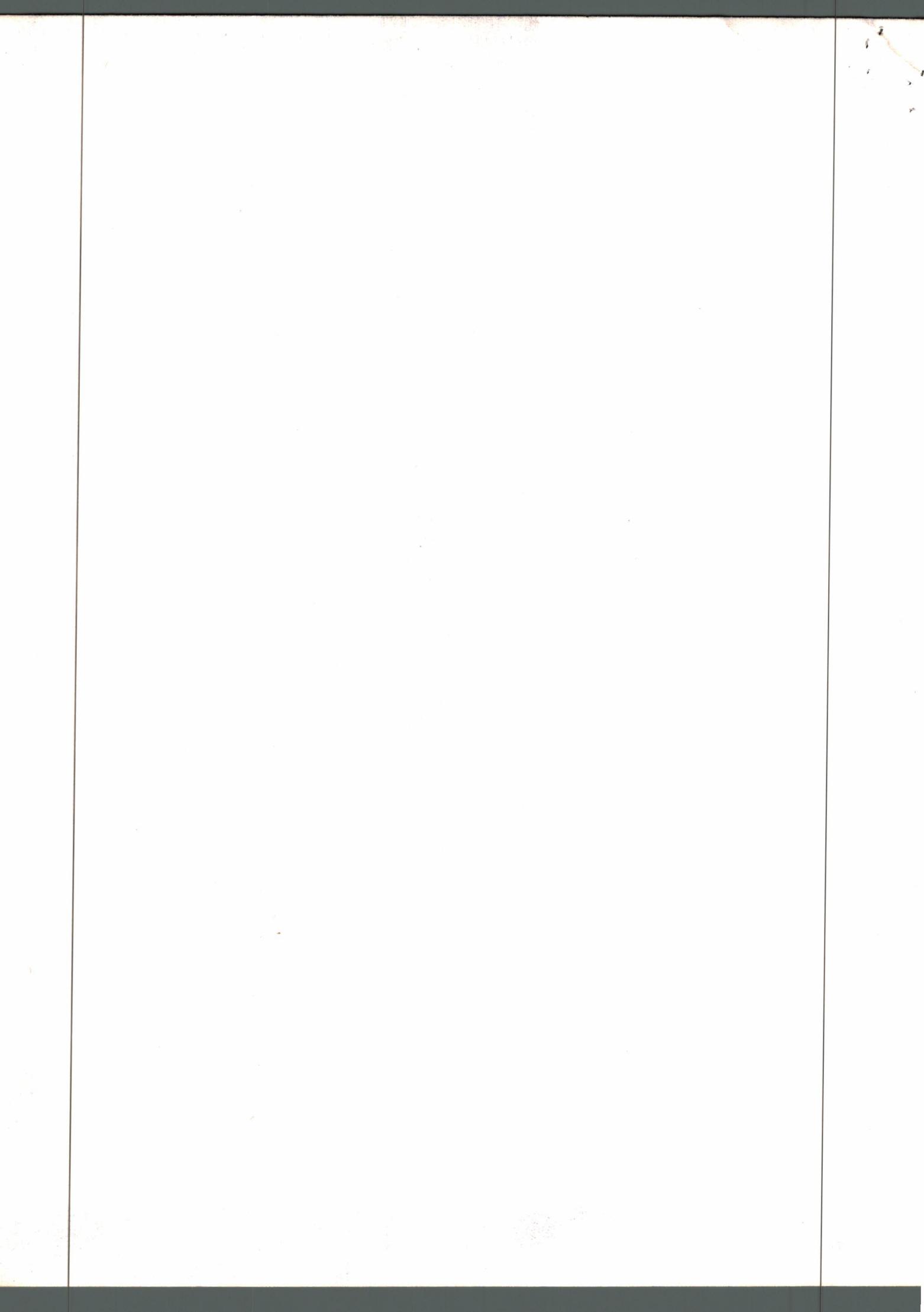
In folgendem sei nun einerseits eine Übersicht über die Stammformen und die stammesgeschichtlichen Beziehungen unserer vier Hauptgetreidearten gegeben, andererseits das Material eigener mehrjähriger Bastardierungsversuche nach dieser Richtung hin verwertet.¹⁾

A. Weizen.

Die zahlreichen, kultivierten Weizenformen, die wir heute in die Eutriticum-Sektion zusammenfassen, wurden von dem besten Kenner der Getreideformen, F. Körnicke, in drei Arten gegliedert, nämlich in *Triticum vulgare*, *Tr. polonicum* und *Tr. monococcum*, indes zerlegte er *Tr. vulgare* wieder in sechs Unterarten. Zwei von diesen, *Tr. Spelta* und *Tr. dicoccum*, sind durch die brüchige Ährenspindel und fest von den Spelzen eingeschlossene Früchte charakterisiert, während die anderen vier *Triticum*-formen: *Tr. vulgare*, *compactum*, *turgidum* und *durum*, eine zähe Spindel und aus den Spelzen leicht ausfallende Früchte aufweisen. A. Schulz, der sich in neuerer Zeit mit der Geschichte und dem Studium der Abstammung unserer Getreidearten viel befasst und eine vorzügliche Darstellung geliefert hat,²⁾ unterscheidet: Einkorn, Emmer, Dinkel oder Spelz, Hart- oder Glasweizen, Polnischer Weizen, Englischer oder Bartweizen, Zwerg- (Binkel-, Igel-) Weizen, Gemeiner Weizen und schliesslich Dickkopf- oder Square head-Weizen. Meines

¹⁾ Hierher gehöriges Material habe ich auch schon an anderen Orten mitgeteilt: Über seltene Getreidebastarde, Beiträge zur Pflanzenzucht, 3. Heft, 1913. Vgl. auch meine Darstellungen in Fruwirth, 2. Aufl., Berlin 1910, IV. Bd.: Züchtung der landw. Kulturpflanzen.

²⁾ A. Schulz, Die Geschichte der kultivierten Getreide, I. Halle a. S. Neberts Verlag 1913.



Demgemäß eideformen undig oder gesprochene ten Erfolg den Daten er hierauf und zu bisher ge Resultate dass das ender und bestimmten leutet die Hybriden erwerben, e Stamm er Haupt urjähriger te in die inner der Triticum er Tr. Spelta und von den anderen durum, chte auf chte und usst und Einkorn, Weizen, Gemeiner Meines uitgeteilt: Vgl. auch der landw. Neberts

Erachtens ist es nicht nötig, eine eigene Gruppe für die Square head- oder Dickkopfweizen zu bilden, dieselbe als *Tr. capitatum* zu bezeichnen und die Square head unbedingt als Bastarde zwischen *Tr. compactum* und *Tr. vulgare* aufzufassen, da ja Dickkopfweizen auch aus Bastardierungen langjähriger Typen entstehen können. Immerhin sind vielleicht alle Square head-Formen hybrider Herkunft, wie dies zuerst v. Rümker ausgesprochen hat.¹⁾ Nach A. Schulz bilden die Kulturformengruppen und die Wildformen der Sektion *Eutriticum* drei Reihen:²⁾ „die Einkorn-, die Emmer- und die Dinkelreihe. Die Emmerreihe und die Dinkelreihe stehen einander näher als der Einkornreihe, ihre Kulturformengruppe bilden die eigentlichen Weizen. Von der Emmerreihe sind die Stammart (*Triticum dicoccoides*), eine Spelzweizenformgruppe (*Tr. dicoccum*) und die Nacktweizenformgruppen (*Tr. durum*, *Tr. turgidum* und *Tr. polonicum*), von denen die eine (*Tr. polonicum*) eine konstant gewordene Missbildung darstellt, bekannt. Von der Dinkelreihe ist die Stammart noch nicht nachgewiesen worden; es sind von dieser Reihe eine Spelzweizenformengruppe (*Tr. Spelta*) und drei Nacktweizengruppen (*Tr. vulgare*, *Tr. compactum*, *Tr. capitatum* = *Tr. compactum* × *vulgare*), von denen die eine erst später aus Bastardierungsprodukten von Formen der beiden anderen Gruppen entstanden ist, bekannt. Von der Einkornreihe ist nur die Stammart *Tr. aegilopoides* und eine Spelzweizenformengruppe bekannt. Nacktweizen dieser Reihe sind wohl nicht gezüchtet worden“.

Die Resultate der von mir in den letzten 14 Jahren systematisch durchgeführten Bastardierungsversuche haben mich dazu geführt, zu derselben Einteilung wie A. Schulz zu gelangen und mit diesem 3 grosse Gruppen *Tr. monococcum*, *Tr. dicoccum* und *Tr. Spelta* zu unterscheiden. Für diese zuerst von A. Schulz ausgesprochene Gruppierung liefern die von mir gewonnenen Bastardierungsergebnisse eine sehr starke Stütze, wie sie bisher in dem Umfange wohl kaum für einen anderen Spezialfall von Phylogenetese geboten werden konnte. Zur Orientierung sei zunächst die Tabelle von Schulz reproduziert:

(Siehe Tabelle S. 294.)

Der einleitend bereits betonte Gesichtspunkt, dass die sexuelle Affinität zwischen grösseren Formenreihen, noch viel mehr aber der Grad der Fruchtbarkeit der erzeugten Bastarde Schlüsse gestattet auf die engere oder weitere systematische Zusammengehörigkeit der experimentell untersuchten Formen, erfordert zunächst eine übersichtliche Darstellung dieser Verhältnisse für die einzelnen Weizenformen.

In erster Linie liess sich feststellen, dass *Tr. monococcum* jedenfalls, wie auch Solms-Laubach³⁾ richtig bemerkte, eine Sonderstellung

¹⁾ v. Rümker, Methoden der Pflanzenzüchtung. Berlin 1910, Paul Parey, S. 271 u. f.

²⁾ a. a. O. S. 303.

³⁾ Graf zu Solms-Laubach, Weizen und Tulpe und deren Geschichte. Leipzig 1899.

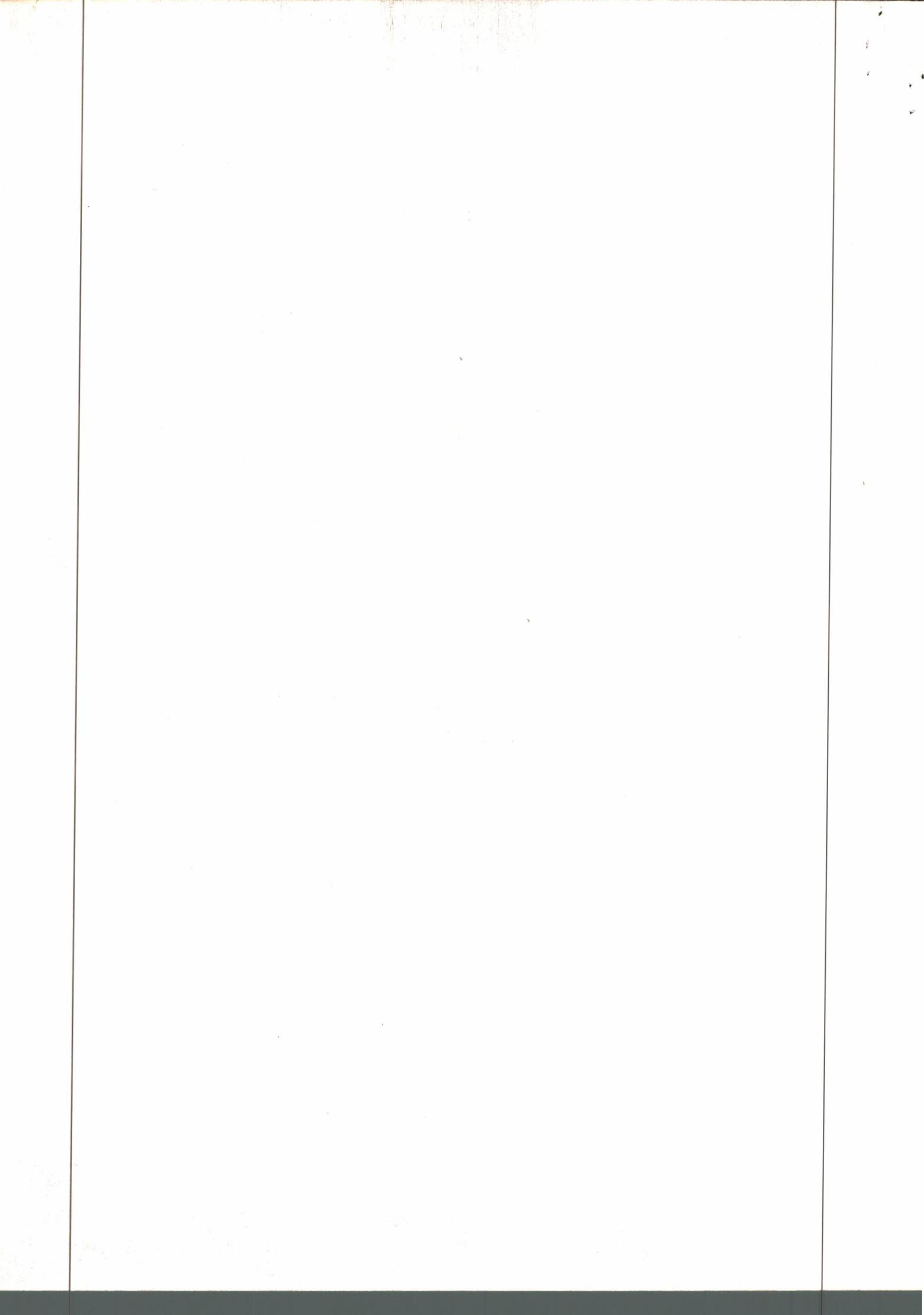


of species and cultivated forms
Verwandtschaftsverhältnis der Arten und Kulturformengruppen von Etriticum
Relationships

nach A. Schulz.

	Stammart <i>Progenitor</i>	Kulturformengruppen			<i>Groups of cultiv. forms</i>	
		<i>Speltchaff</i>		<i>normal</i>		
		<i>Spelzweizen</i>	<i>nacktweizen</i>			
Einkornreihe . . .	Triticum aegilopoides	Triticum monococcum	wohl nicht gezüchtet	wohl nicht gezüchtet	<i>possibly not here</i>	
Emmerreihe . . .	Triticum dicoccoides	Triticum dicoccum	Triticum durum Triticum turgidum Triticum compactum Triticum vulgare	Triticum polonicum	nicht bekannt	
Dinkelreihe . . .	nicht bekannt	Triticum Spelta	Triticum compactum X vulgare = capitatum	nicht bekannt	<i>unknow.</i>	

einnimmt und wesentlich von Tr. dicoccum differiert. So gelingen zwar Bastardierungen zwischen Tr. monococcum und all den genannten Weizenformen der Emmer- und Dinkelreihe in beiderlei Verbindungsweise wohl selten, aber immerhin ab und zu, sie liefern jedoch fast immer völlig sterile Produkte, und zwar auch bei Rückkreuzungen mit den Elternformen. Im Gegensatze zu diesem Verhalten zeigen in zweiter Linie die Bastarde zwischen den zur Emmerreihe gehörigen Spelztypen (besonders zwischen der Stammform des Tr. dicoccum, also dem Tr. dicoccoides, und Tr. dicoccum selbst), aber auch zwischen dem Tr. dicoccum einerseits und der ganzen Dinkelreihe (gleichgültig, ob vom Spelztypus oder vom Nackttypus) andererseits eine wenn auch deutlich abgeschwächte, so doch immerhin bemerkenswerte Fruchtbarkeit. Vielleicht ist die Verbindung von Emmer-Spelztypen \times Dinkel-Spelztypen etwas fertiler als jene von Emmer-Spelztypen \times Dinkel-Nackttypen. Eine ebensolche Abschwächung besteht bei Bastardierung der Spelztypen der Emmerreihe (einschliesslich Tr. dicoccum und dicoccoides) und der Nackttypen derselben Reihe. Ob die Abschwächung eine stärkere ist bei den Bastarden der Spelztypen der Emmerreihe \times der ganzen Dinkelreihe als bei den Bastarden zwischen Spelz- und Nacktgliedern der Emmerreihe selbst, müssen weitere Versuche entscheiden. Gewiss ist zuzugeben, dass die Aufstellung solcher feinerer Abstufungen der Fertilität nur bei grossem Material möglich ist, aber auch dann noch immer etwas unsicher und fraglich bleibt.



Einerseits mag es dabei auf den Charakter der gerade verwendeten Rassen ankommen; dann aber tritt von F_2 ab eine Aufspaltung auch bezüglich des Fertilitätsgrades ein.

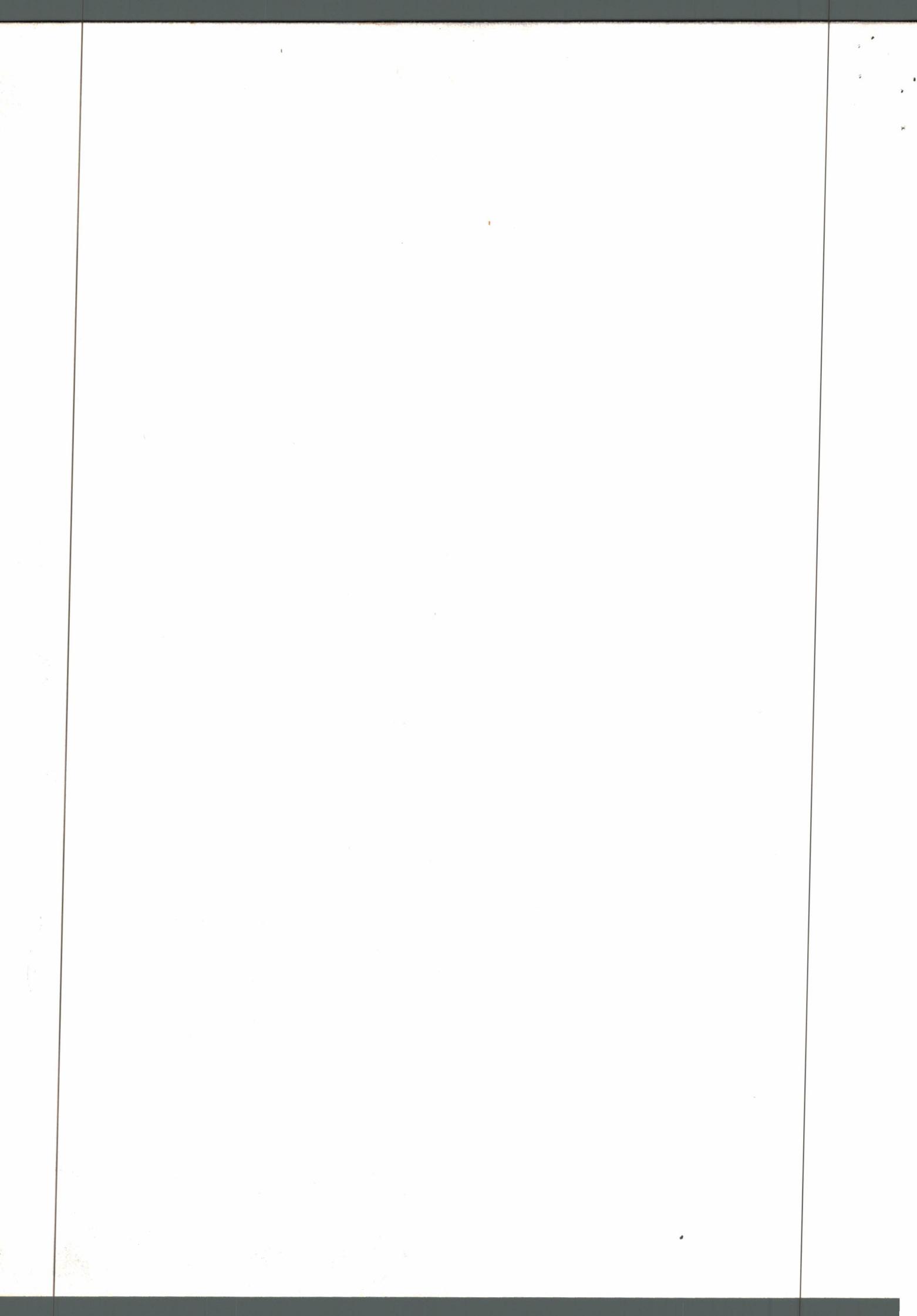
Vollkommen fertil erweisen sich hingegen — gewissermassen als dritte Stufe — die Hybriden der verschiedenen Nackttypen der Emmerreihe untereinander, ebenso die Hybriden der Nackttypen der Dinkelreihe untereinander, endlich die Hybriden der Nackttypen der Emmer- und der Dinkelreihe. Eine gewisse Einschränkung der letzten Angabe erfordert anscheinend die Bastardierung des missbildeten Nacktweizens der Emmerreihe (des *Tr. polonicum*) mit den normalen Nacktweizenformen der Dinkelreihe gegenüber der Bastardierung mit den normalen Nacktweizen der Emmerreihe selbst. Es ergibt sich also nach dem Fruchtbarkeitsgrade folgende tabellarische Übersicht.

Tabellarische Übersicht der *Triticum*-Bastarde nach dem Fruchtbarkeitsgrade.

I a. Einkorn \times Dinkelreihe (bisher) völlig steril.		
I b. Einkorn \times Emmerreihe, fast völlig steril.		
II a. Emmer-Spelztypen (<i>Tr. dicoccoides</i> und <i>Tr. dicoccum</i>) \times Dinkel-Spelztypen		
II b. Emmer-Spelztypen (<i>Tr. dicoccoides</i> und <i>Tr. dicoccum</i>) \times Dinkel-Nackttypen, vielleicht etwas weniger fruchtbar als II a		abgeschwächt fertil.
II c. Emmer-Spelztypen \times Emmer-Nackttypen, abgeschwächt fertil.		
II d. Emmer-Spelztypen, d. h. <i>Tr. dicoccum</i> \times <i>Tr. dicoccoides</i> , untereinander, abgeschwächt fertil.		
II e. Emmer- (missbildeter) Nackttypus (<i>Tr. polonicum</i>) \times Dinkel-Nackttypus, anscheinend nicht völlig fertil.		
III a. Emmer-Nackttypen \times Dinkel-Spelztypen abgeschwächt oder völlig fertil.		
III b. Emmer, normale Nackttypen \times Dinkel, normale Nackttypen		
III c. Dinkel-Spelztypen \times Dinkel-Nackttypen		völlig fertil.
III d. Emmer-Nackttypen untereinander		
III e. Dinkel-Nackttypen untereinander		

Schon Beyerinck,¹⁾ dem die Bastardierung *Triticum monococcum* \times *Tr. dicoccum* in beiden Verbindungsweisen gelang, aber absolut sterile Bastarde mit verkümmerten weiblichen und männlichen Geschlechtsorganen ergab, betonte deshalb die Sonderstellung des *Tr. monococcum*. Ich konnte, wie gesagt, *Tr. monococcum* mit allen Weizenformen (sowie mit *Aegilops ovata*) erfolgreich kreuzen, doch erzeugen die Bastarde nur in ganz vereinzelten Fällen spontan einige wenige Körner, die vielleicht, weil der Bastard mit weitgeöffneten Spelzen blüht,

¹⁾ Beyerinck, Über den Weizenbastard *Triticum monococcum* ♀ \times *Tr. dicoccum* ♂. Nederl. Kruidkundig Archiv, Ser. 2, T. 4 (1886), p. 189—201 und p. 455—473.



Einerseits mag es dabei auf den Charakter der gerade verwendeten Rassen ankommen; dann aber tritt von F_2 ab eine Aufspaltung auch bezüglich des Fertilitätsgrades ein.

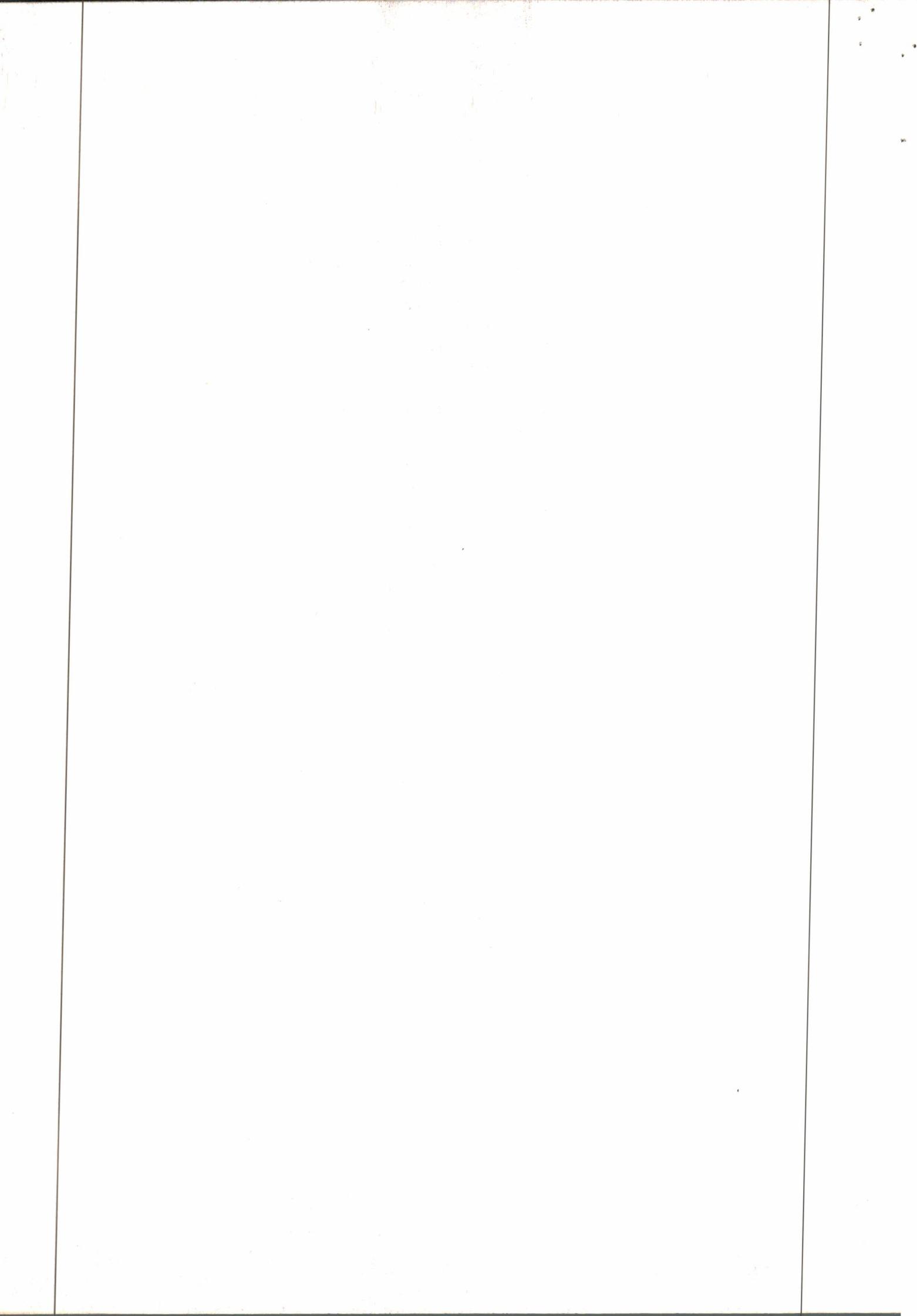
Vollkommen fertil erweisen sich hingegen — gewissermassen als dritte Stufe — die Hybriden der verschiedenen Nackttypen der Emmerreihe untereinander, ebenso die Hybriden der Nackttypen der Dinkelreihe untereinander, endlich die Hybriden der Nackttypen der Emmer- und der Dinkelreihe. Eine gewisse Einschränkung der letzten Angabe erfordert anscheinend die Bastardierung des missbildeten Nacktweizens der Emmerreihe (des Tr. polonicum) mit den normalen Nacktweizenformen der Dinkelreihe gegenüber der Bastardierung mit den normalen Nacktweizen der Emmerreihe selbst. Es ergibt sich also nach dem Fruchtbarkeitsgrade folgende tabellarische Übersicht.

Tabellarische Übersicht der Triticum-Bastarde nach dem Fruchtbarkeitsgrade.

- | | | |
|---|--|----------------------|
| I a. Einkorn \times Dinkelreihe (bisher) völlig steril. | | |
| I b. Einkorn \times Emmerreihe, fast völlig steril. | | |
| II a. Emmer-Spelztypen (Tr. dicoccoides und Tr. dicoccum) \times Dinkel-Spelztypen | | abgeschwächt fertil. |
| II b. Emmer-Spelztypen (Tr. dicoccoides und Tr. dicoccum) \times Dinkel-Nackttypen, vielleicht etwas weniger fruchtbar als II a | | |
| II c. Emmer-Spelztypen \times Emmer-Nackttypen, abgeschwächt fertil. | | |
| II d. Emmer-Spelztypen, d. h. Tr. dicoccum \times Tr. dicoccoides, untereinander, abgeschwächt fertil. | | |
| II e. Emmer- (missbildeter) Nackttypus (Tr. polonicum) \times Dinkel-Nackttypus, anscheinend nicht völlig fertil. | | |
| III a. Emmer-Nackttypen \times Dinkel-Spelztypen abgeschwächt oder völlig fertil. | | |
| III b. Emmer, normale Nackttypen \times Dinkel, normale Nackttypen | | völlig fertil. |
| III c. Dinkel-Spelztypen \times Dinkel-Nackttypen | | |
| III d. Emmer-Nackttypen untereinander | | |
| III e. Dinkel-Nackttypen untereinander | | |

Schon Beyerinck,¹⁾ dem die Bastardierung Triticum monococcum \times Tr. dicoccum in beiden Verbindungsweisen gelang, aber absolut sterile Bastarde mit verkümmerten weiblichen und männlichen Geschlechtsorganen ergab, betonte deshalb die Sonderstellung des Tr. monococcum. Ich konnte, wie gesagt, Tr. monococcum mit allen Weizenformen (sowie mit Aegilops ovata) erfolgreich kreuzen, doch erzeugen die Bastarde nur in ganz vereinzelten Fällen spontan einige wenige Körner, die vielleicht, weil der Bastard mit weitgeöffneten Spelzen blüht,

¹⁾ Beyerinck, Über den Weizenbastard Triticum monococcum ♀ \times Tr. dicoccum ♂. Nederl. Kruidkundig Archiv, Ser. 2, T. 4 (1886), p. 189—201 und p. 455—473.

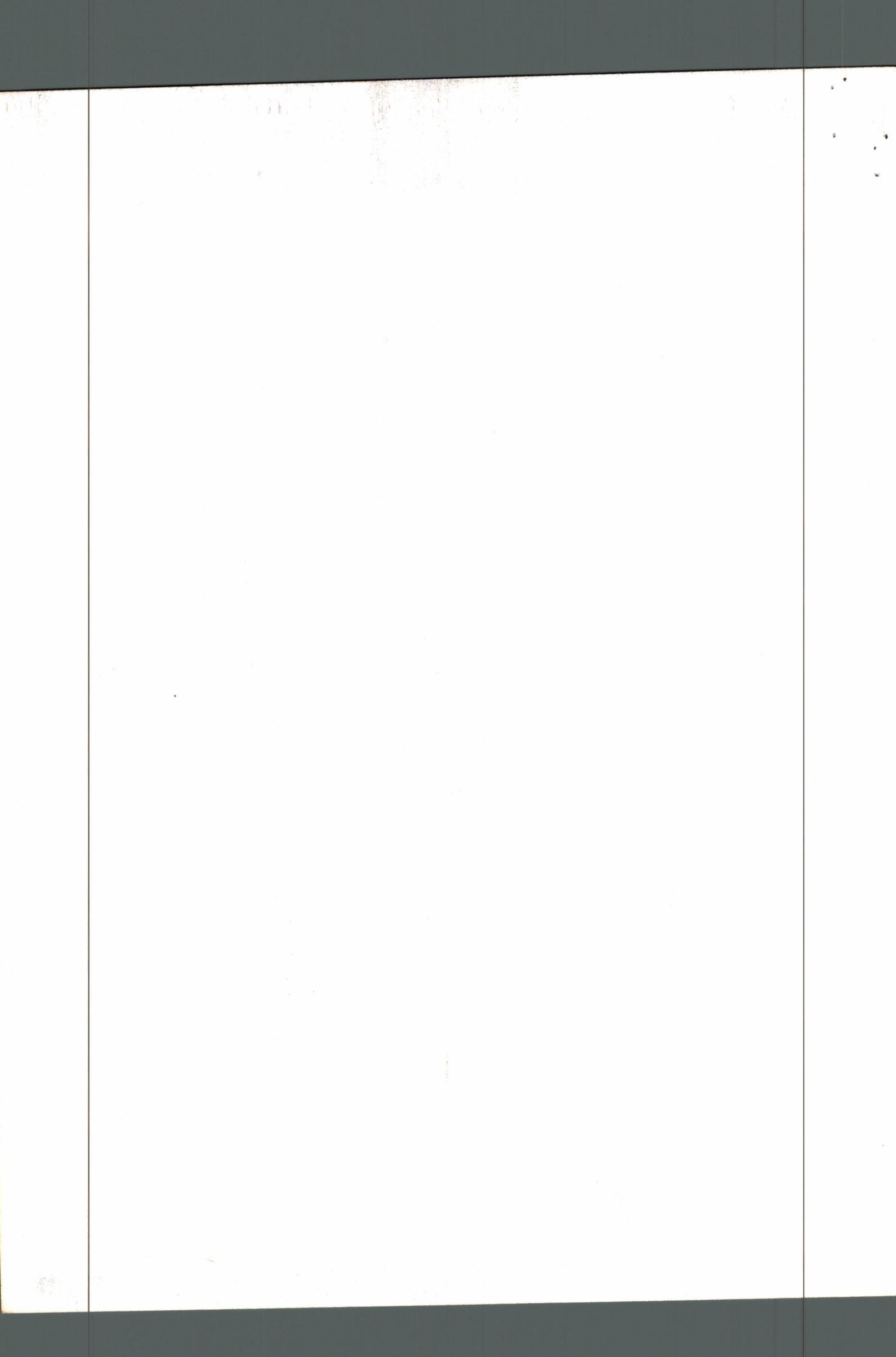


durch Rückbastardierung mit anderem *Triticum*-Pollen entstanden sind. So erhielt ich im vorigen Sommer nach jahrelang vergeblichem Zuwarthen einige wenige Körner aus folgenden Verbindungen: F_1 Griechischer Weizen (*Tr. durum*) \times *Tr. monococcum* (spontan 13 Korn), F_1 *Tr. polonicum attenuatum* \times *Tr. monococcum* (spontan 10 Korn), F_1 (Griechischer Weizen \times *Tr. monococcum*) \times Böhmisches Wechselweizen (*Tr. vulgare*) 1 Korn, F_1 (Griechischer Weizen \times *Tr. monococcum*) \times *Tr. monococcum* 1 Korn. Dieser geringe Ansatz wurde bisher wenigstens nur bei Verbindungen mit Formen der Emmerreihe erzielt, die ebenso wie *Tr. monococcum* (wenigstens des von mir verwendeten *Tr. monococcum*) einen mit Mark ziemlich erfüllten Halm aufweisen. Dieser Umstand scheint mir auch dafür zu sprechen, dass die Einkorngruppe der Emmerreihe noch näher steht als der einen hohlen Halm führenden Dinkelreihe.

Als Stammform des *Tr. monococcum* wird mit voller Sicherheit eine von diesem wenig abweichende, auf der Balkanhalbinsel im nördlichen Teile des Peloponnes, in Boeotien, Thessalien, in Südbulgarien und in Serbien vorkommende wildwachsende Form, *Tr. aegilopoides boeoticum*, angenommen.¹⁾ Sie soll sich in der Kultur botanischer Gärten vom gewöhnlichen Einkorn fast gar nicht mehr unterscheiden. Im wilden Zustande hat sie aber eine bei der Fruchtreife von selbst in ihre Glieder zerfallende Ährenachse und kleinere schmächtigere Früchte sowie einen dichten Haarschopf unter der Ansatzstelle des Ährchens und Haare an den Spindelkanten — Merkmale, die auch die jetzt aufgefundene Wildform des *Tr. dicoccum*, *Tr. dicoccoides*, zeigt. Ich selbst habe *Tr. aegilopoides* bisher noch nicht erhalten und kultiviert. Ist sie wirklich die Stammform des *Tr. monococcum*, dann muss sie nach meiner Ansicht mit denselben mindestens deutlich fruchtbare Bastarde geben. Eine andere Unterart des *Tr. aegilopoides* scheint nur in Vorderasien wild vorzukommen. Sie trägt den türkischen Namen *Thaoudar* und zeigt längere Begrannung der Deckspelzen beider Blüten und etwas grössere Ährchen als *Tr. aeg. boeoticum*. Dieses dürfte nach A. Schulz wohl die Stammform des zweifrüchtigen oder doppelten Einkornes sein.

Von *Tr. dicoccum* kennt man nun auch die Stammform *Tr. dicoccoides*. Sie wurde von dem österreichischen Botaniker Th. Kotschy im Jahre 1885 bei Raschaya im Hermon entdeckt, wurde aber erst 1873 in einem Wiener Herbar von Körnicke, aufgefunden und 1889 beschrieben. Im Jahre 1900 wurde nun von einem in Palästina tätigen Landwirt A. Aaronsohn das *Tr. dicoccoides* nicht nur im Hermon, sondern auch zwischen dem Hermon und dem See Tiberias sowie im Lande Gilead wieder aufgefunden. Leider wurde das *Tr. dicoccoides*

¹⁾ Vgl. A. Schulz, Die Abstammung des Einkorns. Mitteil. d. Naturf.-G. zu Halle a. S., 2. Bd., 1912.

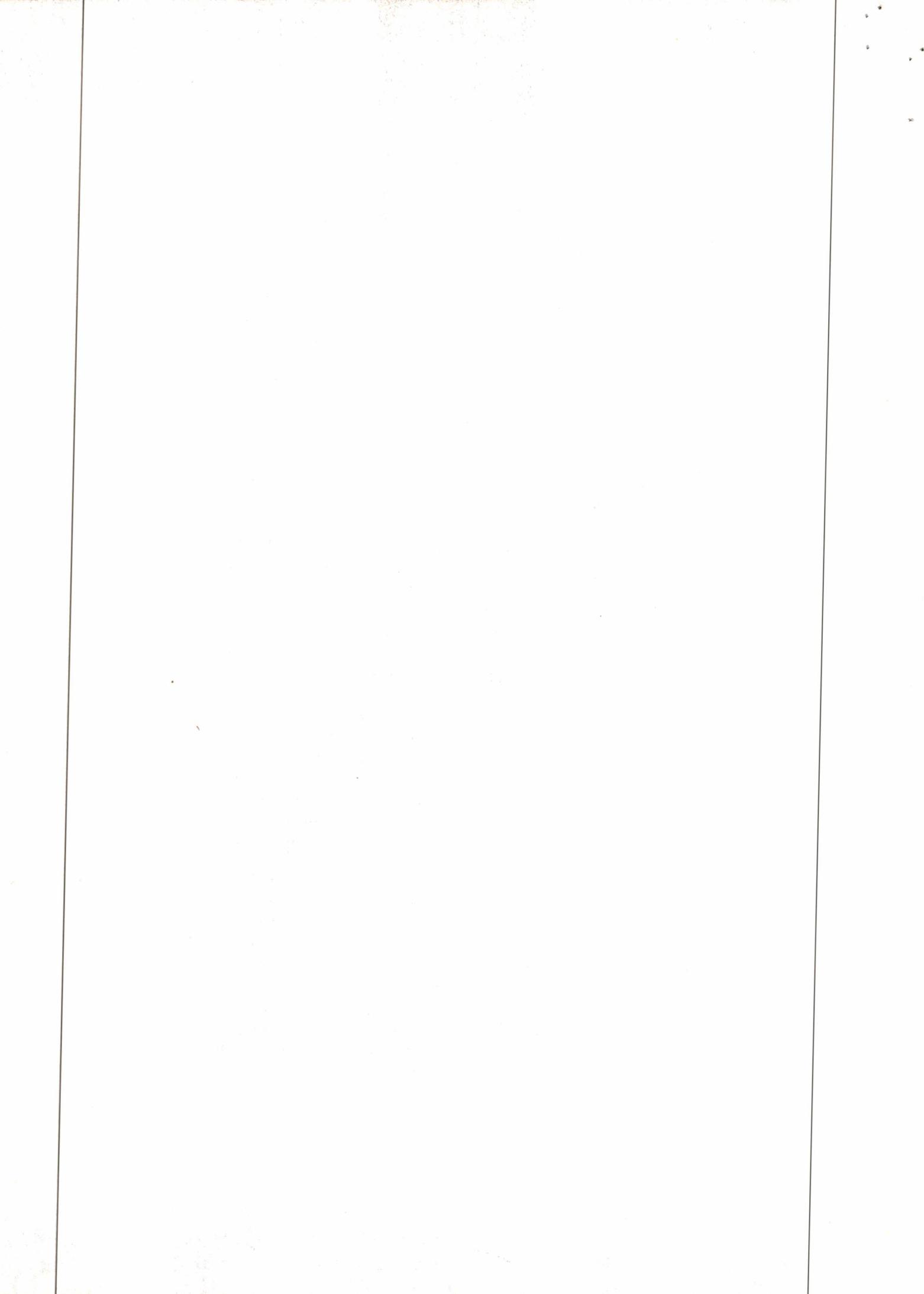


etwas vorschnell als sog. Urweizen, als Stammart aller Weizenformen gruppen, mit Ausnahme des Einkornes bezeichnet und speziell in Zeitungen gefeiert. Neben diesem syrischen *Tr. dicoccoides* wurde im Jahre 1910 auch in Westpersien von dem verstorbenen Vizekonsul Th. Strauss ein *Tr. dicoccoides* entdeckt, das nur unbedeutend im Bau der Hüllspelzen von der syrischen Pflanze abweicht.¹⁾ Die Ährenachse zerfällt bei der Reife, wie schon erwähnt, ganz von selbst, nicht erst beim Biegen oder Schlagen, wie bei *Tr. dicoccum*, *Spelta* und *monococcum*, sie zeigt ferner an ihren Kanten sowie an den Ansatzstellen der Ährchen eine dichtere und längere Behaarung, wie das meist an dieser Stelle kahle *Tr. dicoccum*; der Halm ist gegen die Ähre zu mit Mark erfüllt. Es wird heute *Tr. dicoccoides* allgemein als Stammart von *Tr. dicoccum* angesehen. A. Schulz nimmt an, dass *Tr. dicoccum* in östlich von Syrien gelegenen Strichen Vorderasiens in der Kultur aus *Tr. dicoccoides* entstanden sein dürfte. Für die nahe Verwandtschaft des *Tr. dicoccoides* und *Tr. dicoccum* spricht auch die allerdings etwas eingeschränkte Fruchtbarkeit der Bastarde zwischen diesen beiden Formen. Aber auch mit allen anderen *Triticum*-formen resultieren mehr oder weniger fruchtbare Bastarde. Dabei sei hervorgehoben, dass bei den Verbindungen des *Tr. dicoccoides* mit den Nacktweizenformen der Spelzreihe, also mit *Tr. vulgare* und *Tr. compactum*, öfters Spelzformen oder spelzähnliche Formen auftreten, die konstant zu bleiben scheinen.

Die von Aaronsohn gesammelten Formen von *Tr. dicoccoides* weichen bezüglich ihrer Hüllspelzenformen erheblich voneinander ab, wovon ich mich gelegentlich eines Vortrages²⁾ von Aaronsohn selbst überzeugen konnte. Ich selbst erhielt von Aaronsohn Formen mit wenig abweichenden Merkmalen. Jedenfalls haben sie alle eine von selbst zerfallende Ährenachse und eine sehr kräftige Behaarung derselben, wohl auch alle einen mit Mark erfüllten Halm oder wenigstens einen solchen mit einer markbedeckten Wand. Das starke Variieren der Aaronsohnschen Formen auf eine Bastardierung mit *Tr. aegilopoides* *Thaoudar*, der Stammform des *Tr. monococcum* zurückzuführen, wie A. Schulz (Geschichte des Weizens, S. 13) annimmt, halte ich für ausgeschlossen, da *Tr. dicoccoides*, mit *Tr. monococcum* bastardiert, völlig unfruchtbare Formen ergibt, wie es ja bei der Sonderstellung des *Tr. monococcum* gegenüber allen anderen *Triticum*-Arten schon nach den bisherigen Erfahrungen nicht anders zu erwarten war. Das Resultat der nun vorzunehmenden Bastardierung *Tr. dicoccoides* × *Tr. aegilopoides* *Th.* dürfte wohl meine Behauptung bekräftigen. Über die Ursache des starken

¹⁾ Vgl. A. Schulz, Über eine neue spontane Eutriticumform *Triticum dicoccoides Kcke. forma Straußiana*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 31, 1913, S. 226—230.

²⁾ Aaronsohn, Über die in Palästina und Syrien wildwachsend aufgefundenen Getreidearten. Verh. der zool. botan. Ges. in Wien Bd. 59, 1910, S. 485—509.



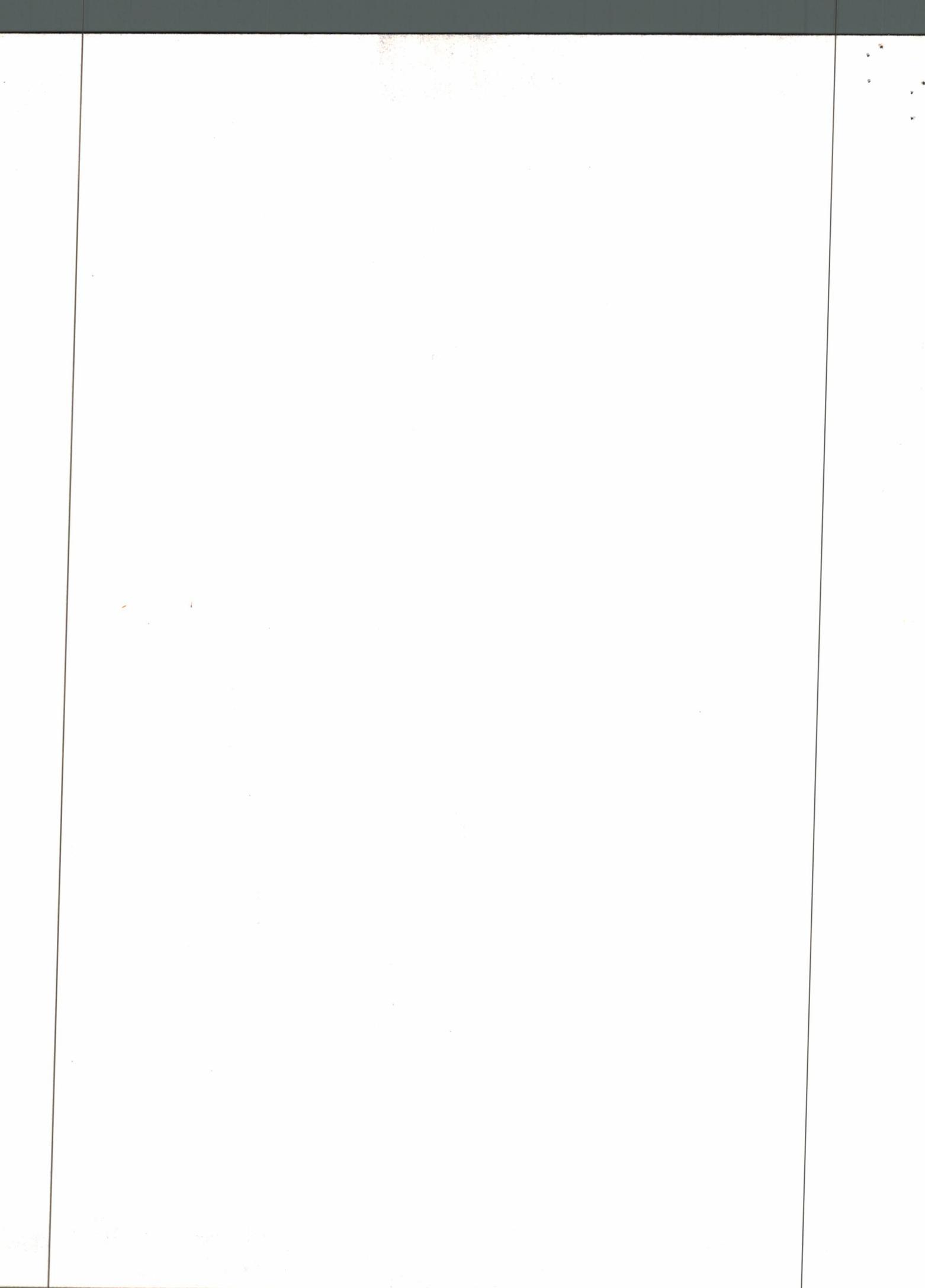
Variierens der Aaronsohnschen Form Vermutungen auszusprechen, wäre wohl verfrüht. Nur das eine sei bemerkt, dass wir es vielleicht zu tun haben mit einer Spaltungsreihe nach spontaner Bastardierung verschiedener Elementarformen von *Tr. dicoccoides*, speziell einer solchen mit markerfülltem Halm und einer solchen mit mehr hohlem Halm, von welch letzterer ja der Spelz abgeleitet werden könnte.

Praktische Bedeutung können die oben erwähnten Bastardierungen von Wildweizen \times Kulturweizen vielleicht insofern erlangen, als ein Kulturprodukt mit der Anspruchslosigkeit der wilden Form bezüglich Boden und Feuchtigkeit nicht unerwünscht wäre. Meine bezüglichen Versuche sind bisher bis zur dritten Generation gediehen, ohne dass aber bisher von einem praktisch verwertbaren Resultat gesprochen werden kann.

Auch *Triticum spelta* weist durch die Brüchigkeit seiner Ährenspindel auf ein höheres Alter hin als die *Vulgare*-Formen. Dafür spricht ganz besonders die Tatsache, dass bei älteren und neueren von mir durchgeführten Bastardierungen von *Vulgare*-Formen mit *Tr. dicoccum*, *dicoccoides*, *durum* und *turgidum* — lauter Formen mit markerfülltem Halm — wiederholt echte, vollständig fruchtbare Spelzformen, oder wenigstens spelzähnliche Formen mit hohlem Halm, mehr oder minder brüchiger Spindel neben den anderen Intermediärformen resultierten, die teilweise sofort konstant blieben.¹⁾ Die Stammform des Spelzes ist unbekannt, gewiss wird auch sie bei der Reife von selbst auseinanderfallende Früchte gehabt haben und eine dichtere Behaarung der Ährenachse an ihren Kanten und an den Ansatzstellen der Ährchen gezeigt haben, wie A. Schulz dies annimmt. Sie dürfte dem heutigen *Triticum dicoccoides* recht ähnlich gewesen sein, jedoch einen hohlen Halm besessen haben. Da es auch Spelzformen mit weniger festschliessenden Spelzen gibt und sogar Korrelationsbrecher der Korrelation: brüchige Spindel und fester Spelzenschluss vorkommen, wie einzelne meiner Bastardierungen zwischen *Tr. dicoccoides* und *Tr. vulgare*-Formen beweisen, erscheint mir die Annahme von Körnicke und von A. Schulz, dass die Nacktweizen der Dinkelreihe gar nicht direkt von spontanen Formen abzuleiten sind, sondern von Spelzweizen, sehr plausibel. Die nahe Verwandtschaft von *Tr. Spelta* mit sämtlichen Nacktweizenformen der Dinkelreihe erhellt auch daraus, dass die Bastarde stets vollständig fruchtbar sind.

Zu den Nacktweizen mit markhaltigem Halme der Emmergruppe gehört *Tr. polonicum*, das — wie A. Schulz gewiss ganz richtig annimmt — dem *Tr. durum* trotz seines abweichenden Aussehens näher steht als dem *Tr. turgidum* und *Tr. dicoccum*. Es wird von A. Schulz als eine aus *Tr. durum* hervorgegangene, konstant gewordene Missbildung

¹⁾ Die Zahlenverhältnisse, in welchen diese „neuen“ Formen auftreten, sind noch nicht genügend festgestellt, um dieselben heute schon anzuführen.

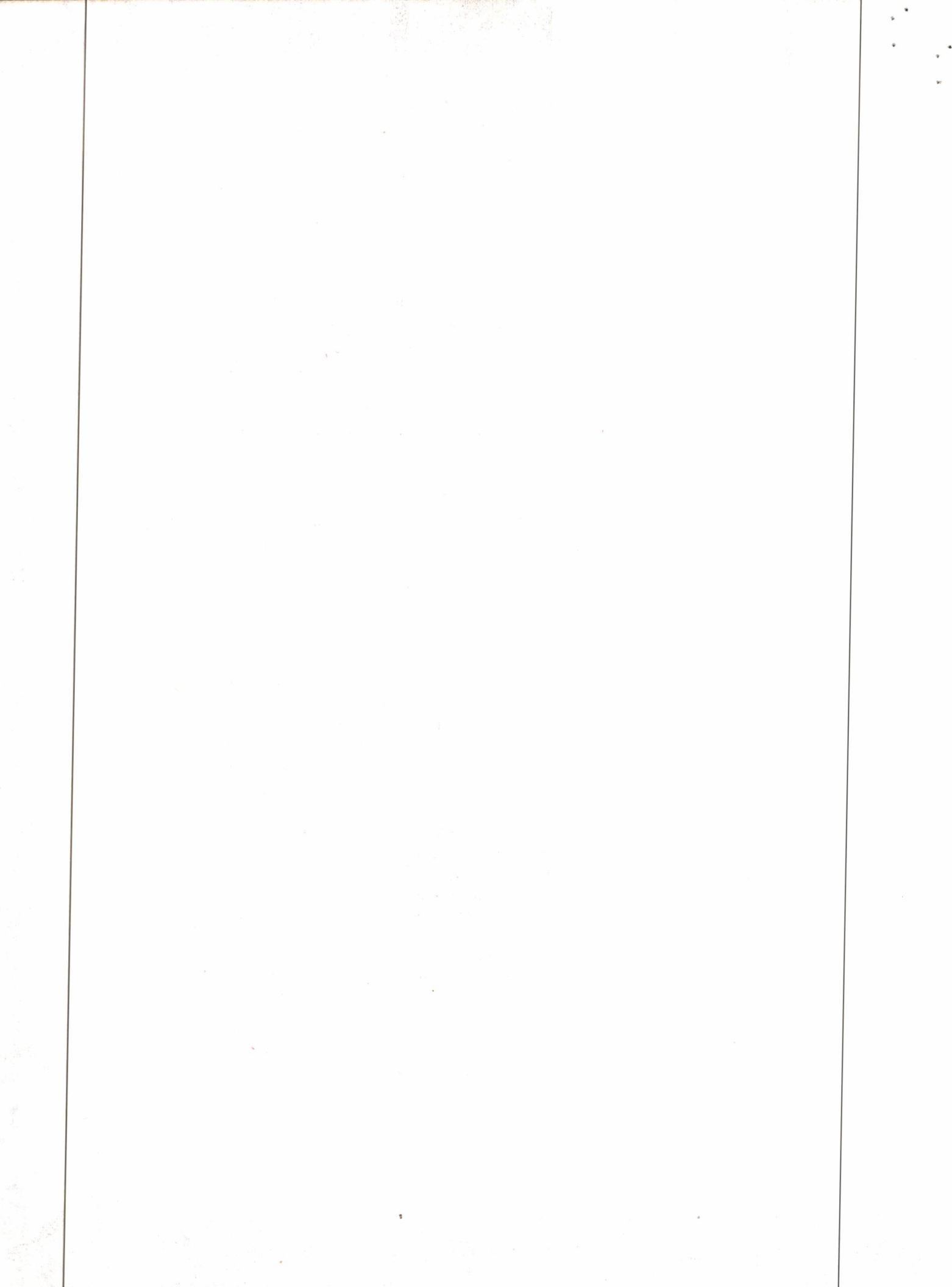


angesehen. Das Verhalten der zwar etwas abgeschwächt, aber doch bemerkenswert fertilen Bastarde zwischen *Tr. vulgare*-Formen (mit hohlem Halm) und *Tr. polonicum*-Formen (mit markführendem Halm), die in F_1 eine Intermediärform mit mittellangen Spelzen, in F_2 neben *polonicum*-, *vulgare*- und Intermediärformen ganz reine *durum*-Formen aufweisen, spricht für eine nahe Verwandtschaft des *Tr. polonicum* zu *Tr. durum*. Die etwas abgeschwächte Fertilität der *Tr. polonicum* \times *Tr. vulgare*-Bastarde lässt m. E. eine schärfere Trennung des so charakteristischen *Tr. polonicum* von der Dinkelreihe empfehlen und seine Einreihung in die Emmerreihe gerechtfertigt erscheinen. Ob die Bastarde des *Tr. polonicum* mit den normalen Nacktweizenformen der Emmerreihe fruchtbarer sind, was sehr wahrscheinlich erscheint, als die mit den Nacktweizen der Dinkelreihe, muss allerdings noch näher untersucht werden. Von Körnicke, ferner von Aschersohn und Gräbner wurde bisher *Tr. polonicum* als eigene Art aufgestellt unter ausdrücklicher Betonung sehr naher Beziehungen zu *Tr. sativum*.

Als ein recht wichtiges Unterscheidungsmerkmal der einzelnen Elementarformen des Weizens sei der Grad des Markgehaltes des Stengels bezeichnet. Die Formen *Tr. vulgare*, *Tr. compactum* und *Tr. Spelta* erscheinen schon durch die Hohlheit ihres Stengels als zusammengehörig, hingegen erscheinen deutlich davon verschieden *Tr. durum*, *polonicum*, *turgidum* durch vollen Halm, während *dicoccum* und *dicoccoides* durch wechselnden Grad des Markgehaltes eine Zwischenstellung einnehmen.

Wenn auch von Körnicke angegeben wird, dass auch bei *Triticum vulgare* Formen vorkommen wie var. *lutescens*, bei welchen der Halm eine markige Innenwand besitzt, oder *monococcum* „als hohl, zuweilen markig“ bezeichnet wird, so glaube ich doch, dass gerade dieses Merkmal, das auch mit andern in einer ziemlich festen Korrelation zu stehen scheint, bei den Urformen scharf ausgeprägt war und erst in der Kultur durch die leichte Bastardierungsmöglichkeit der Emmer- mit der Dinkelreihe mehr und mehr verwischt wurde resp. zu Zwischenformen herabgedrückt wurde. Die noch nicht aufgefundene Stammform des Spelzes, also unserer Dinkelreihe, wird sich m. E. von dem *Tr. dicoccoides* vielleicht nur dadurch unterscheiden, dass sie wie der Spelz einen bis zur Ähre hinauf hohen Halm aufzeigen wird. Heute gibt es allerdings einerseits in der Dinkelreihe Formen, die mehr oder weniger markführende Halme aufweisen, andererseits in der Emmerreihe Formen mit ziemlich hohlem Halm, eine Erscheinung, die gewiss auf die leichte Bastardierbarkeit der beiden Reihen zurückzuführen ist.

Als sehr bemerkenswert muss es bezeichnet werden, dass die phytopathologische und serologische Prüfung zu einer ganz übereinstimmenden Gruppierung der verschiedenen Elementarformen des Weizens

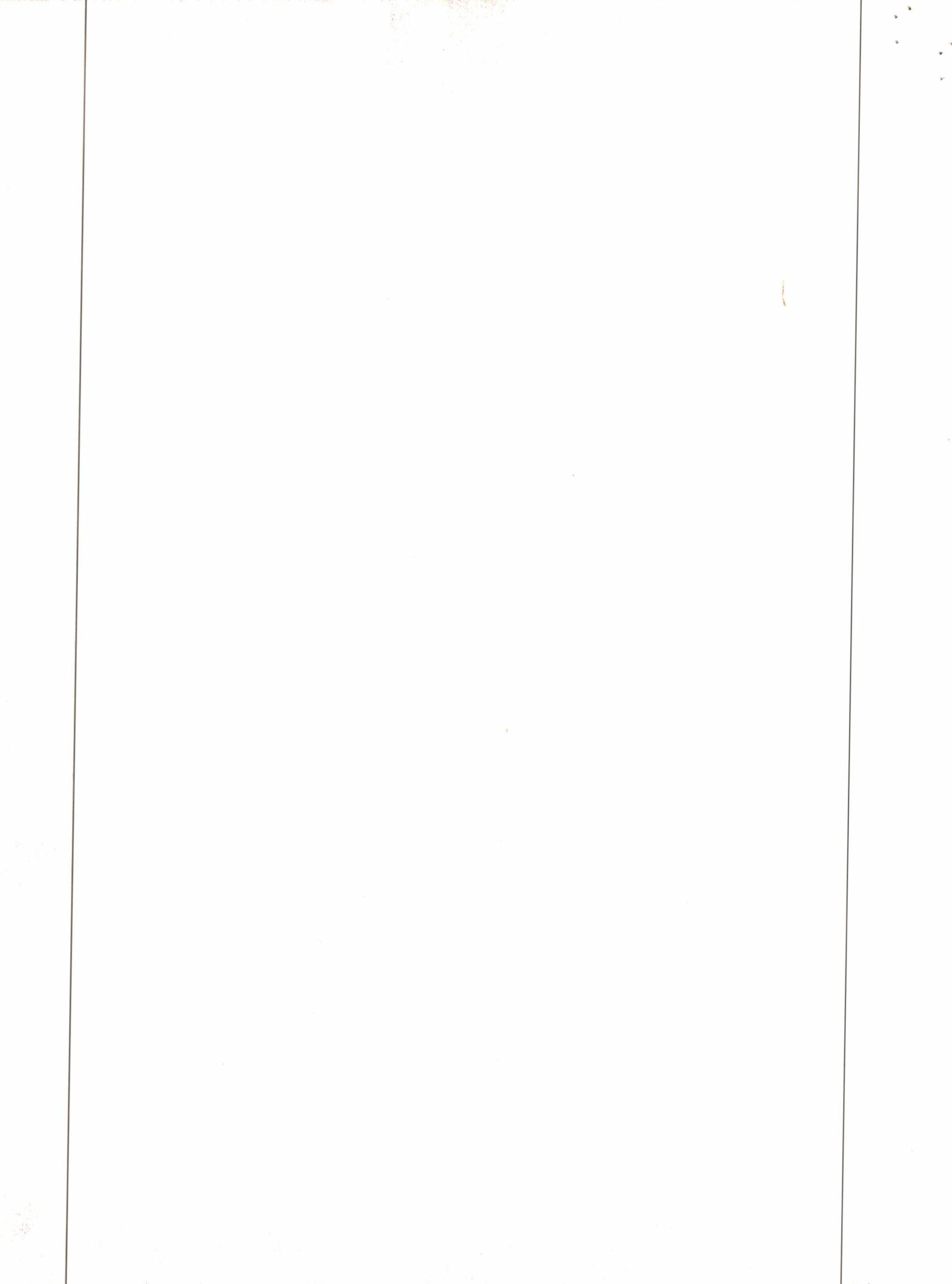


führt, wie das oben verwendete Fertilitäts- bzw. Sterilitätsprinzip. Ich meine damit die vergleichende Feststellung des Empfänglichkeits- bzw. Immunitätsgrades gegen bestimmte Pilze, besonders gegen scharf spezialisierte. Die interessanten Versuche dieser Art, welche N. Wawiloff¹⁾ unternommen hat, lassen durch Prüfung mit Braunrost (*Puccinia tritici*) und mit Meltau (*Erysiphe graminis*) als „physiologisches Reaktiv“ einen scharfen Unterschied machen zwischen den empfänglichen Formen: *Tr. vulgare* (mit einigen resistenten Rassen), *compactum*, *Spelta* (vom Meltau etwas weniger infiziert als *Tr. vulgare*) einerseits, den resistenten Formen: *Tr. durum*, *polonicum*, *turgidum* andererseits. Zu derselben Scheidung hat uns oben das Fertilitätsprinzip, ebenso aber auch das Kriterium des Grades des Markgehaltes geführt, so dass man sagen kann: hohlhalmige Formen sind im allgemeinen empfänglicher, markhalmige im allgemeinen resistenter. Damit sei allerdings nicht gesagt, dass es — vielleicht als Produkte von Bastardierung und Neukombination oder als spontane Korrelationsbrecher — nicht unter den hohlhalmigen einzelne resistente Elementarformen und unter den markhalmigen einzelne empfängliche gäbe. Jedenfalls aber sollte das weitere Studium der Frage der Empfänglichkeit oder Resistenz auf die interessante Beziehung zu dem anatomischen Datum der Markentwicklung Rücksicht nehmen. Ebenso nimmt *Tr. monococcum* durch völlige Immunität eine Sonderstellung gegenüber der erstgenannten Gruppe von Kulturweizen ein. Von besonderem Interesse ist es, dass *Tr. dicoccum* sowohl empfängliche als auch resistente Formen aufweist, sonach nach dem Immunitätsprinzip mit beiden Reihen von Kulturweizen genealogisch zusammenhängen könnte. Gewiss wäre es interessant, neben dem Prinzip der Fertilität bzw. Sterilität und dem Prinzip der Immunität bzw. Empfänglichkeit als drittes Hilfsmittel die serologische Methode zur Bearbeitung der Verwandtschaftsfragen in der *Triticum*-Gruppe zu verwenden. (Gerade bei Abgabe meines Manuskriptes erhalte ich die interessante und sehr beachtenswerte Arbeit von A. Zade,²⁾ der auf Grund seiner serologischen Studien bei den *Triticum*-Formen zu ganz denselben verwandtschaftlichen Zusammenhängen kommt wie A. Schulz, Wawiloff und ich.)

Bei der Suche nach der Stammform unseres Kulturweizens haben manche Forscher, wie wir sehen werden ganz mit Unrecht, in einer der *Triticum*-Sektion nahestehenden Art, nämlich in *Aegilops ovata* und *Aegilops cylindrica*, die Urform unseres Weizens zu erblicken geglaubt. Es gelingt zwar unschwer, Bastarde der genannten *Aegilops*-Arten mit sämtlichen *Triticum*-Formen in beiderlei Verbindungsweise, ja selbst

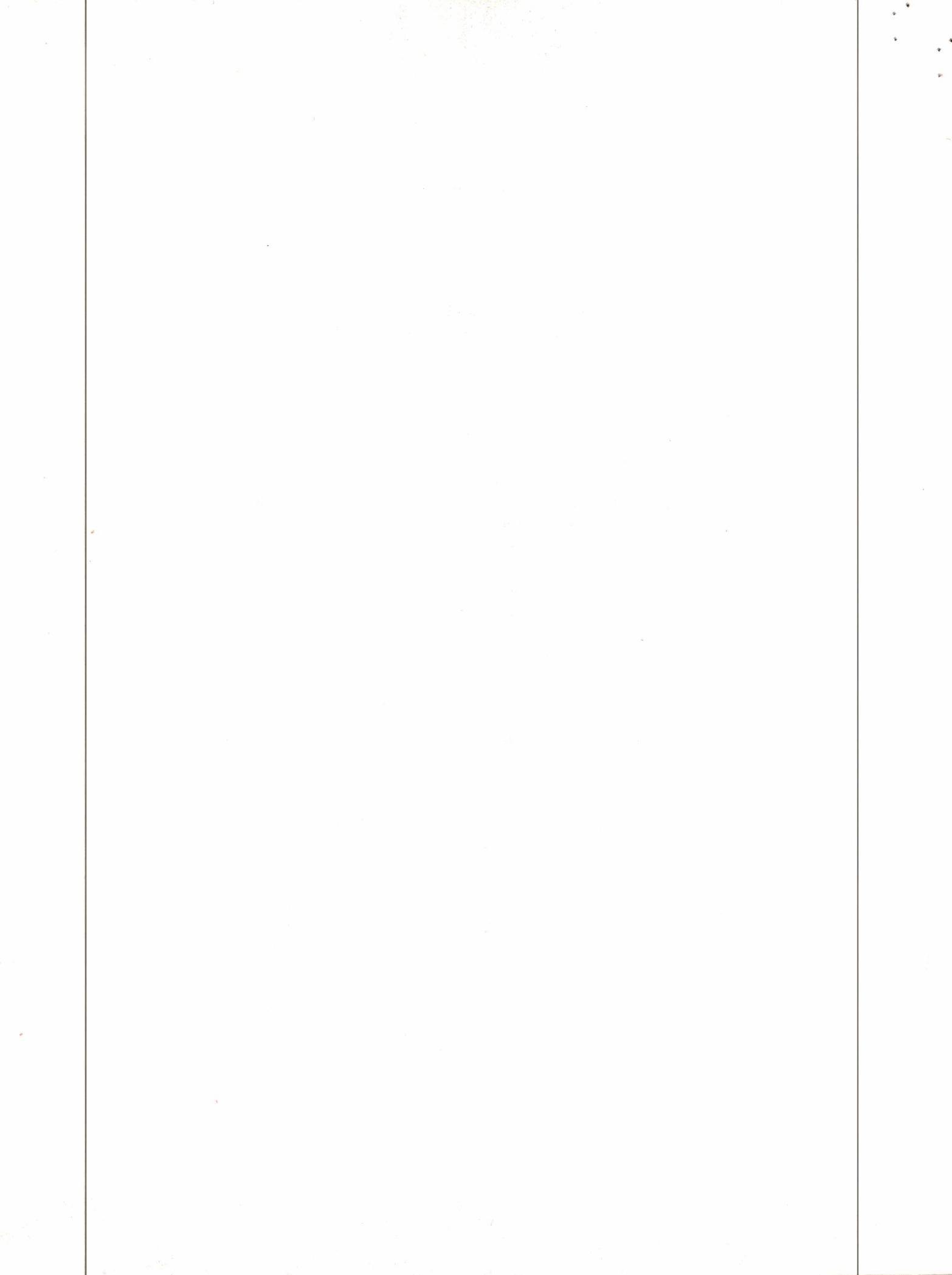
¹⁾ N. Wawiloff, Bulletin für angewandte Botanik 1913, Heft 1. (St. Petersburg).

²⁾ A. Zade, Serologische Studien an Leguminosen und Gramineen. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung Bd. 2, Heft 2, 1914.



mit *Secale cereale* und *Sec. montanum* zu erhalten, doch sind dieselben in der Regel vollkommen steril. Nur in ganz seltenen Fällen erscheint ein spontaner Ansatz möglich, schon häufiger bei Rückbastardierungen mit *Triticum*- und *Aegilops*-Pollen. Einen vollkommen verkümmerten weiblichen Geschlechtsapparat, der niemals imstande ist, Früchte zu erzeugen, weisen die *Aegilops*-Roggenbastarde auf. Die fast völlige Sterilität der *Aegilops*-Weizenbastarde spricht m. E. schon für die Sonderstellung der *Aegilops*-formen und ihre Verschiedenheit von der Weizengruppe. Die Hüllspelzen der F_1 -Generation sehen denen des Spelzes etwas ähnlich, weshalb vorschnell eine Beziehung zwischen diesen beiden Formen konstruiert wurde. Die charakteristische Eigenschaft des Spelzes: die brüchige in einzelne Glieder zerfallende Ährenspindel zeigt aber dieser Bastard weder in F_1 noch in F_2 (wenn diese in ganz seltenen Fällen beobachtet wurde), ja nicht einmal, wenn Spelz mit *Aegilops* bastardiert wurde. Die ganze Infloreszenz (oft bis zu 17 Ährchen) bricht nämlich zwar oberhalb des ersten oder zweiten verkümmerten Ährchens bei der Reife ab, zerfällt aber nicht weiter in einzelne Teile. Beim *Aegilops*-Roggenbastard bricht die Ähre oberhalb des hier fast stets behaarten Halmes überhaupt nicht ab, die Ährenspindel bleibt also absolut zäh.

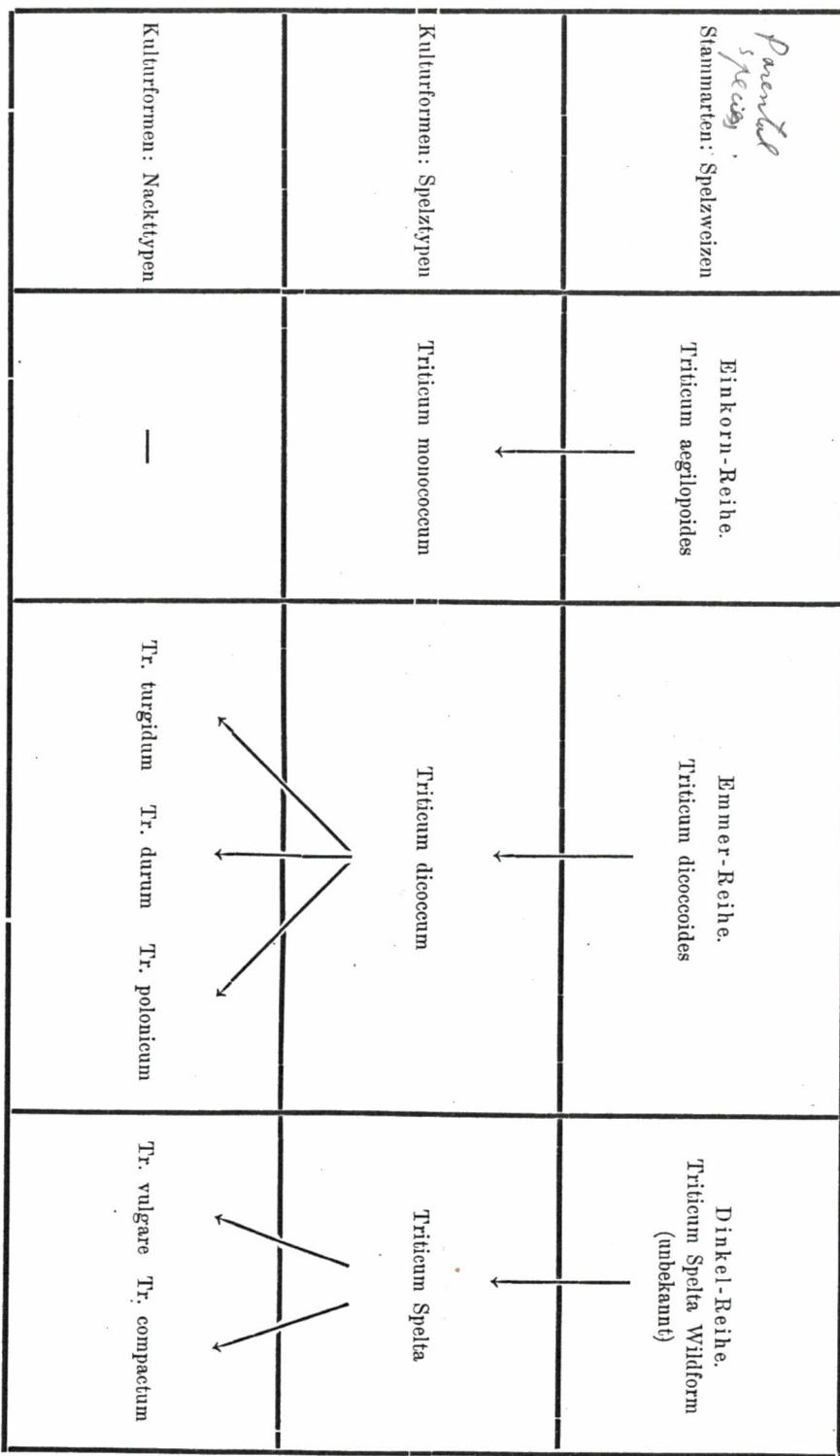
Die *Aegilops*-Weizenbastarde zeigen in F_1 eine ganz typische Verschiedenheit bezüglich der Gestalt und der Begrannung ihrer Hüllspelzen, je nachdem die zur Bastardierung verwendeten Weizenformen der Einkorn- und Emmer- oder der Dinkelreihe angehören. Die *Aegilops*-Weizenbastarde der Dinkelreihe — das sind also Kombinationen mit hohlhalmigen Weizenformen — zeigen sämtliche in F_1 , die für den Spelz charakteristische, nicht mehr bauchige, längliche, mehr oder weniger quer abgestutzte Hüllspelze mit 1—2 entwickelten stachelspitzen Nervenzähnchen nebst der Spelzenkielgranne, die aber auch fehlen kann, sobald der verwendete Weizen unbegrannnt war. Die *Aegilops*-Weizenbastarde der Emmer- sowie der Einkornreihe zeigen hingegen eine der *Aegilops*-Hüllspelze an Gestalt und Begrannung weit ähnlichere Hüllspelze und zwar um so ähnlicher, je stärker markhaltig der Halm der benutzten Weizenform war. Die Hüllspelze ist aufgeblasen, knorpelig, das ganze Ährchen fest einschliessend und trägt 2—3 meist mehr aufrechtstehende Grannen nebst 1—2 spitzen Nervenzähnchen, während die *Aegilops ovata*-Hüllspelze meist 4 abstehende Grannen trägt. Auch hier erweisen sich also die markhaltigen Formen als zusammengehörig, ebenso die hohlhalmigen, indem die beiden Gruppen bei Bastardierung mit *Aegilops* eine typische verschiedenartige Formbildung veranlassen, die so genau abgestuft ist, dass die mehr oder minder Mark im Halme führenden Weizenformen der Emmerreihe eine bezüglich Hüllspelze und Grannenausbildung mehr oder minder ähnliche Form auslösen.



Phylogenetic relationships of cultivated wheat

Stammbaum unserer Kulturweizenformen.

302 v. Tschermak:





Der Weizen lässt sich bekanntlich unschwer mit Roggen und zwar mit der Kulturform wie mit der Wildform bastardieren. Die mehr weizenähnlichen Bastarde, die sehr häufig, aber nicht immer einen unterhalb der Ähre behaarten Halm tragen, sind vollkommen steril, lassen sich aber ab und zu mit Weizen, viel seltener auch mit Roggen rückbastardieren, wie Jesenko¹⁾ kürzlich gezeigt hat. Bezuglich des Verhaltens der mehr oder minder fruchtbaren kombinierten Weizenroggenbastarde verweise ich auf die an anderen Orten bereits gegebene Literatur.

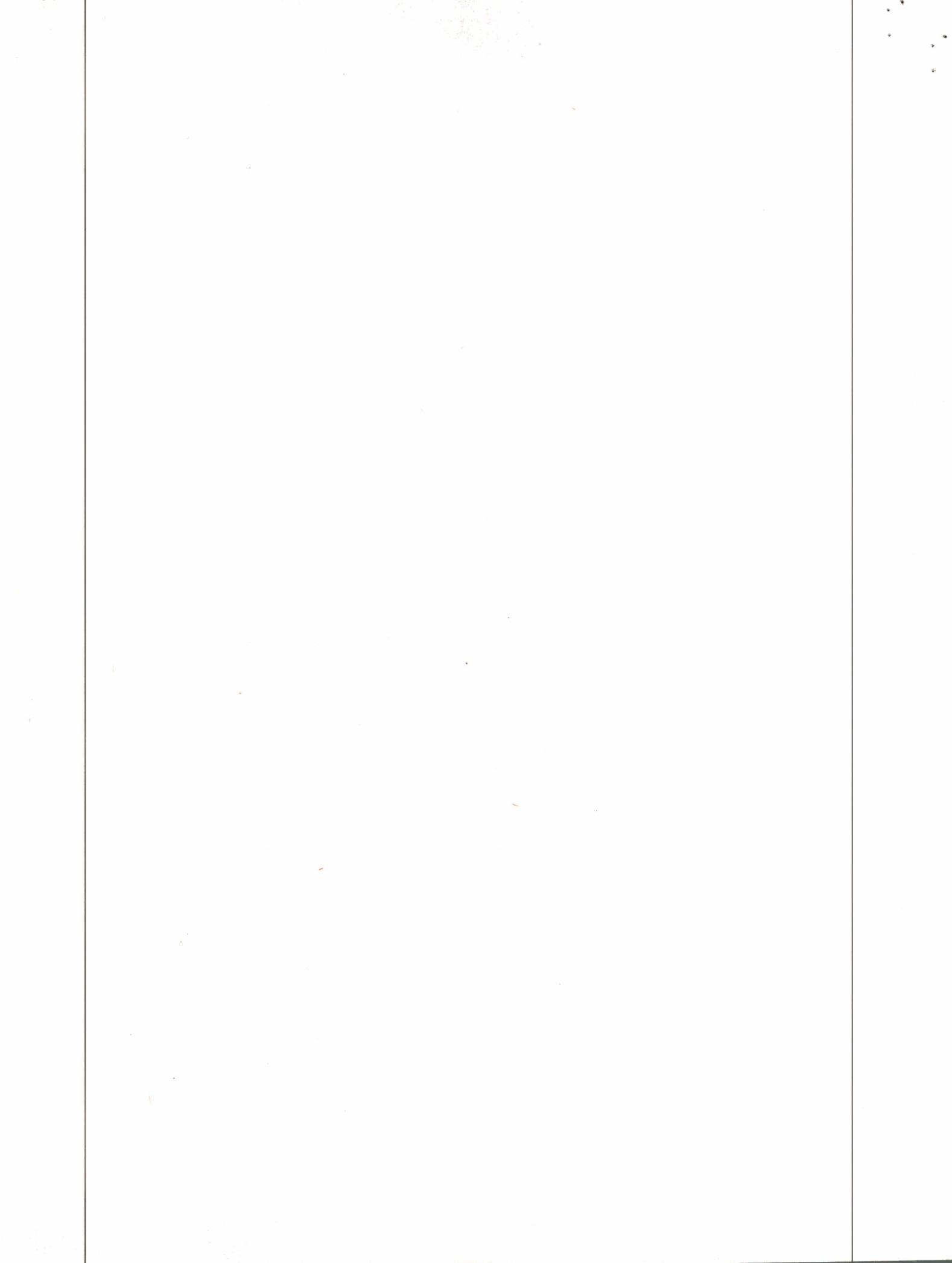
Die angeblichen Bastarde zwischen Weizen und *Tr. repens* entbehren absolut der Glaubwürdigkeit, zumal dieselben fertil gewesen sein sollen. Ebenso gehören die Bastarde zwischen *Triticum* und *Hordeum* in das Bereich der Fabel. Vermutlich sind Nacktformen der Gerste ab und zu einem Laien, der sie noch nie gesehen, als Bastarde zwischen Weizen und Gerste erschienen.

B. Roggen.

Auch beim Roggen kennen wir eine wilde Form mit bei der Fruchtreife von selbst zerfallender Ährenspindel: *Secale anatolicum*, eine der drei Unterarten von *Secale montanum*, von der wohl unser Kulturroggen *Secale cereale* abzuleiten ist. *Sec. anatolicum* (*Boissier*) ist nur in Zentralasien beobachtet worden, aus diesem ist wahrscheinlich unser Roggen in Turkestan in der Kultur entstanden, wo er heute noch im verwilderten Zustande weite Flächen bedeckt und nur zur Heubereitung verwendet wird. A. Schulz nimmt deshalb auch als erste Roggenbauer Glieder eines türkischen Volkes an. Das eigentliche *Secale montanum* (*Gussone*) wächst auf Sizilien sowie in Nordafrika, die dritte Unterart *Sec. dalmaticum* (*Visiani*) in Dalmatien und der Herzegowina. *Secale montanum* (im engeren Sinne) hat ebenso wie *Sec. dalmaticum* völlig unbehaarte Halme und kurzbegrannete Deckspelzen, die bei *Sec. dalmaticum* (mit oft bläulich bereiften Blättern) etwas länger begrannt sind. *Sec. anatolicum* zerfällt in zahlreiche Lokalformen, bei welchen die Halme meist unterhalb der Ähre behaart sind. Auch die bläuliche Bereifung und Länge der Begrannung variieren sehr bei diesen Formen. Da Formen mit langen Deckspelzengrannen und meist recht stark behaarten Halmen im westlichen Zentralasien besonders häufig vorkommen, sucht man hier die Heimat des Kulturroggens.²⁾ Doch muss erwähnt werden, dass auch unter unseren Kulturrassen ab und zu Formen mit sehr kurzen Grannen und völlig kahlen Halmen vorkommen. Der wilde Roggen ist perennierend, seine Ährenachse zer-

¹⁾ Jesenko, Über Getreidespeziesbastarde (Weizen — Roggen). Zeitschr. f. indukt. Abstammungslehre Bd. X, Heft 4, S. 311—326, 1913.

²⁾ Vgl. A. Schulz, Die Geschichte des Roggens. XXXIX. Jahresber. des Westfäl. Prov.-Ver. f. Wissensch. u. Kunst. Münster i.W. 1910/11.



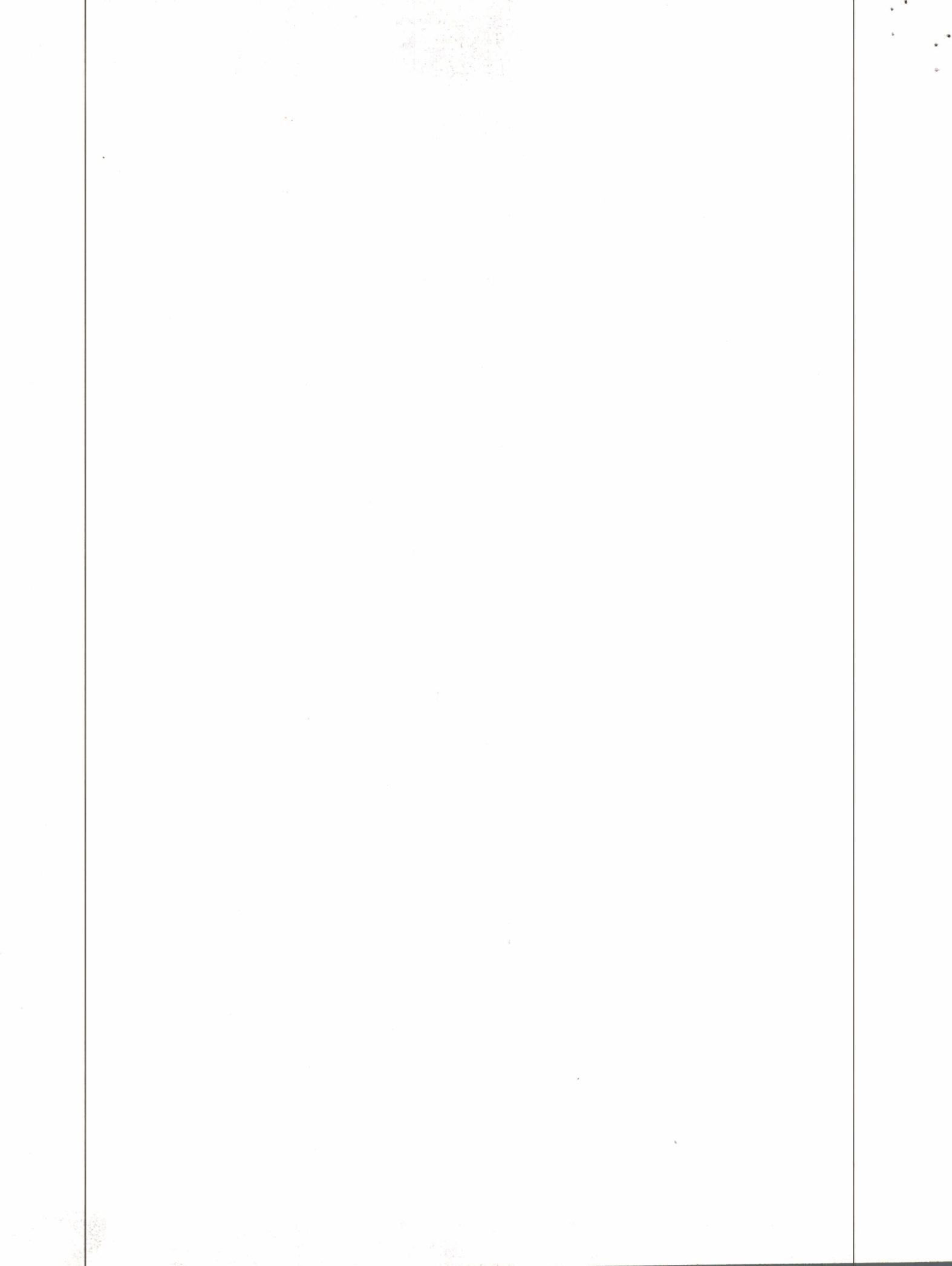
fällt bei der Fruchtreife in ihre einzelnen Glieder, die kleinen, unansehnlichen, bräunlichen bis gelblichen Früchte sind von den Spelzen fest uwschlossen.

Die wilden Roggenformen lassen sich mit den Kulturformen recht leicht bastardieren und geben fast vollständig fruchtbare perennierende Bastarde, die durch ihren Wuchs, durch ihre stengelumfassenden roten Blattröhrchen, durch ihre allerdings etwas abgeschwächte Brüchigkeit der Ähre, durch die immerhin etwas grösseren Früchte und noch andere Merkmale viel mehr der Wildform als der Kulturform gleichen. Das leichte Gelingen sowie die fast vollständige Fruchtbarkeit jener Bastardierung, ebenso die Aufspaltung in verschiedene Kombinationen von F_2 ab spricht entschieden dafür, dass unsere Kulturroggenformen mit dem wilden Roggen nahe verwandt sind. Die Fähigkeit zu perennieren ist übrigens auch unserem Kulturroggen noch nicht ganz verloren gegangen. Die Stoppeln treiben häufig, wenn sie nach der Ernte noch längere Zeit auf dem Felde belassen werden, wieder aus. Nicht oder schlecht befruchtete Pflanzen zeigen besonders diese Fähigkeit, neue Triebe im Spätsommer zu bilden; ja in Südrussland scheint heute noch eine Rasse kultiviert zu werden, die durch Jahre in der Weise landwirtschaftlich ausgenutzt wird, dass man die Winterstoppel neuerdings ausschlagen lässt.

C. Gerste.

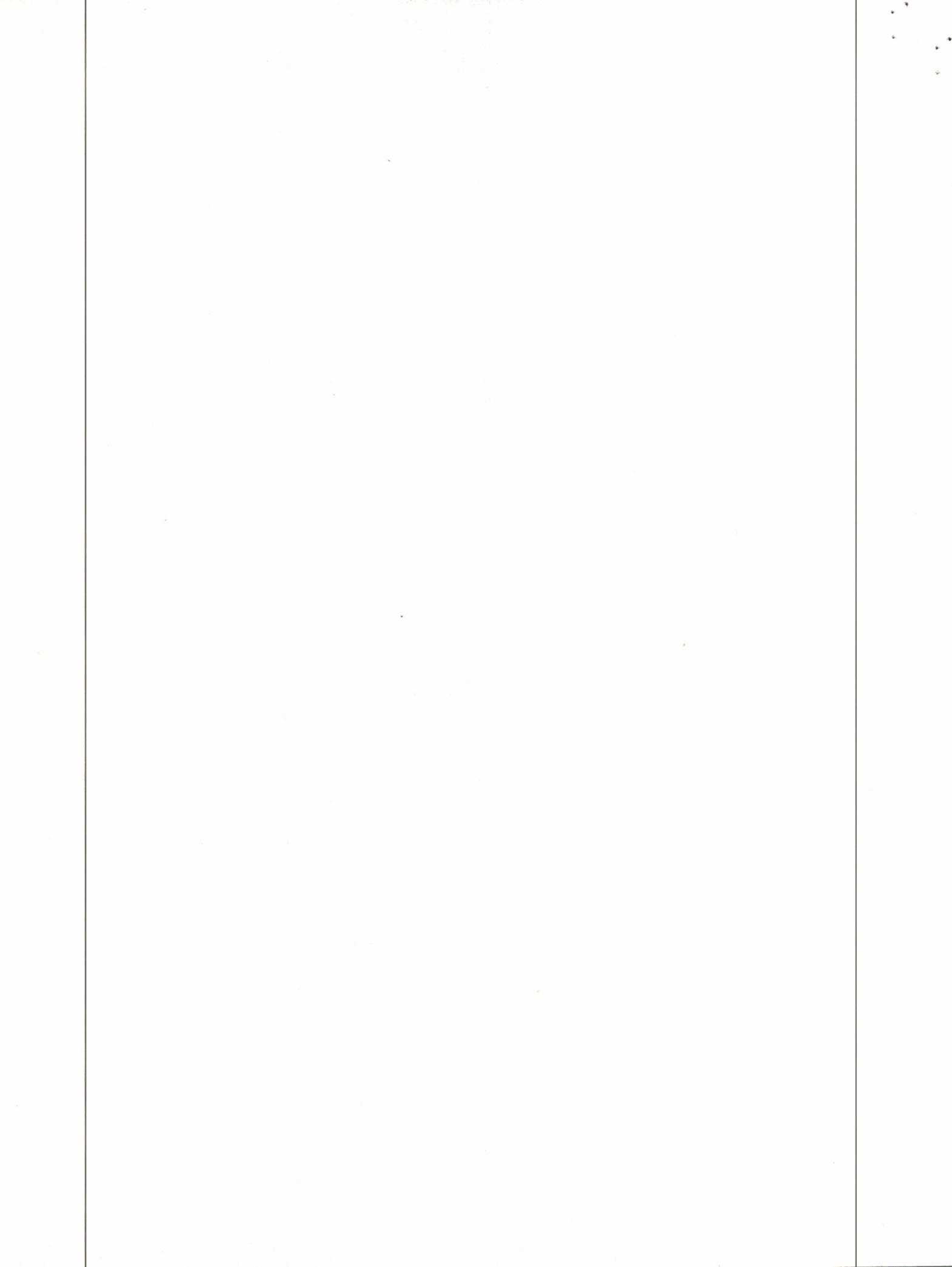
Die zahlreichen kultivierten Gerstenformen werden meines Erachtens am zweckmässigsten in nur zwei grosse Reihen gegliedert: in die zweizeiligen Gersten *Hordeum distichum L.* und in die mehrzeiligen Gersten *H. polystichum Doell.* Die beiden Reihen zerfallen wieder in je zwei Hauptgruppen, nämlich *Hordeum distichum* in *H. distichum nutans Schübl.* und *H. distichum erectum Schübl.*, die *polystichum*-Reihe in *H. vulgare L.* oder *H. tetrastichum (Koernicke)* und in *H. hexastichum L.* Während noch bis vor wenigen Jahren angenommen wurde, dass sämtliche Kulturgerstenformen auf eine Stammform, nämlich auf *H. spontaneum Koch* (= *H. ithaburensis Boissier*), das in vielen Strichen Vorderasiens sowie in Nordostafrika einheimisch ist, zurückzuführen sei, hat noch Körnicke kurz vor seinem Tode diese Ansicht aufgegeben und die mehrzeiligen Gersten von einer anderen Form, *H. Ithaburensis Boiss.* var. *ischnatherum*, abgeleitet. Auch A. Schulz¹⁾ hält es für wahrscheinlich, dass das eigentliche *H. distichum* von einer anderen wilden Form abstammt, als das eigentliche *H. polystichum*. Wir werden sehen, dass die Schlüsse, die wir aus unseren Bastardierungsversuchen ziehen können, sehr zugunsten zweier (oder mehrerer) Ursprungsformen unserer Kulturgersten sprechen. Wie alle Wildgetreideformen hat auch *H. dist.*

¹⁾ A. Schulz, Die Abstammung der Saatgerste, *Hordeum sativum*. Mitteil. der Naturf.-Ges. zu Halle a. S. Bd. I, 1911, Nr. 3.



spontaneum eine bei der Reife von selbst in ihre einzelnen Glieder zerfallende Ährenachse. Die Kanten derselben sind zottig behaart, die Rückenspelzennerven sind bezahnt (also Typus β nach der Svalöfer Bezeichnung). Die Kornbasis zeigt in den mir zugesandten Mustern stets eine allerdings nur schwach ausgebildete Querfurche, weshalb H. spontaneum diesbezüglich nicht den nutans-, sondern den erectum-Formen — allerdings mit abgeschwächtem Charakter — zuzuzählen ist. Andererseits trägt Hordeum spontaneum wenigstens verhältnismässig lange, ziemlich schmale Ähren, weshalb es von Körnicke als der nutans-Form recht nahe stehend betrachtet wurde. Es gibt allerdings schmale zweizeilige Formen, welche nutieren und doch die von Atterberg als erectum-Merkmal bezeichnete Querfurche an der Kornbasis tragen, wie die Svalöfer-Svanhalserste. Es wird daher jetzt stets nötig sein, zu sagen, nach welchem Klassifikationsprinzip — ob nach Basalfurche oder nach Ährenneigung — eine Gerste als dem nutans- oder erectum-Typus zugehörig bezeichnet wird. Ich möchte H. spontaneum nicht bloss wegen des erectum-Kornmerkmals, sondern auch wegen seiner dichteren Ährchenstellung und infolgedessen auch mehr aufrechten als nickenden Ährenstellung zu dem schmalährigen Typus, keineswegs aber zu dem Zeocrithumtypus der erectum-Formen zählen. Eine typische 4- oder 6zeilige wilde Form ist nicht bekannt, wohl aber hatte Körnicke von J. Bornmüler im Jahre 1895 eine wilde, in Kurdistan in der Nähe der persischen Grenze aufgefundene wilde Form erhalten, die bezüglich der Ähre vom typischen H. spontaneum dadurch abwich, dass die Grannen der Mittelährchen feiner waren und die Deckspelzen der Seitenährchen nicht wie bei diesem und dem normalen H. distichum stumpf, sondern spitz zulaufend oder sehr kurz und fein begrannt waren. Diese Form ist nach Körnicke identisch mit einer schon früher am Port-Juvale bei Montpellier eingeschleppt gefundenen, wahrscheinlich aus den Euphrat-Tigrisländern stammenden, von Cosson H. Ithaburens var. ischnatherum genannten Gerste. Da solche Formen mit zugespitzten, auch länger begrannten Spelzen der Seitenährchen (besonders wenn diese fruchtbar werden) unter den Hybriden zwischen der distichum- und polystichum-Reihe schon lange bekannt sind, hält Körnicke jene wilde, wohl als zweizeilig zu klassifizierende Gerste aus Kurdistan für die Stammform von Hordeum vulgare, also wohl auch der gesamten polystichum-Reihe.

Die Resultate meiner zahlreichen Bastardierungen sprechen dafür, dass wir genötigt sind, neben der bereits bekannten 2zeiligen Wildform noch eine oder zwei vielzeilige Stammformen anzunehmen. Die Bastardierungen sämtlicher bekannter 2zeiliger Formen — gleichgültig, ob bei ihnen die sterilen Seitenährchen kräftig oder rudimentär entwickelt sind, wie bei H. distichum deficiens und Steudelii — untereinander oder mit H. spontaneum, das sehr kräftig entwickelte



Spelzen der seitlichen Ährchen trägt, geben nämlich niemals vielzeilige Formen, auch niemals Formen, bei denen nur ab und zu ein seitliches Ährchen fruchtbar wird, wohl aber dominiert die normale Entwicklung der sterilen oder meist doch Staubgefäß führenden seitlichen Ährchen über die Verkümmерung oder rudimentäre Anlage derselben. Bei Bastardierung¹⁾ der 2zeiligen langen Formen mit 4zeiligen Formen dominiert in F_1 die Zweizeitigkeit, in F_2 resultieren 2zeilige und 4zeilige Formen im Verhältnis 3:1. Die kurze 2zeilige (Zeocritum-Form) schlägt in F_1 auch die 6zeilige Form; es resultieren stets 2zeilige kurze Formen mit völlig oder fast völlig fruchtbaren seitlichen Ährchen, in F_2 erhalten wir das Verhältnis 2zeilig : 6zeilig = 3:1. Hingegen ergibt die Bastardierung der 2zeiligen Zeocritum-Form mit einer langen 4zeiligen in F_2 als Novum auch 6zeilige lange (parallelum-) und 6zeilige kurze (pyramidalum-) Formen, und zwar im Verhältnis 2zeilig : 4zeilig : 6zeilig = 12:3:1.

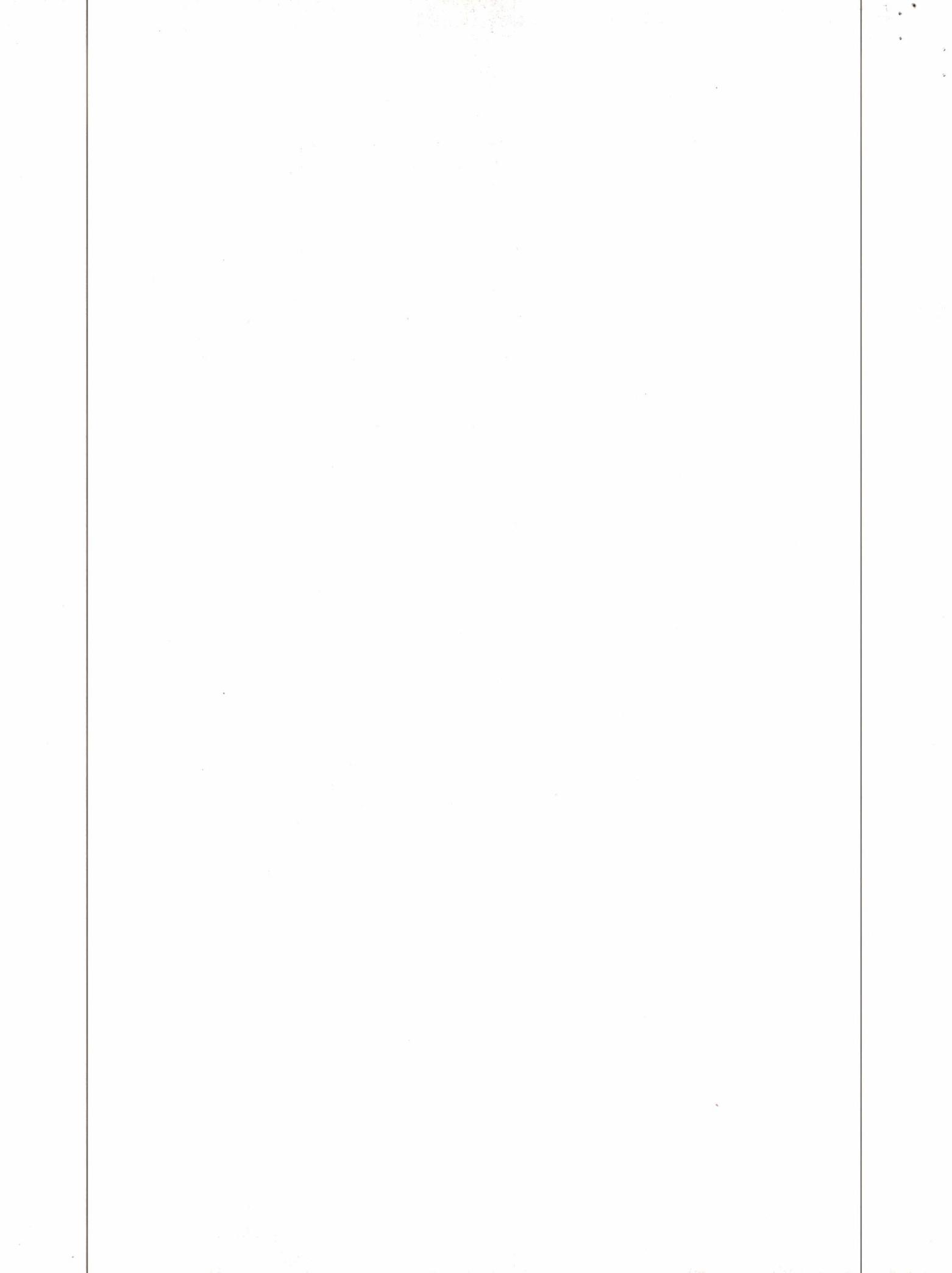
Dementsprechend müssen nach meiner Ansicht die Faktoren-Formeln lauten:

$$\begin{aligned} &\text{typische Formen 2zeilig, lang} = ABC, \\ &\text{atypische Formen } ^2) \text{ von 2zeilig, dicht, lang} = AbC, \\ &\quad 2\text{zeilig, dicht, kurz} = A b C, \\ &\quad 4\text{zeilig, lang} = aBC, \\ &\quad 6\text{zeilig} = abC, \end{aligned}$$

wobei A den gegen B und C epistatischen Faktor für Zweizeitigkeit, B den gegen C epistatischen Faktor für Vierzeitigkeit, C jenen für Sechszeitigkeit bedeutet. Hingegen resultiert bei Bastardierung der typischen langen 2zeiligen Form (ABC) mit der 6zeiligen Form (abC) in F_2 als Novum die 4zeilige Form aBC im Verhältnis 2zeil. : 4zeil. : 6zeil. = 12:3:1. Es muss ferner erwähnt werden, dass die bei Bastardierung von 2zeiligen mit vielzeiligen Formen in F_1 und F_2 sehr häufig auftretenden 2zeiligen Formen mit mehr oder minder fruchtbaren seitlichen Ährchen stets heterozygotisch sind, also stets aufspalten, niemals konstant sind. In Bestätigung dieser Faktoren-Formelaufstellung ergibt die genannte Zeocritum-Gerste (AbC) mit einer 6zeiligen Form (abC), bastardiert kein 4zeiliges Novum (aBC), die typische 2zeilige lange Form ABC mit einer 4zeiligen (aBC) bastardiert kein 6zeiliges Novum (abC). Bei

¹⁾ Vergl. speziell meine Darstellung in Fruwirth, Züchtung der landw. Kulturpflanzen. 4. Bd., 2. Aufl., 1910.

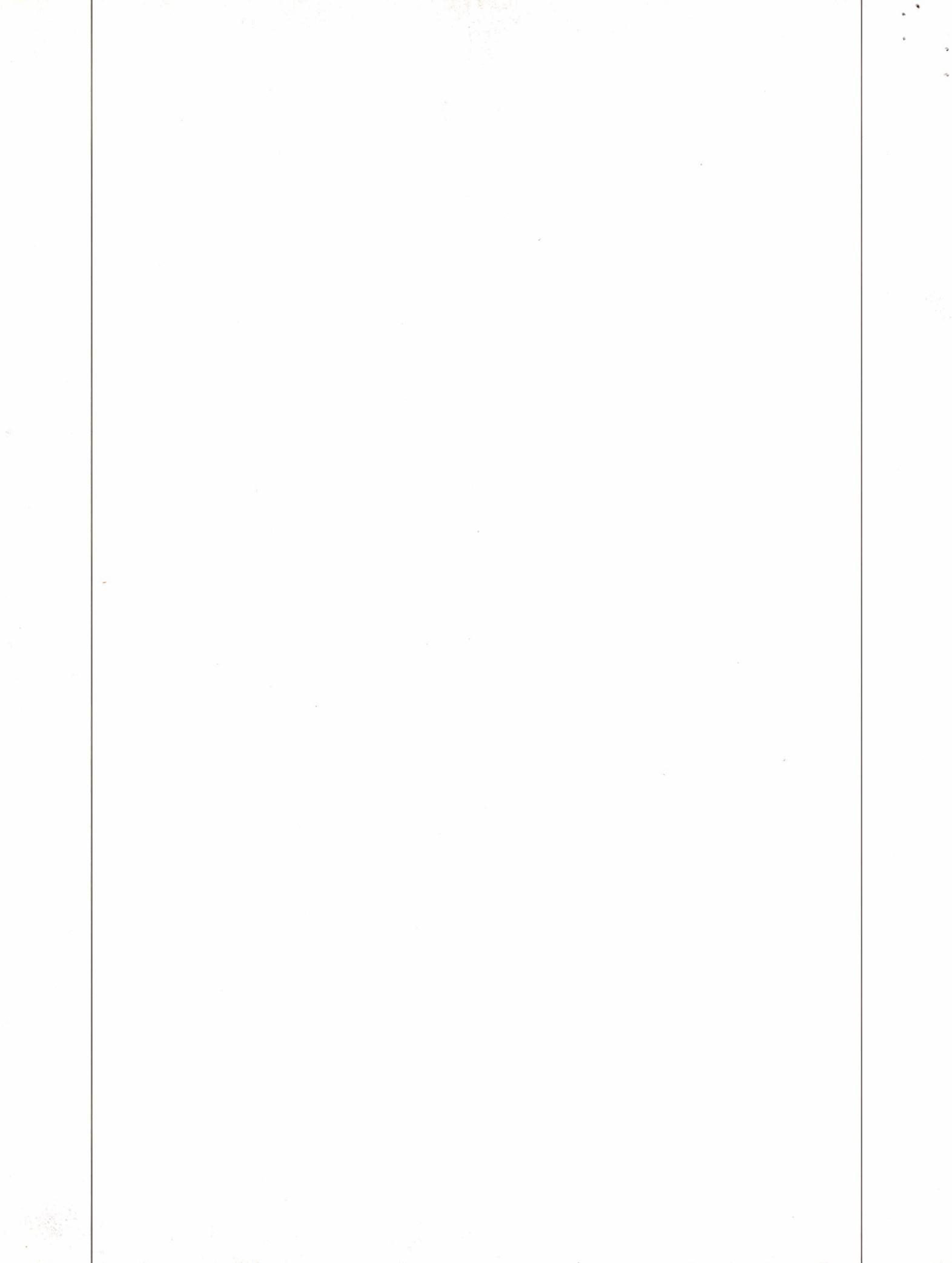
²⁾ Die Übereinstimmung dieser Ausnahmetypen unter den 2zeiligen langen Gersten (beobachtet von Biffen und von E. von Tschermak) mit den Zeocritumtypen bezüglich der Faktorenformel für die Zeilenzahl darf nicht auffallen. Es besteht eben keine absolute Korrelation zwischen Langform und dem Besitz aller drei Faktoren für Zeilenzahl (ABC); andererseits ist die Differenz zwischen jenen 2zeiligen Ausnahmetypen und dem Zeocritumtypus — beide Typen zeigen dichte Ährchenstellung — in einer grösseren Anzahl von Faktoren gelegen, welche die Ährenlänge und andere Unterscheidungsmerkmale bestimmen.



Bastardierung der *H. hexastichum parallelum* (*a b C*) mit gewissen „atypischen“, schmalen, aber dichteren 2zeiligen Formen (*A b C*) dominiert die Zweizeitigkeit, bei der Spaltung fehlen jedoch 4zeilige Formen. Unter den 2zeiligen Spaltungsprodukten finden sich in diesem Falle keine vollständig typischen triangulär gebauten *Zeocrithum*-Formen, hingegen breite, 2zeilige, dichte *erectum*-Formen, ähnlich wie auch *H. spontaneum* gebaut ist. Die Vierzeitigkeit (*a B C*) dominiert schliesslich über die Sechszeitigkeit (*a b C*). In F_2 erhält man Spaltung nach dem Verhältnis 3 : 1. Die Ährentypen sind natürlich voneinander verschieden, je nachdem kurze 4zeilige Formen mit kurzen 6zeiligen oder lange Formen mit kurzen oder reziprok bastardiert wurden. Aus den angeführten Daten erheilt jedenfalls, dass

1. vielzeilige Formen niemals aus blossen Bastardierungen zwischen 2zeiligen hervorgehen können,
2. dass eine engere Beziehung zwischen *H. distichum nutans* und *H. tetrastichum* besteht,
3. ferner eine engere Beziehung zwischen *H. distichum erectum* und *H. hexastichum parallelum*,
4. eine engere Beziehung zwischen *H. distichum Zeocrithum* und *H. hexastichum pyramidatum*,
5. dass sämtliche Intermediärfomren der 2zeiligen Gerste mit fruchtbaren seitlichen Ährchen heterozygotisch, daher niemals konstant sind.

Aus dieser Zusammenstellung ergibt sich nun wohl sehr deutlich die Berechtigung der Annahme einer vielzeiligen Urform neben der bereits bekannten wilden 2zeiligen Form. Das uns bekannte 2zeilige, langährige, lockere, schmale *H. spontaneum* wurde deshalb zunächst auf seinen Faktorengehalt geprüft. Da dasselbe mit vierzeiligen Kulturformen (*a B C*) bastardiert in F_2 niemals sechszeilige (*a b C*) ergibt, muss seine Faktorenformel, der für die typischen 2zeiligen, langährigen Kulturformen festgestellten Formel ABC entsprechen. Es kann daher wohl nur eine 6zeilige (*a b C*) — vermutlich zugleich kurzährige, breite und nutierende *pyramidatum*-Form — als zweite Stammform in Betracht kommen. Aus der Bastardierung dieser beiden Stammformen wären seinerzeit als Nova 4zeilige kurze und 4zeilige lange — neben 2zeiligen kurzen und 6zeiligen langen als Neukombinationen — hervorgegangen. Hingegen würde die Formel *A b C*, wie sie atypischen — dichteren — 2zeiligen langen Formen und der *Zeocrithum* zukommt (erwiesen durch Auftreten von 6zeiligen, bei Bastardierung mit 4zeiligen), nur beim Zusammenwirken mit einer 4zeiligen von der Formel *a B C* zu 6zeiligen Hybride deszendenten führen können. Zudem ist aus historischen Gründen anzunehmen, dass die kurze 6zeilige Form (*H. hexastichum pyramidatum*), die am längsten bekannt ist, der unbekannten vielzeiligen Urform am nächsten steht.



Bastardierungen zwischen Kulturerstenformen und *H. murinum* sowie *H. bulbosum*, ferner mit *Elymus* sind mir niemals gelungen.

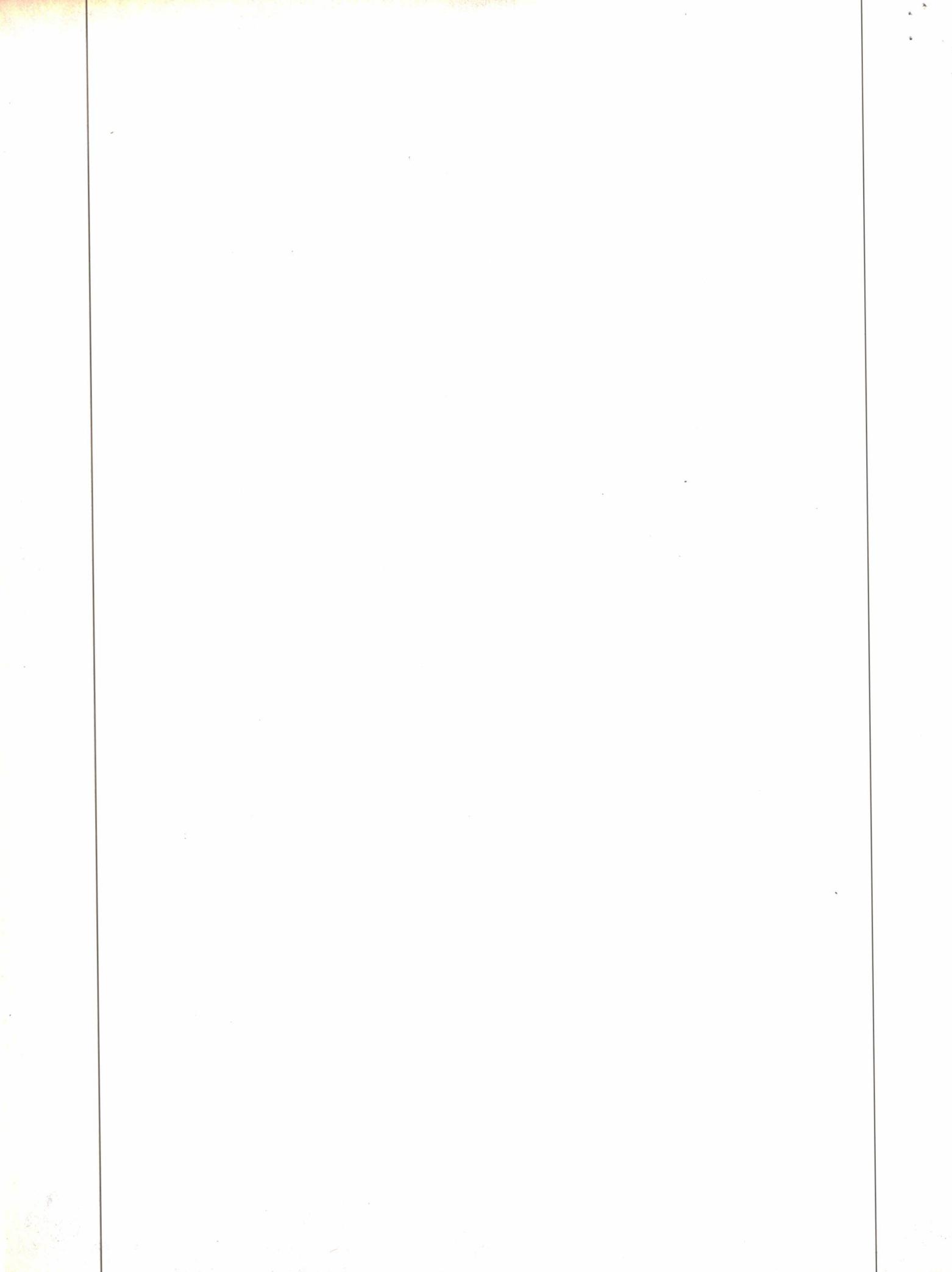
D. Hafer.

Die Kulturformen des Hafers *Avena sativa L.* werden nach Körnicke in 3 Gruppen zusammengefasst, nämlich als Rispenhafer mit nach allen Seiten ausgebreiteten Rispenästen: *Av. sativa patula Al.*, als Fahnenhafer mit zusammengezogener fahnensartig nach einer Seite gewendeten Rispen: *Av. sativa orientalis L.* und als nackter Hafer mit Körnern, die nicht mit den Spelzen verwachsen sind: *Av. sativa nuda L.* Diesen fügt Körnicke als halbwilde Hafer noch hinzu den Kurzhafer *Av. brevis Roth.* und den Rauh- oder Sandhafer *Av. strigosa Schreb.* A. Schulz unterscheidet ausser diesen 5 Gruppen noch den Mittelmeerrafer *Av. byzantina C. Koch* und den abessinischen Hafer *Av. abyssinica Hochstetter.* Diese 7 Gruppen sollen namentlich nach den Untersuchungen von Thellung nicht von einer Art, sondern wahrscheinlich von 4 Arten abstammen, und zwar *Av. sativa orientalis* und *nuda* von *Av. fatua L.*, *Av. strigosa* und *brevis* von *Av. barbata Poll.* *Av. abyssinica* von *Av. Wiestii Steudel* und *Av. byzanthina* von *Av. sterilis*.¹⁾

Mein eigenes Beobachtungsmaterial reicht nur hin, um mich über die Stammform unseres Rispen- und Fahnenhafters, nämlich über *Av. fatua* zu äussern, dafür kann ich aber hier um so bestimmter urteilen. *Av. fatua* (wie auch alle andern Wildformen) unterscheidet sich vor allem dadurch von *Av. sativa*, dass zur Zeit der Fruchtreife die ganze Inflorenszenz von der Ährchensspindel von selbst oder bei ganz geringer Erschütterung abspringt. Die Anheftungsstelle des Blütchens, welche eine hufeisenförmige Gestalt hat, ist für alle Wildhaferformen ganz charakteristisch. Bei *Av. fatua* besitzt aber jedes einzelne Blütchen eines Ährchens diese ringförmige Kallusbildung, weshalb das ganze Ährchen leicht in die einzelnen Blütchen zerfällt, während bei *Av. sterilis* nur das untere Korn eine solche charakteristische Anhaftungsstelle aufweist, das zweite und das dritte Korn aber sehr fest an den Ährchenstielchen sitzen, so dass sie im festen Verbande mit dem ersten Korne bleiben.

Av. fatua besitzt ferner einen kranzförmigen Haarschopf am Grunde der Deckspelzen, die ebenso wie die Stielchen bei sämtlichen Blütchen behaart sind. Mit den genannten Merkmalen steht ferner in absolut untrennbarer Korrelation die ganz charakteristische Begrannung (gekniete Granne) eines jeden der Blütchen. Die Vererbung gerade des Wildhaftertypus bei Bastardierung mit Kulturformen ist nun deshalb viel leichter festzustellen als die Vererbung der Wildformmerkmale anderer

¹⁾ Thellung, Die Geschichte des Saathafers. Sond.-Abdr. aus dem 41. Jahresber. d. Westphäl. Prov.-Ver. f. W. u. K. Münster 1913, S. 204—217.

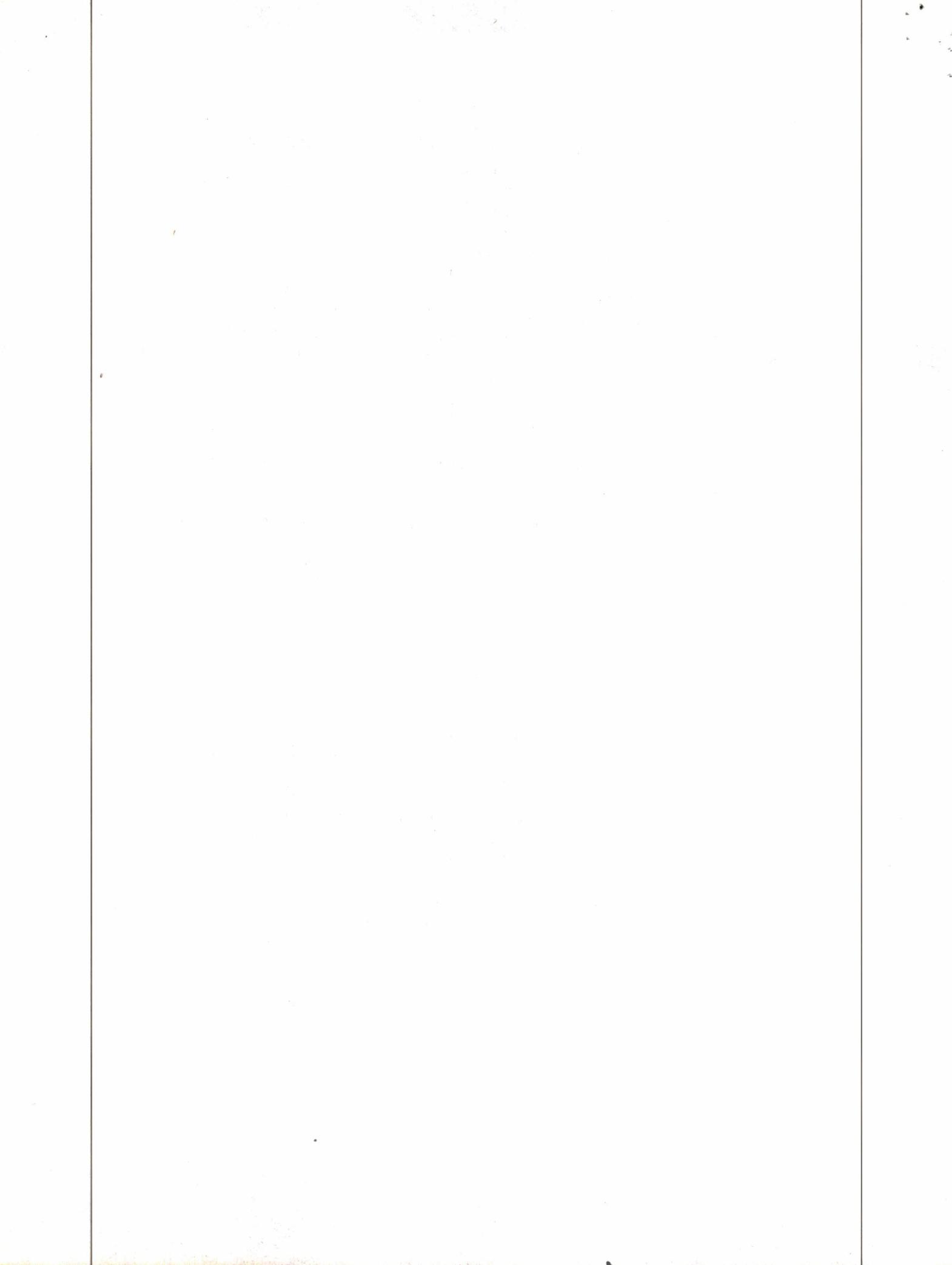


Getreidearten, weil die Wildhafermerkmale: Auseinanderfallen des Ährchens bei der Reife, ferner Behaarung der Deckspelzen aller Blüten der Ährchen sowie auch am Kallus und an der Rachis, endlich Begrannung aller Ährchenblüten in unlösbarer Korrelation bleiben, sich also wie eine einzige Anlage vererben. Die erste Generation der Bastarde zeigt Intermediärstellung, nämlich ziemlich kräftige Behaarung der Deckspelzen, jedoch bloss der unteren Blüte sowie ihrer Basis; die Begrannung erstreckt sich bloss auf das erste, höchstens noch auf das zweite Blütchen und die Körner, die nicht mehr die charakteristische Ansatzstelle aufweisen, fallen leicht aus. In der zweiten Generation resultieren Vertreter der reinen Wildform, der reinen Kulturform und intermediäre Individuen. In der dritten Generation bleiben die Wildhafer-Individuen vollständig konstant, die Kulturhafer-Individuen erweisen sich teils als konstant, teils spalten sie noch Wildhafer-Individuen ab, während von den Intermediär-Individuen ein Teil konstant bleibt, ein Teil noch kompliziert weiter aufspaltet. Das nachfolgende Schema zeigt im Detail die Aufspaltungsweise:

Schema der bifaktoriellen Vererbungsweise nach dem sog. Gerstenspelzentypus
(festgestellt für Kulturhafer \times Wildhafer).

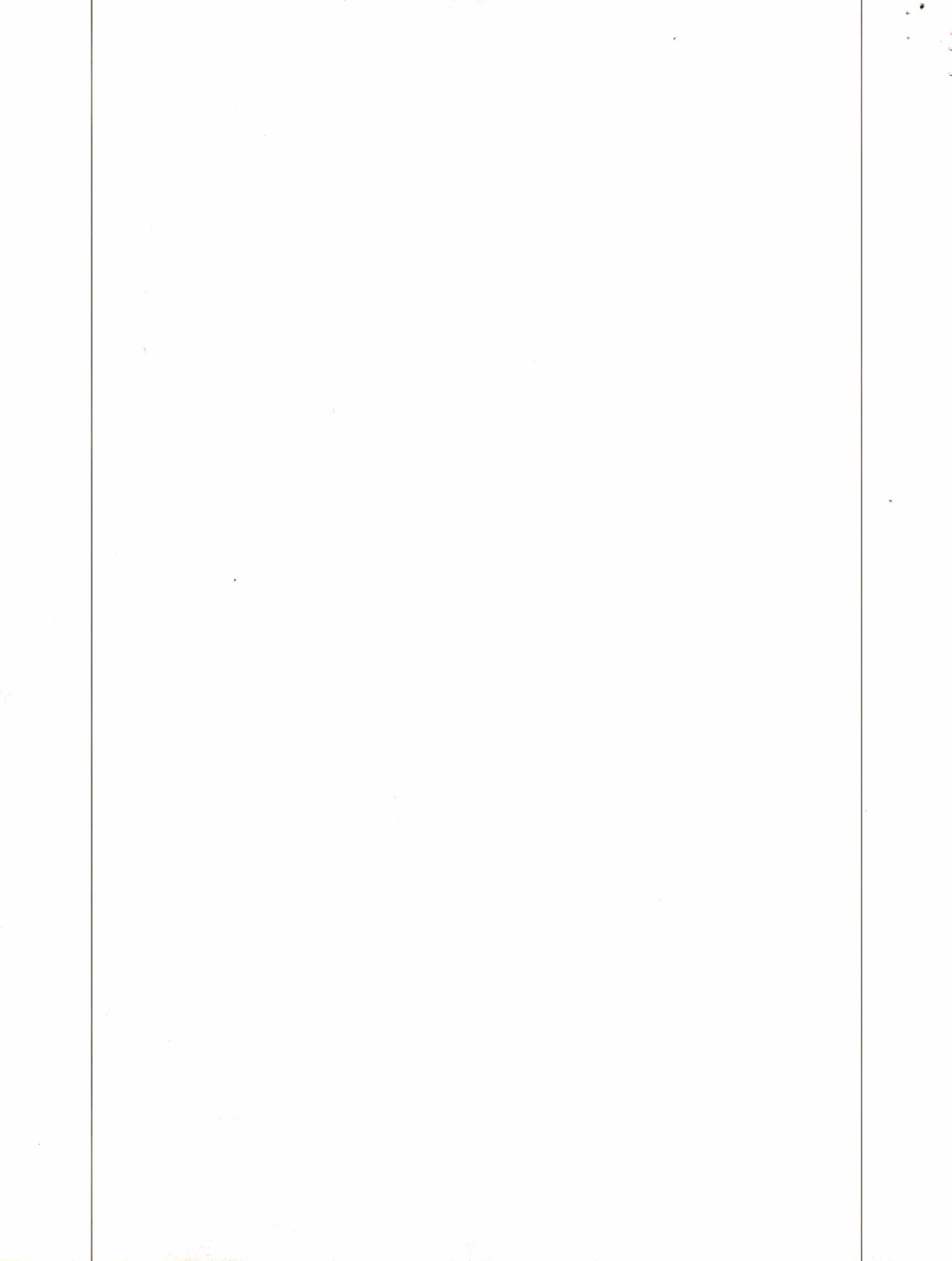
P:	Kulturform	\times	Wildform
F_1		Intermediär	
F_2	Wildform	Intermediär	Kulturform
	4	:	9
F_3	äußerlich konstant	4 sp. in WF : J : KF = 4 : 9 : 3	2 spaltend in KF : WF = 3 : 1
		2 sp. in J : WF = 3 : 1	1 konstant
		2 sp. in J : KF = 3 : 1	1 konstant
			1 konstant

Es muss besonders hervorgehoben werden, dass die Konstanz eines Teiles der Intermediär-Individuen bereits einwandfrei nachgewiesen wurde. Das Vorkommen solcher Individuen in Kulturhafersaatware kann also nicht mehr als Beweis eines sehr verunkrauteten Ackers bezeichnet werden, weshalb sich die Samenkontrollstationen mit dieser Tatsache jetzt mehr befreunden müssen, um kein ungerechtes Urteil zu fällen. Bastardierungen dieser Zwischenformen mit Kulturhafer dürften neuerdings Zwischenformen geben, die dem Kulturhafer schon viel ähnlicher sein werden, so dass sie bei flüchtiger Betrachtung gar nicht mehr als intermediär erscheinen, bei genauerem Studium aber sich teilweise als konstant, teilweise als auch noch weiterhin aufspaltend erweisen würden. So kann es natürlich ganz leicht geschehen, dass selbst in einem Lande wie Schweden, wo der Wildhafer nicht vorkommen soll, importierte Kulturhafersorten bei genauer Untersuchung Wildhafermerkmale aufweisen. Diese Erscheinung ist demgemäß nicht auf Mutation,



sondern auf Bastardierung zurückzuführen, wie m. E. A. Zade¹⁾ ganz richtig hervorhebt. Auch ich bin der Überzeugung, dass die vielfach aufgefundenen Mittelformen, die bei genauerer Untersuchung sogar noch spalteten, selbstverständlich hybriden Ursprungs sind. Gerade die von Fischer gemachte Beobachtung, dass besonders der Winterhafer häufig in Flughäfer Zurückschläge, ist recht einleuchtend, weil Bastardierungen des Hafers viel leichter in etwas kühlerer Zeit gelingen als in der meist schon recht trockenen und recht warmen Periode, in welcher der Sommerhafer zu blühen beginnt. Sämtliche Formen des Rispen-, Fahnen- und nackten Hafers lassen sich in kühlerer Zeit — also in den Abendstunden erfolgreicher — untereinander sowie mit *Avena fatua* kreuzen. Schon diese Tatsache spricht für eine nahe Verwandtschaft dieser Gruppen untereinander sowie mit *Avena fatua*. Indess gelingen auch mit *Avena sterilis* Bastardierungen ganz leicht und es scheinen auch diese Bastarde — nach einem allerdings noch geringen Versuchsmaterial zu schliessen — absolut fruchtbar zu sein. Es würden also diese Resultate allein nicht genügen, um *Avena fatua* mit positiver Sicherheit als Stammform von *Avena sativa* zu bezeichnen. Es liegen aber 2 Beobachtungsfälle vor, die m. E. völlig einwandfrei die Abstammung unseres Kulturhafers von *Avena fatua* beweisen. Ich konnte nämlich an Deszendenten aus der Bastardierung verschiedener Kulturhaferrassen nämlich in F_3 von *Avena chinensis* × Börstlösa-Hafer, ebenso in F_3 aus *Avena chinensis* × Goldregen-Hafer gelegentlich inmitten eines Ährchens vom Kulturhafertypus neben typischen Körnern vereinzelte vom Wildhafertypus beobachten: vollständig und dicht behaart, dunkelbraun mit knieförmig gebogener, kräftiger Granne und ringförmigem Kallus. Die Nachkommenschaft der zwei zur Keimung gelangten Körner blieb vollständig konstant und verhielt sich bei neuerlicher Bastardierung ganz übereinstimmend mit der reinen *Avena fatua*-Form. Zur Erklärung dieser Fälle von Knospenmutation oder lokalem Rückschlag nach einem fernen Vorelter hin habe ich die Vorstellung herangezogen, dass eine Assoziation von in der Kulturform dissoziiert vorhandenen Wildformfaktoren vorliege. Es handelt sich hier nicht etwa um eine blosse örtliche Ausprägung sonst latenter, konkurrierender Merkmale der einen Elterform (Mosaikbildung bei einem heterozygotischen Individuum), vielmehr gehören hier beide Stammeltern der Kulturform an und eine hybridogene Herkunft jener Stammeltern aus Wildhafer ist nicht nachweisbar. Für ein weiter zurückliegendes Hervorgehen wenigstens einer der Elternrassen (*Avena chinensis*, Börstlösa-Hafer, Goldregen) aus Wildhafer bzw. *Avena fatua*, ergibt diese Beobachtung allerdings einen gewichtigen Beweis. Mit Wahrscheinlichkeit ist dieser Schluss wohl auf alle Kulturrassen des Hafers anzuwenden. Auch die serologischen Unter-

¹⁾ A. Zade, „Der Flughäfer“, Arbeiten der D. L.-G., Heft 229, 1912, S. 64—66.



suchungen Zades¹⁾ sprechen für den phylogenetischen Zusammenhang zwischen *Avena sativa* und *Avena fatua*.

Zusammenfassung und Schluss.

Die systematische Verwertung der Bastardierung, speziell der Fertilitätsabstufung und der Daten der Faktorenanalyse der einzelnen Formen, gestattet nach dem Dargelegten bereits eine ganze Anzahl von Schlüssen zu ziehen bezüglich der Abstammung unserer Getreidearten. Als spezielle Ergebnisse seien zusammenfassend nochmals hervorgehoben:

1. Sonderstellung von *Triticum monococcum* gegenüber *dicoccum* und Spelzreihe, Scheidung der markhalmigen *dicoccum*-Reihe und der hohlhalmigen Spelzreihe, Sonderung der beiden Spelztypen der Emmerreihe (d. h. *dicoccum* und *dicoccoides*), aber auch der Spelz- und Nackttypen der Emmerreihe, nahe Verwandtschaft der Nackttypen jeder Reihe für sich, ferner der Nackttypen beider Reihen untereinander (vom missbildeten Emmernacktypus *Tr. polonicum* abgesehen).
2. Ableitung des *Tr. dicoccum* von *Tr. dicoccoides*, neben welcher jene des *Tr. monococcum* von *Tr. aegilopoides* als wahrscheinlich bezeichnet wurde. Ferner der Schluss auf ein höheres Alter von *Tr. Spelta* gegenüber *Tr. vulgare*, sowie nahe Verwandtschaft von *Tr. Spelta* mit den Nackttypen der Dinkelreihe.
3. Ausscheidung von *Tr. polonicum* aus der Dinkelreihe und Einfügung in die Emmerreihe unter Trennung von *Tr. vulgare* und naher Beziehung zu *Tr. durum*.
4. Ausscheidung von *Aegilops ovata* als eine Stammform irgendwelcher Kulturweizen.
5. Phylogenetische Zusammengehörigkeit aller markhalmigen Weizenformen einerseits, aller hohlhalmigen andererseits. Rekonstruktion einer hohlhalmigen Stammform für *Tr. Spelta*. Hinweis auf ein analoges Ergebnis der serologischen Studien A. Zades, sowie der Arbeit Wawiloffs über Empfänglichkeit bezw. Resistenz gegen Rost und Meltau.
6. Ableitung des Kulturroggens von *Secale montanum*.
7. Scheidung der Gerstenformen in eine distichum- und in eine polystichum-Reihe.
8. Ableitung der Kulturgerstenformen aus Bastardierung einer 2zeiligen und einer 6zeiligen Stammform. Als erstere kommt das 2zeilige, lang- und schmalährige *Hordeum spontaneum (erectum)*, bezw. eine langährige, zweilige, zugleich latent 4- und 6zeilige Form (ABC) in Betracht. Als zweite Stammform wird eine 6zeilige (a b C) an-

¹⁾ Vergl. Zitat S. 300, Ann. 2.

genommen, welche kurze, breite Ähren und eine nutierende Ährenspindel besass (*H. hexastichum pyramidatum*).

9. Ableitung aller oder wenigstens gewisser Formen des kultivierten Rispen- und Fahnenhafers aus der Wildhaferart *Avena fatua*.

Gewiss bedeuten diese Ergebnisse nur einen Anfang phylogenetischer Studien durch Bastardierung, und manche Aufstellung entbehrt noch genügender Sicherheit. Ist doch zur vergleichenden Feststellung der sexuellen Affinität der verschiedenen Formen und der Bastardfertilität vielfach ein grosses Material erforderlich, das erst in einer Reihe von Jahren gewonnen werden kann. — Auch sei offen zugegeben, dass die Vertiefung der Untersuchung bis zur Faktorenanalyse der einzelnen Formen zumeist noch fehlt; nur bei Gerste und bei Hafer ist diesbezüglich ein erfolgversprechender Anfang gemacht.

Trotz dieser Einschränkungen darf aber heute schon der systematischen Bastardierungsprüfung eine nicht unerhebliche Bedeutung für Fragen der Phylogenetese und der Systematik zugeschrieben werden.

Bezüglich der Entstehungsweise der Kulturformen aus Wildformen möchte ich in Übereinstimmung mit anderen Bearbeitern schliesslich der Ansicht Ausdruck geben, dass die Entstehung nicht in Form einer allmählichen, fortschreitenden Abänderung unter dem Einflusse von Selektion erfolgt sei, sondern sprunghaft, wobei die Kulturbedingungen Mutationen ausgelöst haben könnten und wiederholte Bastardierungen in Frage kommen. Solche Mutationen könnten speziell durch ein plötzliches, etwa von aussen her ausgelöstes Aufhören einer bisherigen Wechselwirkung oder Assoziation zwischen gewissen Erbanlagen oder Faktoren, also durch Faktorendissoziation zustande gekommen sein; wie für andere Faktoren der umgekehrte Weg denkbar ist. Diese Vorstellung, welche der von mir aufgestellten Theorie der Assoziation und Dissoziation von Faktoren eigen ist, macht nicht die Annahme eines plötzlichen Neuaftretens oder Wegfallens von Faktoren notwendig.

S
aus
(Vic
Feld
sprü
Staa
gross
ausg
190
für
beu
weis
wur
von
spre
jede
fast
beso

sich
eine
oba
not
(a

saat
trol

