

Genetische Studien an Gerste.

II. Zur Genetik der breitklappigen Gersten.

Von Elisabeth Schiemann.

(Hierzu Tafel 5).

(Eingegangen am 29. April 1921.)

Im Jahre 1915 habe ich eine Kreuzung zwischen der vierzeiligen lockerährigen Friedrichswerther Wintergerste, H. 77 (Textfig. 1) und der

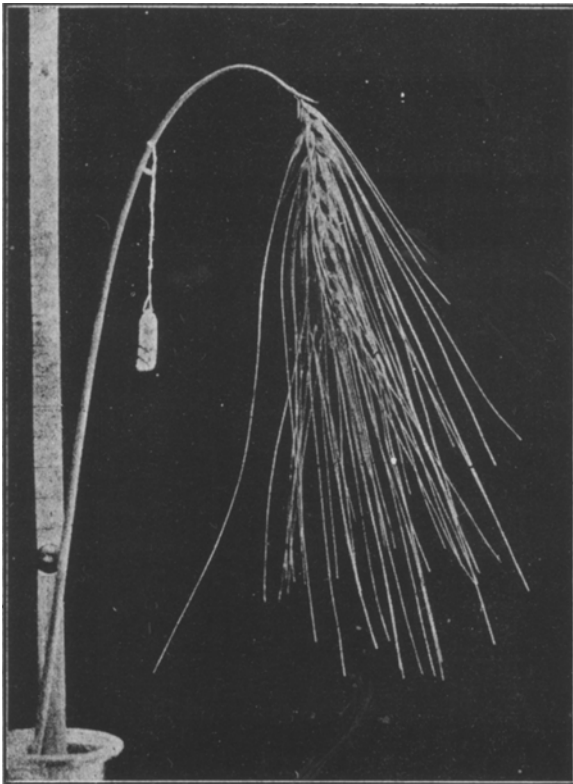


Fig. 1. Friedrichswerther Wintergerste. H. 77.

zweizeiligen dichtährigen Sommergerste Fruwirths frühe Goldthorpe, H. 62 (Textfig. 2) ausgeführt. H. 77 gehört zum *nutans*-Typus, die Goldthorpe-Gersten sind ausgesprochene *erectum*-Formen mit spreizenden Grannen. Für die Kreuzung wurde je ein Individuum verwendet, die Kreuzung zwischen denselben zwei Individuen auch reziprok ausgeführt. F_1 stellt wie zu erwarten eine ziemlich lockere zweizeilige Gerste, aber vom Goldthorpe-Typ dar, mit teilweise fertilen Seitenährchen (Fig. 3), deren Deckspelzen stachelspitzig

bis schmal zugespitzt sind, jedoch nicht begrannt, wie das bei Bastarden zwischen zwei- und mehrzeiligen Gersten, z. B. in *spon-*

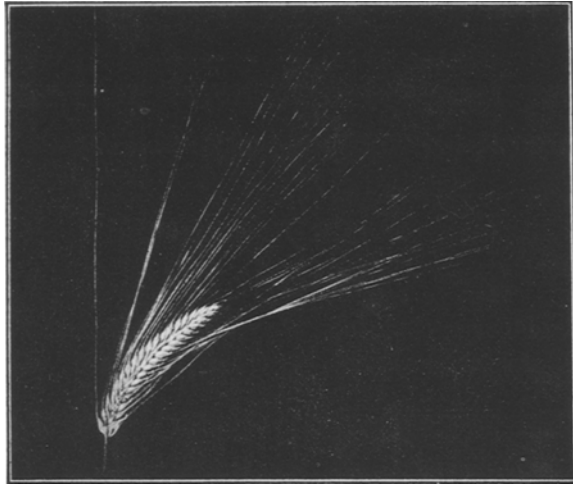


Fig. 2. Fruwirths frühe Goldthorpe. H. 62.

taneum-Kreuzungen, auch häufig vorkommt. In F_2 , die teils als Winter-, teils als Februar-, teils als Sommersaat ausgesät wurde, war es nun auf-

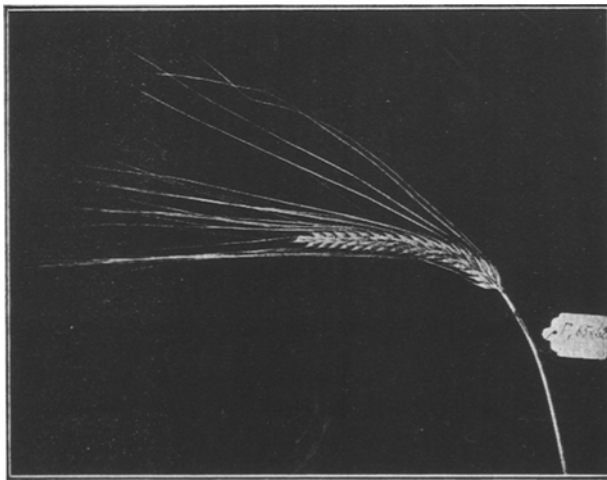


Fig. 3. F_1 H. 77 \times H. 62¹⁾.

¹⁾ Die auf der Photographie wiedergegebenen Zahlen: F_1 65 \times 62 sind die Stammbuchnummern der beiden Elternpflanzen.

fallend, daß unter den heterozygot-zweizeiligen, außer Ähren mit stachelspitzigen oder zugespitzten Seitenährchen wie F_1 auch solche mit langbegrannten Seitenährchen auftraten; diese waren stets steril, mitunter aber die Spelzen sehr breit, aufgeblasen; so wurde die Ähre, wenn die Erscheinung besonders stark ausgeprägt war, als luxurierend bezeichnet. Einige dieser als heterozygot bezeichneten Pflanzen erwiesen sich indes in

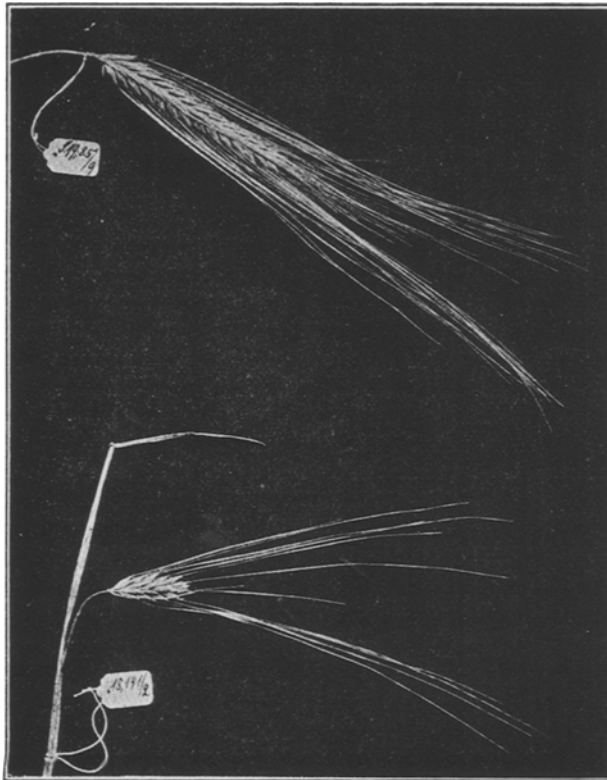


Fig. 4. Oben *heterolepis*, unten normal zweizeilig homozygoter Typ aus F_1 .

ihrer Nachkommenschaft als homozygot zweizeilig. Ich griff daher auf das Herbarmaterial zurück. Eine nähere Untersuchung ergab, daß die Begrannung nicht an den Deckspelzen sitzt, sondern daß die Deckspelze, die in der für die homozygot zweizeiligen typischen Weise stumpf endet, vollständig verdeckt und eingeschlossen ist von einer abnorm verbreiterten unbehaarten Hüllspelze, die in eine \pm lange, sehr feine Granne ausläuft¹⁾.

¹⁾ Die Hüllspelzen werden auch als Teilklappen bezeichnet; man spricht daher von breitklappigen Gersten.

Die Verbreiterung betrifft nur die eine der beiden Hüllspelzen, nämlich die äußere, während die innere, dem Mittelährchen zugewandte normal ausgebildet ist, d. h. schmal linealisch, kürzer als die Deckspelze, behaart und in eine haarartige kurze Borste auslaufend (Taf. 5, Fig. 3 und 5). Diese breiten, links und rechts wie gescheitelt flach auf den Mittelährchen aufliegenden Seitenährchen geben den von der Variation betroffenen Ähren ein sehr charakteristisches Aussehen (Textfig. 4 oben¹⁾). Von der 1916 geernteten F_1 (S. 16, 69 und 70) sind aus den beiden reziproken Kreuzungen im Laufe der Jahre 597 Samen für F_2 ausgesät worden; da es sich um eine Kreuzung zwischen Winter- und Sommergerste handelt, wintert von den Herbstaussaaten ein großer Teil aus, während von den Sommeraussaaten ein großer Teil sitzen bleibt, d. h. nicht in Ähren schießt. Die Folge davon ist, daß die Beurteilung der Zahlenverhältnisse für die morphologischen Merkmale, die möglicherweise mit den physiologischen, der Winterfestigkeit usw. gekoppelt sein können, außerordentlich erschwert ist. So kamen von den 597 ausgesäten Samen nur 298 = rund 50% bis zur Ährenentwicklung; das gleiche gilt natürlich für die folgenden Generationen. Man ist daher für die Morphologie besonders auf die Februaraussaaten angewiesen. Da die Fragestellung der Versuche auf die Winterfestigkeit ging, so konnte dieser Umstand nicht voll berücksichtigt werden — die hier mitgeteilten Beobachtungen wurden nebenbei gemacht; das soll die z. T. sehr kleinen Anzahlen erklären. Vergl. Tab. I.

Tabelle I. Auftreten der Variation in F_2 .

W = Wintersaat, F = Februarsaat, S = Sommersaat.

65×62 F_2	Aussaat		reif	% reif	2-zeilig hom.	2-zeilig het.	4/6 zeilig	Anz. var.	% var.
	Dat.	Anzahl							
S. 17, 16—18	W.	199	70	35,2	16(3 var.)	21(1 var.)	33(1 var.)	5	7,13
S. 17, 254 u. 55	S.	103	63	61,1	6	33	24	0	—
S. 18, 403 u. 404a	F.	100	20	20,0	7	7	6	0	—
S. 18, 404b	S.	55	24	43,7	3	13(1 var.)	8	1	4,17
S. 20, 97	F.	70	64	91,4	14(2 var.)	30(2 var.)	20	4	6,26
S. 20, 138	S.	70	57	81,5	11(2 var.)	17(2 var.)	23	4	7,02

¹⁾ Die untere Ähre zeigt die stumpfendenden Deckspelzen der normalen homozygot-zweizeiligen Ähren.

Fast vollzählig waren sowohl die Februar- als auch die ziemlich frühzeitig im Jahre (28. III.) ausgelegte Sommersaat des Jahres 1920. Von der Februaraussaat kamen zur vollen Entwicklung 91,4%; sechs Individuen gingen früher (z. T. durch Fritfliege) zugrunde; von der Sommersaat 81,5% — die übrigen blieben sitzen, hatten also augenscheinlich Wintercharakter. In beiden Aussaaten befanden sich vier abnorme Individuen, das sind 6,26 bzw. 7,02%. Die Winteraussaat 1916/17, wo von 199 ausgesäten Samen nur 70 Keimlinge überwinterten und zur Ährenbildung kamen, enthielt fünf abnorme Individuen = 7,13%; d. h. der Prozentsatz ist bei Herbst-, Februar- und Sommersaat von der gleichen Größenordnung (vergl. S. 127). Danach scheint es, als ob das Auftreten der Abnormalität unabhängig vom Sommer- oder Wintercharakter des Individuums erfolgt. Die anderen Aussaaten kommen wegen des starken Ausfalls (durch Fritfliege insbesondere) für Zahlenüberlegungen nicht in Frage; ich habe sie nur der Vollständigkeit halber angeführt. In der ganzen F_2 trat die Anomalie 14mal auf; unter diesen 14 F_2 -Pflanzen befindet sich nur eine sechszeilige, alle übrigen sind zweizeilig; und zwar 7 zweizeilig homozygot, gekennzeichnet durch die abgestumpfte, unter der Hüllspelze verborgene Deckspelze (Taf. 5, Fig. 5 und 6); 6 sind zweizeilig heterozygot, mit \pm fertilen Seitenährchen mit stachelspitziger bis ganz kurz begrannter Deckspelze (Taf. 5, Fig. 4). 1918 ist dann noch eine größere Anzahl von F_3 -Familien ausgesät, um die Konstanz dieser Erscheinung zu prüfen; 1919 und 1920 konnte das, wie bereits gesagt, nur gelegentlich anderer Fragestellungen in F_4 und F_5 geschehen.

Die Erscheinung ist nicht immer so stark ausgeprägt, wie bei der in Textfig. 4 abgebildeten Pflanze; die Verbreiterung der Hüllspelzen betrifft manchmal nur einen Teil der Ähre, dann besonders den oberen, oft sind einzelne Ähren der Pflanze ganz normal ausgebildet. Und so führt eine kontinuierliche Reihe zu den Pflanzen, die äußerlich ganz normal sind und dennoch die Abnormalität latent enthalten müssen, wie aus Tab. II¹⁾ hervorgeht. Es tritt nämlich die Erscheinung in vielen F_3 -Familien zutage, deren F_2 -Elter ganz normal war (vergl. hierzu S. 110). — Umgekehrt liefert aber manches abnorme Individuum eine normale Nachkommenschaft, die aber ihrerseits abnorm veränderte Kinder erzeugt, so daß eine Generation übersprungen wurde (z. B. S. 17, 18/45 \rightarrow [S. 18, 144 schmalklappig] \rightarrow S. 19, 86). Eine Gesetzmäßigkeit ließ sich in diesem

¹⁾ Zu Tab. II siehe auch das S. 113 über Verzweigung Gesagte.

Tabelle II.

F₂ 1917 und ihre Deszendenz. † = breitklappig. * = Verzweigung.
 × = Blütenverdoppelung.

F ₂ - Individuum	F ₃ -Familie	Nr. des F ₃ - Individuums	F ₄ -Familie	Nr. des F ₄ -In- divid.	F ₅ -Familie
S. 1917	S. 1918				
16, 3	96				
16, 5	97†*×				
		{ 22	S. 20, 102†		(in F ₄ 35† +, 14 —)
		{ 3	" 103		
16, 8	98	{ 1	" 135		
		{ 19	" 136		
16, 11	99				
16, 24	100				
16, 30	101				
16, 42	102	eingegangen			
16, 51	104	{ —	S. 20, 104		
		{ —	" 137		
16, 66	107*	{ 4	S. 20, 133*		
16, 69	108	{ 2	" 99†*		(in F ₄ 21† +, 23 —, 6 verzw.)
		{ 3	S. 19, 69		
16, 73	109	{ 8	" 70†	{ 49†	S. 20, 143 (23† +, 11 —)
		{ 18	S. 20, 125	{ 47†	" 144 (63† +, 16 —)
16, 74	111	eingegangen			
16, 78	112	—	S. 20, 129		
16, 79*					
16, 84	114				
16, 99†					
16, 100	117×	{ 1	S. 19, 71		
		{ 7	" 72		
		{ 25	" 73		
17, 3	118				
17, 5	119				
17, 19	120				
17, 26†	123	{ 1	S. 19, 74†		
		{ 2	S. 20, 130†		
17, 42	125	1	S. 20, 128		
17, 43†*	126†*	{ 4†	S. 19, 75†*		
		{ 7†*	" 76†		
17, 45	127	{ 1	S. 20, 127†		
17, 47	128	{ 3	" 126		

Tabelle II. Fortsetzung.

F ₂ - Individuum	F ₃ -Familie	Nr. des F ₃ - Individuums	F ₄ -Familie	Nr. des F ₄ -In- divid.	F ₅ -Familie
S. 1917	S. 1918				
17, 48	129	2	S. 19, 77		
17, 49	130				
18, 4	131†*×	{ 4† 6	S. 19, 78† " 79		
		14	S. 20, 100		
18, 11	132†*×	{ 10 6	" 101 " 134†		
18, 17*					
18, 24	136*×	4×	S. 20, 132†		
18, 26	137				
		{ 1×	S. 19, 80		
18, 28	138†*×	{ 2*×	" 81†		(in F ₄ 6† +, 10 —)
		3	" 82		
		4	" 83		
18, 30†	139				
18, 31*	140†*×	{ 9 19	S. 19, 84† " 85†*		
18, 33*	141×				
18, 44	143×				
18, 45†	144*	{ 1* 2	S. 19, 86†* " 87		
245, 9*					
255, 16	167†×	{ 5 11	S. 19, 88 " 89		

Verhalten bisher nicht finden (s. unten S. 125, Körnicke). Andererseits kommen Familien vor, die in allen, oder nahezu allen Individuen breitklappig sind; so die vier einzig überwinterten Pflanzen der F₃-Familie S. 18, 126, von abnormer Elternpflanze stammend, alle hochgradig abnorm; ebenso F₄ in S. 19, 76, mit 18 von 24, F₅ in S. 20, 143 mit 23 von 34, S. 20, 144 mit 63 von 79 Individuen, alle drei von breitklappigen Eltern stammend²⁾).

Etwas abweichend von der Morphologie der Mehrzahl sind bei einzelnen Individuen nicht die Hüllspelzen der Seitenährchen, sondern die

²⁾ Anmerkung bei der Korrektur: In den Wintersaaten 1920/21 der F₄- und F₅-Familien sind auch größere Familien (bis zu 58 Ind.) in allen oder in fast allen Individuen abnorm ausgebildet, sei es vollständig, sei es in einzelnen Ähren, dann besonders in den spät geschossenen Nachkömmlingen.

der Mittelährchen in der oben beschriebenen Weise verbreitert und dann beide gleichmäßig (Taf. 5, 12). Das wurde zuerst für eine F_2 -Pflanze (S. 17, 17/43) notiert und trat in der Nachkommenschaft dieser Pflanze besonders schön und regelmäßig in F_3 (S. 19, 70, Textfig. 5) in Erscheinung. Und endlich kommt es auch vor (Taf. 5, 13 und 14), daß beide, sowohl Mittelährchen als Seitenährchen davon betroffen werden, wie das z. B. eine Ähre der 1920er F_2 -Aussaat zeigt. Und was für die zweizeiligen, das gilt ebenso für die mehrzeiligen Ähren, wo auch Mittelährchen, Seitenährchen oder beide mit breiten begrannnten Hüllspelzen versehen sein können (Taf. 5, 15). Durch die Häufung der Grannen machen die Ähren oft einen stark luxurierenden Eindruck, wie es das in Fig. 6 dargestellte F_2 -Beet in der mittleren Pflanze sehr schön zeigt.

Es ist nun sehr auffallend, daß dieselben Familien, welche die eben beschriebenen Ähren hervorbringen, auch noch weitere Mißbildungen zeigen. Dahin gehört erstens die vielfach in der Literatur erwähnte Verdoppelung der Blüten im Ährchen, die ich selbst auch bei vielen andern Kreuzungen und oft auch in reinen Sorten beobachtet habe, und zweitens die Ausbildung von Nebenähren, d. h. die Verzweigung der Ähren. Es sind dabei keineswegs immer dieselben Ähren von beiden Anomalien betroffen; im Gegenteil, gewöhnlich verteilen sich die Anomalien auf verschiedene Individuen oder wenigstens auf verschiedene

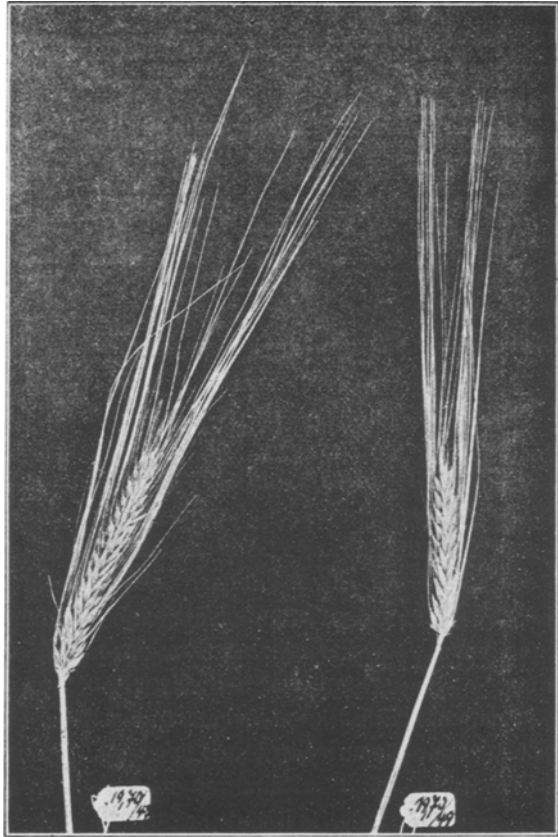


Fig. 5. *Macrolepis*- und *heterolepis*-Typen aus F_4 .

Ähren eines Individuums. Die Verdoppelung der Blüten kann an beliebiger Stelle der Ähre stattfinden; häufig sitzen die Blüten gehäuft an der Spitze, so daß sich ein förmlicher Schopf bildet; in anderen Fällen sind einzelne Ährchen in verschiedener Höhe betroffen. Die Sorte H. 41, nordafrikanische zweizeilige Nacktgerste besitzt die Eigentümlichkeit,



Fig. 6. F_2 65 \times 62.

doppel-, ja 3—4blütige Ährchen stets nur an der Spitze auszubilden; diese Eigenschaft, die jedes Jahr in einigen Exemplaren der reinen Linie (die immer durch normalährige Stammpflanzen weiterkultiviert wird) auftritt, ist auch in alle Kreuzungen mit H. 41 eingegangen, ist also auch erblich (Fig. 7). Die morphologisch gleichartige Erscheinung ist also bei meinen Kreuzungsdendenten und bei der reinen Linie H. 41 genotypisch

durch eine verschiedene Variationsbreite bezüglich des Ortes ihres Auftretens unterschieden.

Ebensowenig wie der Ort der Blütenverdoppelung ist bei meiner Kreuzung der Ort der Verzweigung an der Ähre fixiert: selten am Grunde, meist etwas höher bis zur Mitte der Ähre finden sich 1—5 Nebenähren in gleicher Höhe entspringend, bald kürzer, bald länger, oft büschelförmig gehäuft (Fig. 8 und 9). Ich fand

	in F ₂ 1917	F ₂ 1918	F ₃ 1918	1919 und 1920
verzweigte Ähren . . .	2 Ind.	2 Ind.	in 8 Fam. 15 Ind.	zahlreich,
Blütenverdoppelung . .	nicht not.	1 „	„ 11 „ 16 „	nicht ausgezählt

Unter den acht Familien mit verzweigten Ähren besaßen in einer Familie (S. 18, 107) sämtliche fünf Individuen verzweigte Ähren. Die kleinen Zahlen rühren von Auswinterung her¹⁾.

Die Tabelle II, in der die Nachkommenschaft aus der F₂ 1917 der Kreuzung aufgenommen ist, zeigt die Verteilung der Anomalien mit dem häufigen Zusammenfallen beider Erscheinungen in der gleichen Familie, und andererseits die scheinbar ganz regellose Art des Auftretens.

Die Neigung Nebenähren auszubilden habe ich in der reinen Linie H. 62 öfters beobachtet; sie ist durchaus als Mißbildung anzusehen. Diese Mißbildung könnte also in der Kreuzungsdeszendenz als von H. 62 ererbt angesehen werden. Wodurch die Ausbildung ausgelöst wird, kann ich nicht sagen; sie kommt gelegentlich, obgleich selten, auch in anderen Linien vor; besonders häufig war die Erscheinung im Sommer 1919, was darauf schließen läßt, daß sie in einer gewissen Abhängigkeit



Fig. 7. Blütenverdoppelung bei H. 41.

¹⁾ In diesem Sommer sind wiederum größere Familien gezogen, bei denen jedes Individuum ein bis mehrere verzweigte Ähren besitzt.

von der Witterung steht¹⁾. Jedenfalls besitzt die reine Linie Schutzstoffe, welche die in der Anlage vorhandene Neigung zu Mißbildungen normalerweise unterdrücken. Ich komme darauf später noch zurück (S. 128). Anders verhält sich die Verbreiterung der Hüllspelzen. Eine solche Erscheinung habe ich in meinen nunmehr siebenjährigen Versuchen niemals sonst beobachtet, ebensowenig in den gleichzeitig jedes Jahr im Institut gezogenen reinen Linien. Während also die Verzweigung der Ähren eine Eigenschaft ist, die latent im Charakter der Art liegt, haben wir es bei der Verbreiterung der Hüllspelzen augen-

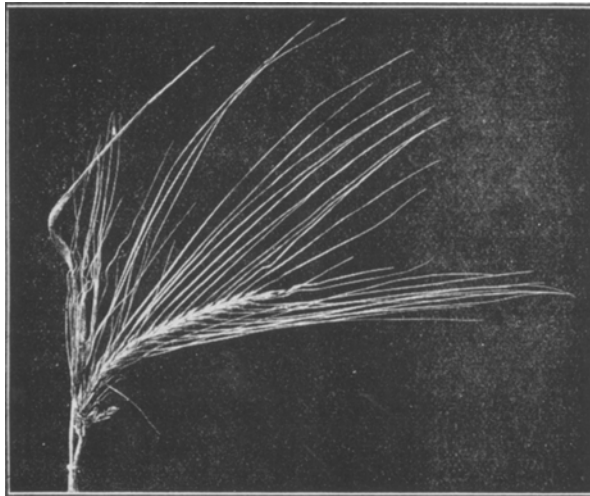


Fig. 8.

scheinlich mit einem morphologischen Merkmal zu tun, das dem Artbilde an sich fremd ist. Für ihre Entstehung kommen zweierlei Ursachen in Frage: Mutation und Bastardierung; es soll versucht werden zwischen beiden zu entscheiden.

Der erste Eindruck war bei dem ausgesprochenen Charakter einer Mißbildung der, daß es sich um eine Mutation handele. Die Ähnlichkeit mit der unten zu beschreibenden Varietät *Hordeum distichum abyssini-*

¹⁾ Über Verzweigung der Ähren vergl. Schneider: Untersuchungen über eine neue luxurierende Gerstenform. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. 1. 1913. S. 301—322. Der Verf. bespricht auch die ältere Literatur über diese Frage.

nicum veranlaßte mich die Erscheinung zunächst als *mutatio abyssinicum* (*mut. ab.*) zu bezeichnen und als solche habe ich sie der Kürze halber bis heute in meinen Protokollen geführt. Da F_1 normal ausgebildete Ähren hatte, und der Prozentsatz der mutierten Pflanzen in F_2 sehr klein war, so wäre es möglich gewesen, daß die Mutation erst einen F_1 -Gameten betroffen hätte. Dagegen spricht die Tatsache, daß die Erscheinung sich in allen, von drei verschiedenen F_1 -Pflanzen herrührenden Saaten fand, während die F_1 -Pflanzen alle aus der Kreuzung der gleichen beiden Individuen der Stammpflanzen 65 und 62 herstammen; es müßte also die Mutation den einen P-Elter getroffen haben. Sie ist rezessiv — einmal weil F_1 normal ist und zweitens weil die mutierten Pflanzen wenigstens latent (siehe oben) die Anomalie übertragen. Die Mutation müßte zudem beide Gameten der betreffenden Elternpflanze betroffen haben, da die genannten F_2 -Familien aus reziproken Kreuzungen stammen.

Mehr Wahrscheinlichkeit hat aber die andere Lösung der Ursprungsfrage, nämlich als Folge der Bastardierung. Der Zusammenhang mit der eben beschriebenen Neigung zur Verzweigung sowohl wie das zuletzt erwähnte Verhalten der F_2 aus reziproken Kreuzungen weist darauf hin, daß wir es nicht mit einer Mutation, d. h. mit einer Veränderung eines Gens, wodurch diese auch immer verursacht sein könnte, zu tun haben, sondern vielmehr mit einer Kombinationserscheinung. Am schwerwiegendsten aber ist die Tatsache, daß es sich nicht um einen einzeln dastehenden Fall handelt, sondern die gleiche Beobachtung bereits, wenn auch selten, in der Literatur erwähnt wird. Ich muß deshalb auf diese Angaben näher eingehen.

Die diesbezüglichen Mitteilungen finden sich im Verlaufe der systematischen Erörterungen und Sortenbeschreibungen verstreut bei



Fig. 9.

Körnicke und Atterberg¹⁾. Die erste derselben stammt von Körnicke in seiner Abhandlung über die Saatgerste in der Zeitschrift für das gesamte Brauwesen 1882, ist dann 1885 in sein Handbuch des Getreidebaus aufgenommen und 1895 bei Gelegenheit einer Gerstenausstellung in Köln wiederholt. Sie ist im wesentlichen auch in der zweiten Darstellung, der von Atterberg im Journal für Landwirtschaft 1899, mit verarbeitet. Diese Systeme sind auf eine größere Anzahl primitiver und kultivierter Formen und auf die bis dahin bekannten Kreuzungsprodukte aufgebaut. Da innerhalb der Art *Hordeum sativum* und auch mit *H. spontaneum* eine anscheinend unbeschränkte Kreuzungsfähigkeit besteht, so können durch Kombination schließlich alle denkbaren Typen erhalten werden und ein Systematisieren nach modernen, phylogenetischen Gesichtspunkten ist mit diesen Kreuzungsprodukten nicht möglich. Das ist in der späteren, nachmendelistischen Periode auch voll erkannt und von A. Schulz berücksichtigt worden. Er greift auf die alte Einteilung in zwei- und mehrzeilige Gersten zurück und scheidet grundsätzlich alle Zwischenformen hybriden Ursprungs und (was für uns jetzt selbstverständlich ist) alle inkonstanten Formen aus. Aber auch ihm gelingt es nicht, ein wirklich phylogenetisches System aufzustellen, wie wir es etwa für den Weizen in den drei Reihen, der Einkorn-, Emmer- und Dinkelreihe besitzen; dazu fehlt z. Z. vor allem noch jeglicher Anhalt über den Ursprung der mehrzeiligen Gersten (vergl. auch v. Ubisch 1916 dies. Zeitschr. XVII, S. 125).

A. Schulz²⁾ stellt als eine besondere Gruppe unter den zwei-zeiligen Gersten neben *Hordeum distichum normale* die sog. Fehlgerste, *H. dist. deficiens*, bei der die Seitenährchen stets geschlechtslos sind und die Blütenhülle stark reduziert ist, zuweilen bis zur völligen Unterdrückung der Vorspelze.

¹⁾ F. Körnicke, 1882. Die Saatgerste. Zeitschr. f. d. gesamte Brauwesen. N. F. 5. S. 113 ff.

F. Körnicke, 1885. Die hauptsächlichsten Formen der Saatgerste. Berlin, Parey.

F. Körnicke, 1895. Die hauptsächlichsten Formen der Saatgerste. Kölner Ausstellung.

A. Atterberg, 1899. Die Varietäten und Formen der Gerste. Journ. f. Landwirtschaft. 47. S. 1—44.

Werner und Körnicke, 1885. Handbuch des Getreidebaus. Bd. I.

²⁾ A. Schulz, Die Geschichte der kultivierten Getreide, Nerb. Halle 1913, S. 94.

H. distichum deficiens zerfällt in zwei Formenkreise:

- | | | |
|-------|---|---|
| I. { | <i>deficiens</i> Steudel ¹⁾ , blaßgelb
<i>Seringei</i> Kcke, braun
<i>Steudelii</i> Kcke ²⁾ , schwarz | } je zwei Hüllspelzen an den Mittel- und Seitenährchen, schmal linealisch. |
| II. { | <i>abyssinicum</i> ²⁾ Ser., gelb
<i>macrolepis</i> A. Br., schwarz | } die Hüllspelzen der Seitenährchen sind ungeteilt und weit mit der Ährchenachse verwachsen; die Hüllspelzen der Mittelährchen sind breit lanzettlich, daher die ganze Gruppe II als breitklappige Gersten bezeichnet wird.
(Taf. 5, Fig. 8—11). |

Die meisten der genannten Formen zerfallen in mehrere Unterformen, die bei Schulz nicht näher unterschieden werden, von denen aber einige bei Atterberg beschrieben sind³⁾.

Die Heimat der ganzen Gruppe ist das abessinische Hochland; sie werden in Abessinien und Arabien angebaut, sind bei uns nur in die botanischen Gärten aufgenommen und von hier aus zu Kreuzungen verwandt worden. In Abessinien ist auch die einzige mehrzeilige breitklappige Gerste var. *eurylepis* Kcke (bei Körnicke var. 6) heimisch, bei der alle drei Ährchen der Spindel je zwei breitklappige begrannete Hüllspelzen tragen. Ein von Schimper gesammeltes Exemplar befindet sich im Berliner Herbar. Die Ähre ist dicht, blaßgelb, 5—6 cm lang.

Körnicke hat die *deficiens*-Formen (1885), ohne eine Unterteilung vorzunehmen, lose aneinandergereiht an die zweizeiligen Gersten angeschlossen (als var. 38—42).

¹⁾ Steudel faßt 1842 in den vom Reiseverein herausgegebenen Pflanzen Schimpers die beiden Formen *deficiens* und *Steudelii* als *decipiens* zusammen.

²⁾ In unserer Institutssammlung als H. 91 geführt.

³⁾ A. a. O. Nr. 97—102 in schwarzer zweizeiliger Gerste von Vilmorin-Andrieux, Paris bezogen — zu *deficiens* gehörend.

Nr. 143—146 in schwarzer zweizeiliger Gerste von Vilmorin-Andrieux, Paris bezogen — zu *macrolepis* gehörend, von Körnicke als *Hordeum Braunii* bezeichnet.

Nr. 148—152 in derselben schwarzen zweizeiligen Gerste, zu var. *macrolepis* Kcke gehörend.

Sie unterscheiden sich besonders durch die als A, B, C, D bekannten Behaarungs- und Bezahnungsmerkmale.

A } Basalborste Landgerstentypus
B }
C } Basalborste Chevalliergerstentypus
D }

A } 1. Nervenpaar glatt,
C }
B } 1. Nervenpaar bezahnt.
D }

Tabelle III. Tabellarische Übersicht der bei Atterberg aufgeführten *macrolepis*-Formen¹⁾.

	<i>Hordeum macrolepis</i>	Zeilig- keit	Kreuzungs- produkt = ×	Kon- stanz	Züchter	
129	<i>H. m. hexast. verum</i> B	6	×	kon- stant	Rimpau-Voss	
130	" " <i>parall. spurium</i> B	6	×	inkon- stant		≡ Kcke var. 6 = <i>eurylepis</i> .
131	" " <i>vulgare</i> D	4	×	k.		≡ Kcke var. 18 = <i>latiglu- matum</i> .
132	" " <i>muticum nutans</i> B	2	×	zieml k.		
133	" " <i>nutans</i> B	2			aus der entspr. schwarzen Gerstenform bei mir entstanden.	
134	" " " C	2			aus der entspr. schwarzen Gerstenform bei mir entstanden.	
135	" " <i>deficiens erectum</i>	2 def.			Voss = var. <i>def. platylepis</i> .	
136	" " " <i>nut. B brevise- tum</i>	"			aus einer entspr. schwarzen Gersten- form entstanden.	
137	" " <i>deficiens nut. B longi- setum</i>	"			Körnicker	≡ Kcke var. 51 = <i>Rehmii</i> ; in einer Landgerste aus Franken aufgefunden.
138	" " <i>deficiens nut. D</i>	"	×	k.		≡ Kcke var. 38 = <i>abyssi- nicum</i> . Orig. aus Abes- sinien.
139	" " <i>nigrum hexast. ve- rum</i> B	6	×	k.	R.-V.	≡ Kcke var. 8 = <i>hex. platylepis</i> .
140	" " <i>nigrum hexast. ve- rum</i> D	6	×	k.	R.-V.	
141	" " <i>nigrum parall. ve- rum</i> D	6	×	i. ↓	R.-V.	
142	" " <i>nigrum vulgare</i> D	4	×	k.	R.-V.	≡ Kcke var. 19 = <i>tetr. atrospicatum</i> .
143	" " " <i>nutans</i> A	2			Vilmorin- Andrieux	{ = Kcke } 27% in schwarzer var. 37 = zweizeiliger Gerste zusammen mit <i>deficiens</i> - Formen.
144	" " " " B	2				
145	" " " " C	2				
146	" " " " D	2				

¹⁾ Der Text ist im einzelnen wörtlich und vollständig nach Atterberg; die Anordnung in Tabellenform habe ich der Übersichtlichkeit halber gewählt, vor allem um das gemeinsame der bei Atterberg lose aneinandergereihten Formen, insbesondere hinsichtlich der Herkunft, hervortreten zu lassen.

verum = Querfurche an der Basis des Kornes.

spurium = glatte Basis.

Über die Bezeichnungen A bis D siehe Anm. auf S. 117.

Tabelle III. Fortsetzung.

	<i>Hordeum macrolepis</i>	Zeilig- keit	Kreuzungs- produkt = X	Kon- stanz	Züchter	
147	<i>H. m. nigrum deficiens erect.</i>	2 def.			Voss u. Bolin	= Voss var. <i>def. platylepis nigrum</i> .
148	" " " " <i>nut. AB</i>	"			Vilmorin- Andrieux	$\left\{ \begin{array}{l} = \text{Kcke} \\ \text{var. 39} = \\ \text{macrolepis} \end{array} \right\}$ $\begin{array}{l} 4\% \\ \text{in schwarzer} \\ \text{zweizeiliger} \\ \text{Gerste.} \end{array}$
149	" " " " " B	"				
150	" " " " " C	"				
151	" " " " " D	"				
152	" " " " " B	"				
	<i>laeve</i>					
153	" " <i>nudum vulgare B</i>	4	X	k.	Voss Kr. Nr. 5	
154	" " " <i>mutic. nut. B</i>	2/4	X	k.		
155	" " <i>nigronudum vulgare B</i>	4				= Kckr var. = <i>tetr. duplonigrum</i> ; aus ein. entspr. nackten, nichtkonstanten <i>Commune</i> -Form bei mir entstanden, geht in d. entspr. <i>Macrolepis-Nudum</i> -Form teilweise über, sonst konstant
156	" " " <i>mut. vulg. B</i>	2/4	X	k.	Voss Kr. Nr. 5	
157	" " " " <i>nut. B</i>	2/4	X	k.		
158	" " " <i>nut. B</i>	2		wahr- sch. k.		

Atterberg trennt die *macrolepis*-Gruppe, die Alex. Braun 1848 als Spezies aufgestellt hatte, als Unterart von *commune* einerseits, *furcatum* und *inermis* (Kapuzengersten und grannenlose Gersten) andererseits, während er die Gruppe *deficiens* als Varietät auffaßt, die in allen vier Unterarten vorkommt (eine Folge der Einbeziehung der Bastarde in sein System).

Für die Abstammungsfrage ist es von Interesse, die Herkunft der von Atterberg beschriebenen Formen festzustellen. Atterberg beschreibt 38 *macrolepis*-Formen. Ich habe diese unter Hervorhebung der für meine Überlegungen wichtigen Angaben zu Tabelle III zusammengestellt und füge die wesentlichsten Ausführungen aus seiner Arbeit an:

S. 37 heißt es: „Die *macrolepis*-Formen sind durch die großen, breiten Hüllspelzen, welche das Korn nicht selten ganz decken, leicht kenntlich. Bei den hierher gehörenden

Polystichum-, *Rostratum*- und *Muticum*¹⁾-Formen zeigen alle Hüllspelzen, bei den *Distichum*- und *Deficiens*-Formen nur die Hüllspelzen der Mittelährchen diese Ausbildungsart. Bei den untersten Ährchen sind die Hüllspelzen oft kleiner, etwa wie die der *Commune*-Formen.“

„Die *Macrolepis*-Formen finden sich nicht in Europa in Kultur. Nur Körnickes *H. distichum Behmii* ist in einer Landgerste aus Franken gefunden. Von Abessinien und Arabien stammen die in den botanischen Gärten befindlichen Formen. Sehr oft entstehen aber *Macrolepis*-Formen bei der Aussaat von Kreuzungsprodukten²⁾. So bekam ich bei der Aussaat eines nicht konstanten *H. nigrum rostratum* aus der Kreuzung 5 (Voss) unter den 47 Ähren der Ernte 8 Ähren³⁾ von *Macrolepis*-Formen, und bei Aussaat eines *H. nigrum muticum* aus derselben Kreuzung unter 68 Ähren 11 Ähren³⁾ *Macrolepis*-Formen. Rückschläge von den *Macrolepis*-Formen kommen ebenfalls vor²⁾.“

Es folgt die Beschreibung von Nr. 129—158, d. h. von 30 Sorten, die nach ihrer Herkunft folgendermaßen einzuteilen sind (vergl. Tab. III).

- I. Formen in einer Saatprobe schwarzer zweizeiliger Gerste gefunden, die von Vilmorin-Andrieux bezogen wurde, augenscheinlich also ein Probe schwarzer abessinischer zweizeiliger Gerste; umfaßt die Nr. 143—146, identisch mit Körnickes var. 37 = *H. d. Braunii*; Nr. 148—152 „ „ „ „ 39 = „ *macrolepis*. Außer diesen gab das betreffende Saatmaterial noch die *deficiens*-Formen 97—102 und die *distichum*-Formen 89—95⁴⁾.
- II. Kreuzungsprodukte aus Kreuzungen von Rimpau, Beijerinck und Voss, teils von Atterberg, teils von Voss herausgezüchtet, aber nicht alle zur Konstanz gebracht.
 - a) Unter den sieben Kreuzungen, deren P-Formen genannt sind, befindet sich eine von Rimpau ausgeführte, *H. hexastichum* L. \times *H. macrolepis* A. Br. (*macrolepis nigrum deficiens nutans*). Hier gehören Nr. 129, 139—142.
 - b) Von einzelnen Formen wird nur angegeben Kreuzungsprodukt (\times); sie stammen vermutlich aus derselben oder analogen Kreuzungen (Nr. 130, 131, 132, 154, 157, 158).
 - c) Hierher gehören wohl auch die Formen, von denen Atterberg angibt: aus der entsprechenden schwarzen (bezw. nackten) Gerstenform bei mir entstanden (Nr. 133, 134, 136, 155).

¹⁾ *rostratum*: Seitenährchen nur ganz kurz begrannt, fruchtbar oder nicht fruchtbar; Kreuzungsprodukte; — *muticum*: Seitenährchen unbegrannt, sonst wie vorige.

²⁾ Von mir gesperrt.

³⁾ ? wieviel Pflanzenindividuen?

⁴⁾ Eine sehr schöne Herbarsammlung von Atterberg mit und zu diesen Nummern befindet sich im Museum der Landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin.

- III. Aus einer Kreuzung von Voss (Kreuzung Nr. 5) *H. nudum vulgare* × *H. nigrum nutans* stammend (Nr. 153 nackt, weiß vierzeilig und Nr. 156 nackt, schwarz zwei- bis vierzeilig [s. unten]).
- IV. Von Körnicke in einer Landgerste aus Franken aufgefundene Form (Nr. 137), die Körnicke als var. 51 = *Rehmii* beschrieben hat.
- V. Von Voss, bezw. Körnicke beschriebene, Atterberg nicht bekannte Formen.

In Gruppe I bieten die Nr. 148—152 das natürlich vorkommende abessinische Material der schwarzen *deficiens-macrolepis*-Form; die natürlich vorkommende weiße Form = *abyssinicum* hat Atterberg nur als Kreuzungsprodukt, wie sub II erhalten. Die Nr. 143—146 gehören zu *H. distichum Braunii*, einer Form mit normal ausgebildeten „*distichum*“-Seitenährchen; von dieser sagt Körnicke 1882 (Zeitschr. f. Br. S. 202), sie sei „1875 aufgetreten“ — in der Aussaat eines Gemisches von *macrolepis*- und *Steudelii*-Ähren, in drei Ährenexemplaren und sofort konstant gewesen.“

Aus Gruppe II geht hervor, was ja nicht verwunderlich ist, daß Kreuzungen mit einem *macrolepis*-Elter verschiedene, früher oder später konstant werdende *macrolepis*-Typen abspalten.

Zieht man das Fazit aus all diesen Ausführungen, so ergibt sich, daß die allermeisten der beschriebenen Formen sich auf die eine abessinische, in geringfügig von einander abweichenden Varietäten vorkommende Gerste, *Hord. dist. macrolepis*, zurückführen lassen. Nur die Gruppen III und IV fordern eine andere Erklärung für ihren Ursprung. Atterberg sagt nun hierzu: „sehr oft entstehen *macrolepis*-Formen bei der Aussaat von Kreuzungsprodukten“: gemeint sind nach dem ganzen Zusammenhang Kreuzungen, bei denen beide Eltern normale, lineale Hüllspelzen besitzen, so daß die Erscheinung als ein Kreuzungsnovum aufzufassen ist. Als Beispiel wird dann allerdings nur die oben genannte Kreuzung Nr. 5 von Voss angeführt; ich habe auch in der Literatur keinen weiteren Fall ausfindig machen können.

Aus der Kreuzung Nr. 5 sind in die verschiedenen Gruppen des Systems bei Atterberg verteilt folgende Typen:

- Nr. 81. *H. nigrum rostratum vulgare* B; nicht konstant¹⁾.
- „ 112. *H. nudum muticum nutans* B; konstant; Körnerfarbe grünlich bis braun.

¹⁾ Wahrscheinlich bezieht sich die Aufspaltung 8 *macrolepis*:39 *commune* auf Nr. 81.

- Nr. 120. *H. nigronudum rostratum vulgare* B; nicht konstant.
 „ 121. „ „ „ *muticum nutans* B; konstant,
 „ 122. „ „ „ *nutans* B; konstant (entsprechend Körnickes
 var. 47, *dist. janthinum*).
 „ 153. *H. macrolepis nudum vulgare* B; konstant. (Grannen der Hüll-
 spelzen in der Länge wechselnd.)
 „ 156. *H. macrolepis nigronudum muticum vulgare* B; konstant.
 D. h.: zweizeilig nackt schwarz Nr. 122,
 zwei- bis vierzeilig nackt schwarz Nr. 120,
 „ „ „ bespelzt schwarz Nr. 81 und 121,
 „ „ „ nackt gelb Nr. 112,
 „ „ „ „ schwarz *macrolepis* Nr. 156,
 vierzeilig nackt schwarz *macrolepis* Nr. 153.

Die übrigen Formen, die aufgetreten sein müssen, stellten wohl keine neuen Typen dar und sind vermutlich aus diesem Grunde nicht aufgenommen und besonders beschrieben worden.

An die *macrolepis*-Formen schließen wir nun die ihnen morphologisch nahestehenden „*heterolepis*“-Formen an, die Atterberg als Anhang zu seiner Unterart *Commune* stellt. Atterberg verfährt nicht konsequent, wenn er für diese Formen deshalb in seinem System keinen Platz findet, weil er sie als Übergangsformen ansieht und nicht zur Konstanz hat bringen können; wir sehen ja, daß er eine große Anzahl derartiger Typen unbedenklich fest eingereiht hat. Nach unsern heutigen Anschauungen ist allerdings allein der für *heterolepis* eingeschlagene Weg der richtige; solche Formen gehören als inkonstante Kreuzungsprodukte nicht in das System hinein.

Das Charakteristikum der *heterolepis*-Formen ist die *macrolepis*-artige Ausbildung der äußeren Hüllspelze der Seitenährchen, während die innere, sowie beide Hüllspelzen der Mittelährchen normal ausgebildet sind. Ich füge die Beschreibung der fünf hierher gestellten Varietäten bei, da sie an nicht jedermann zugänglicher Stelle veröffentlicht sind. Atterberg schreibt S. 37:

- „Nr. 124. *H. heterolepis parallelum verum* B. Konstanz etwa 80%. Mit Körnickes var. 7 *H. hexastichum recens* übereinstimmend.
 Nr. 125. *H. het. rostratum zeocrithum verum* A. Form, bei welcher die oberen Seitenährchen wie *het. rostratum hexastichum*, die untersten aber wie *heterolepis muticum zeocrithum* ausgebildet sind.
 Nr. 126. *H. heterolepis erectum*, Körnickes var. 36. *H. dist. heterolepis*. Von mir nicht gesehen.

- Nr. 127. *H. heterolepis nigrum parallelum spurium* B; Konstanz etwa 80%.
- Nr. 128. *H. heterolepis nudum zeocrithum verum* A. Konstanz nur etwa 50%. Ähren oft nur teilweise als *Heterolepis* ausgebildet.“

Körnicke beschreibt die beiden Varietäten Nr. 124 und 126 folgendermaßen:

var. 7 *recens* (Nr. 124, Atterberg) Kcke, Neugerste; sechszeilig. Die äußere Teilklappe der Seitenährchen ist sehr breit lanzettlich, kahnförmig gewölbt, kahl, fünfnervig, mit einer derjenigen der Scheinfrucht gleichartigen, nur unbedeutend kürzeren Granne, die äußere Kante der Scheinfrucht von der Mitte der Rückseite bis zur Mitte der Bauchseite umfassend; die übrigen Teilklappen sind normal und behaart.

var. 36 *heterolepis* Kcke (Nr. 126, Atterberg), verschiedenklappige Gerste; zweizeilig, blaßgelb. Teilklappen der Mittelährchen normal, behaart. Bei den Seitenährchen ist die dem Mittelährchen abgewandte Teilklappe sehr breit, gewölbt, fünfnervig, so lang wie die äußere Spelze der Mittelährchen, dann in eine lange, feine, aufrechte Granne auslaufend, welche viel kürzer ist, als die Granne der Mittelährchen; kahl¹⁾. Die andere Teilklappe der Seitenährchen ist normal, lineal-lanzettlich, behaart.

Varietät von *H. erectum*, erschien im Sommer 1880 unter meinen Übergangsgersten, welche sich in Variation befinden. Sie verhält sich seitdem wie die var. *recens*, mit welcher sie auch fortwährend in Variation ist.

Aus der Beschreibung ist sofort ersichtlich, daß es sich um die gleiche Mißbildung handelt, die in meiner Kreuzung H. 62 × H. 77 aufgetreten ist.

Über den Ursprung der *heterolepis*-Formen erfahren wir das gleiche wie über den der *macrolepis*-Formen. Sie gehen hervor:

1. aus Kreuzungen mit *macrolepis*-Formen, wo sie nach Atterberg als Übergangsformen zwischen den *commune*- und den *macrolepis*-Formen anzusehen sind;
2. aus Kreuzungen zweier normalklappiger Eltern, wie die Nr. 124 und 126 = *recens* Kcke und *heterolepis* Kcke.

Die der 1. Gruppe zugrunde liegenden Kreuzungen sind nicht näher präzisiert worden; nach der Bezeichnung der Spaltprodukte:

Nr. 126 zwei- bis vierzeilig, weiß, *zeocrithum*,
 Nr. 127 vierzeilig, schwarz, bespelzt,
 Nr. 128 zweizeilig, *zeocrithum*, nackt

¹⁾ Vgl. hierzu die Behaarung auf Taf. 3.

kommt indessen wohl die Kreuzung 3 von Rimpau: *H. hexastichum* L. \times *macrolepis nigrum deficiens nutans* = *macrolepis* A. Br. in Frage.

Zu 2. gibt Körnicke als Elternpflanzen (W. u. K. S. 153) *H. dist. erectum* (Sommergerste) \times *H. hexast. parallelum* (Wintergerste) an.

Die *heterolepis*-Formen sind weder von Körnicke noch von Atterberg bis zur Konstanz gebracht worden; Atterberg gibt an für Nr. 124 (= *recens* Kcke) und Nr. 127 etwa 80%; für Nr. 128 etwa 50%, von letzteren seien zudem die Ähren oft nur teilweise als *heterolepis* ausgebildet. Körnicke sagt von seiner var. *heterolepis*, sie sei in fortwährender Variation mit der var. *recens*; und von *recens*: „sie ist nicht konstant; namentlich schlägt sie in die zweizeilige var. *heterolepis* Kcke um; sie erscheint aber in zahlreichen Exemplaren“. Bekanntlich ist Mehrzeiligkeit rezessiv; ein Rückschlag von der sechszeiligen *recens* auf die zweizeilige *heterolepis* ist also nicht möglich — eine Warnung, die vormendelschen Spaltungsergebnisse mit Vorsicht zu verwerten. Vielleicht hat Körnicke die letzten spät schossenden Ähren bei welchen nach meinen Beobachtungen die Seitenährchen oft steril sind, ohne daß die Anomalie der Hüllspelzen verändert ist und die deshalb den zweizeiligen Ähren phänotypisch gleichen, als wirklich zweizeilige angesprochen; die Descendenz solcher Pseudo-Zweizeiler ist natürlich wieder mehrzeilig.

Als dritte Kreuzung, bei der nachgewiesenermaßen von normalklappigen Elternformen breitklappige Deszendenten stammen, kann ich nun meine oben beschriebene Kreuzung H. 62 \times H. 77 hinzufügen; und zwar wurden vorwiegend *heterolepis*-Formen, vereinzelt aber auch reine *macrolepis*-Formen beobachtet. Daß eine etwaige Spontanbastardierung mit dem weißährigen *H. abyssinicum*, das als H. 91 im Institut kultiviert wird, nicht in Frage kommt, folgt einmal aus der Versuchsanordnung (sämtliche Stammpflanzen waren z. Z. der Blüte gebeutelt) und zweitens aus der Art der Spaltung, dem Fehlen jeglicher *deficiens*-Formen; alle breitklappigen Typen gehörten der Ausbildung der Seitenährchen nach zu *distichum* (vergl. Taf. 5, die Seitenährchen der Kreuzungsprodukte Fig. 3—5 und 13—15 gegen die von H. 91 in Fig. 9—11).

Übereinstimmend mit meinem Versuch ist bei Körnicke folgendes:

1. die Typen der Elterngersten sind eine zweizeilige *erectum*-Gerste und eine mehrzeilige Wintergerste, beide normalklappig;
2. F_1 und der größte Teil von F_2 sind normalklappig;
3. ein Teil der *heterolepis*-Formen in F_2 sind der Beobachtung entgangen; erst von F_3 ab, wo die Eigenschaft innerhalb der Familien,

nicht mehr nur am Individuum in Erscheinung tritt, fällt sie ins Auge;

4. die Erscheinung betrifft niemals alle Individuen in gleichem Maße, sondern ist stark variabel. Der Prozentsatz nimmt im Laufe der Generationen anscheinend zu. Welcher Faktor die Modifikation nach der \pm -Seite bedingen könnte, soll später erörtert werden.

In Anbetracht dieser übereinstimmenden Beobachtungen muß die Ursache des Auftretens dieser morphologischen Anomalie in der Kreuzung gesehen werden. Die erbliche Verknüpfung der Erscheinung mit der nicht anders denn als Mißbildung aufzufassenden Blütenverdoppelung und Ährenverzweigung läßt darauf schließen, daß in der vorliegenden Kreuzung zwei heterogene Erbfaktoren zusammenreffen; das hat zur Folge, daß ihre materiellen Träger, zwei chemisch oder physikalisch nicht aufeinander abgestimmte Substanzen, sich nun gegenseitig stören und nur allmählich einen Gleichgewichtszustand erreichen. Dadurch ist die besonders anfangs sehr geringe Konstanz, sowie ihr allmähliches Steigen zu verstehen. Es ist auch nicht berechtigt auszusagen, daß nur (bis höchstens) 80% der Individuen die Anomalie erben. Sie wird vielmehr, eben des mangelnden Gleichgewichtszustandes wegen, nur bei 80% manifest; ehe nicht experimentell nachgewiesen ist, daß die verbleibenden 20% dauernd normal weitervererben, steht nicht fest, ob der normale Zustand bei diesen 20% genotypisch bedingt ist. Daß aber auch äußerlich normale von abnormal abstammende Individuen die Anomalie übertragen können, also genotypisch selbst anormal sein können, geht aus meinen Versuchen mit Sicherheit hervor (vergl. das auf S. 110 gesagte und Tab. II, unten S. 17, 18/45). Bei Körnicke sowohl wie bei mir wurden eine Wintergerste und eine Sommergerste miteinander gekreuzt; es ist mit Sicherheit anzunehmen, daß Winter- und Sommergersten eine physiologisch — speziell chemisch physiologisch sehr verschiedene Konstitution mit sich bringen¹⁾, so daß es kein Zufall ist, daß gerade in solchen Kreuzungen Entwicklungsstörungen im oben angegebenen Grade und Sinne sich auswirken können.

Nach dem ganzen Verhalten der Erscheinung zu urteilen, haben wir es hier mit einer neuen Zwischenrasse nach de Vries zu tun und

¹⁾ Gaßner u. Grimme: Beiträge zur Frosthärte der Getreidepflanzen. Ber. dtsh. bot. Ges. 31, 1913, S. 507.

zwar insbesondere mit einer Mittelrasse. Ich brauche auf diese Begriffe hier nicht ausführlich einzugehen; Alverdes hat kürzlich bei seinen Cyklops-Studien, wo es sich um analog vererbte Abnormitäten handelt, die Begriffe ausführlich diskutiert¹⁾. Zu dem dort gesagten möchte ich aus den de Vriesschen Erörterungen nur wenig noch hinzufügen. De Vries bezeichnet als Zwischenrassen solche, die eine semi-latente Eigenschaft enthalten, die im Kampf mit der antagonistischen aktiven Eigenschaft steht; wenn beide Eigenschaften sich etwa das Gleichgewicht halten, entstehen die Mittelrassen; wenn die normale stark überwiegt, die Halbrassen. Beide sind durch ihre, durch den Streit der Antagonisten bedingte sehr starke Variabilität gekennzeichnet. Auch die Art und Weise des Auftretens der oben beschriebenen Anomalie ist ganz das nach de Vries für Zwischenrassen charakteristische: die fragliche Eigenschaft tritt als Minus-Variation auf und kann durch Selektion insofern gesteigert werden, als sie ihrem Mittelwert zustrebt. Über diesen hinaus ist die Selektion dann wirkungslos. Und so erklärt sich die scheinbar zunehmende Konstanz, die in den Versuchen von Atterberg bis zu 50 bzw. 80% gesteigert werden konnte, was ich auch von F₂ bis F₄ hin bestätigt fand²⁾.

Es ist nun die Frage, welche Bedingungen für die Aktivierung der Anlage maßgebend sind. Daß die Zwischenrassen durch die Lebenslage stark beeinflussbar sind, ist bekannt und ich verweise wiederum auf die Ausführungen von Alverdes (a. a. O.). Die Frage, ob gute oder schlechte Lebenslage fördernd wirkt, ist auch bei den Gersten vielfach erörtert worden, namentlich bezüglich der Verästelung der Ähren. Dabei scheinen sich spezifische Unterschiede geltend zu machen, besonders sollen die Wintergersten zu Anomalien neigen.

Körnicker hat festgestellt, daß bei seinen Varietäten *recens* und *heterolepis* der Prozentsatz abnormer Individuen von der Aussaatzeit abhängig ist. Er sagt (S. 153, 1885):

„Beide Varietäten stimmen auch darin überein, daß ein großer Teil der Ähren ja nach der Aussaatzeit nur normale Klappen, ein anderer nur vereinzelt breite Klappen hat. Ich habe die hier im Poppelsdorfer Garten 1875 entstandenen Mittelformen zwischen *H. d. nutans* und *H. tetr. pallidum*, sowie zwischen *H. d. erectum* und *H. hex. parallelum* von Anfang an als Wintergersten kultiviert. Die

¹⁾ Vgl. ds. Ztschr. 24, 1920 S. 211—278; besonders Kap. VI.

²⁾ Auch meine diesjährigen Aussaaten zeigen die Anomalie in hohem Maße — ob es bis zu völliger Konstanz gekommen ist, ließ sich noch nicht feststellen.

breiten Klappen traten erst nach mehrmaliger Aussaat¹⁾ auf. Bei weiteren Versuchen zeigt sich jetzt ein auffallender Unterschied je nach der verschiedenen Zeit der Aussaat. Im Herbst gesät kehren breite Klappen in sehr geringer Zahl wieder, im Februar gesät viele; spät gesät werden alle Seitenteilkuppen der Seitenährchen breit, aber dabei auch die Ähren sehr kümmerlich und unschön.“

Meine Beobachtungen bestätigen diese Angaben nicht. Ich habe in jedem Jahr von jeder Generation die drei Aussaaten (Herbst, Februar, April) nebeneinander gemacht. Der Prozentsatz der abnorm veränderten Pflanzen war in allen dreien gleich, schwankend von 2—100% — letzteres nur einmal, wo bei einer (durch Auswinterung sehr) kleinen Familie von fünf Individuen alle fünf *heterolepis*-Ährchen, eine zudem verzweigte Ähren hatte (S. 18, 107). Für die drei F₂-Aussaaten erhielt ich (Tab. I) für die Wintersaat 7,13%, für die Februarsaat 6,26% und für die Sommersaat 7,02% (vergl. auch Tab. II); also stets die gleiche Größenordnung.

Körnicker glaubt bei den Wintergersten überhaupt eine größere Neigung zum Variieren — gemeint ist wohl in unserer Terminologie zur Modifikation — zu sehen und zwar speziell bei den Übergangsformen zwischen zwei-, vier- und sechszeiligen Typen (1882, S. 123). Auch diese Angaben kann ich nach meinen Versuchen nicht als allgemeingültig anerkennen; die Anomalien trafen ebenso häufig rein Zweizeilige und rein Vierzeilige wie die Zwischenformen. Da aber die genannten Typen entweder Heterozygoten oder Kreuzungsanova aus Kreuzungen von zwei- und vierzeiligen Gersten sind, so wäre damit als die letzte auslösende Ursache die Bastardierung anzusehen. Und damit nähert sich die Körnickesche Angabe meiner Auffassung. In der Tat bringt die Kreuzung die stärkere Variabilität zustande — aber nicht in dem Sinne, daß sie die Modifikabilität als solche steigert, sondern in dem ganz bestimmten Sinne, daß zwei Gene die weder nebeneinander bestehen (Dominanz), noch zu gemeinsamer Wirkung sich vereinen können (intermediäre Ausbildung) im Laufe der ontogenetischen Entwicklung der ganzen Pflanze als Individuum sowohl als auch ihrer einzelnen Organe, um die Herrschaft kämpfen. De Vries hat diesen Gedanken sehr klar herausgearbeitet, wenn er die Mittlerrassen als konstante Rassen mit vikariierenden Eigenschaften bezeichnet, die ihrem innern Wesen nach konstant sind, möge auch ihre äußere Erscheinung höchst variabel und inkonstant sein; — er möchte sie daher vielleicht besser als dimorph

¹⁾ Siehe oben.

bezeichnen. Nur sind die beiden vikariierenden Eigenschaften nicht ebenbürtig, sondern stehen zueinander im Verhältnis des Normalen zum Abnormen. Der Kampf, der sich abspielt, findet seine Analogie in dem der beiden geschlechtsbestimmenden Enzyme in den Goldschmidtschen Intersexualitätsversuchen und wir finden in den dort entwickelten Vorstellungen auch eine Erklärung für eine gewisse Periodizität, der die Erscheinung, wie so viele pflanzliche Anomalien, unterliegt. Es zeigt sich nämlich die auffallende Tatsache, daß die Verbreiterung der Seitenährchen und die Verzweigung der Ähre, die, wie im experimentellen Teil erwähnt, nur einen Teil der Ähren betrifft, im allgemeinen sich entweder an den ersten, frühest (und best-)entwickelten Ähren findet, oder aber an den letzten, die erst während des Reifens der übrigen Pflanze schossen. Nun ist gewiß im ersten Entwicklungsstadium sowie gegen Ende der Vegetationsperiode der Verlauf der ernährungsphysiologischen Prozesse ein anderer als auf der Höhe des individuellen Lebens. Da wir nun bei der Anlage jeder Ähre eine sensible Periode voraussetzen können, so ist es verständlich, daß diese bei den ersten und letzten Ähren auf Differenzen in der Entwicklungsgeschwindigkeit und damit der Wirkung der antagonistischen Merkmale in der Weise reagiert, daß sie dem Abnormität-„Bestimmer“, wenn ich mich so ausdrücken darf, den Vorrang einräumt; so überholt er den Normaltypus-Bestimmer, der somit in seiner Wirkung auf den Phänotypus verdeckt wird. Die Erscheinung läßt sich also in allen Einzelheiten ihres Verhaltens durch die Annahme erklären, daß bei der Kreuzung zwei nicht aufeinander abgestimmte Gene zusammengetroffen sind und auf diese Weise eine Mittelrasse entstand.

Es bleibt noch zu erklären, wie bei dieser Vorstellung des Ursprungs der Anomalie die normale Ausbildung von F_1 und der sehr geringe Prozentsatz in F_2 , wie überhaupt ihre Rezessivität sich erklären läßt. Das ist doch nur so zu verstehen, daß die heterogenen in F_1 zusammengebrachten Faktoren, sagen wir A und B, durch einen dritten Faktor C, den einer der beiden Eltern mitbringt und den wir als Schutzstoff bezeichnen, in ihrer Wirkung gehemmt werden; wird aber in F_2 C abgespalten, so entstehen unter 64 Individuen 36, die die Faktoren A und B (wenigstens beide 1 mal) enthalten; von diesen besitzen $\frac{3}{4} = 27$ den Schutzfaktor C; $\frac{1}{4} = 9$ besitzen ihn nicht. Es treten nun bei diesen 9 unter $64 = 14,1\%$ Individuen in F_2 die beiden Antagonisten in den Kampf ein und von ihrer Reaktionsgeschwindigkeit wird es abhängen, ob phänotypisch das eine oder das andere Bild

realisiert wird. Ich bin mir wohl bewußt, damit nur eine Spekulation auszusprechen; sie soll eine Arbeitshypothese sein. Um diese zu verifizieren gilt es zunächst die Konstanzfrage zahlengemäß zu untersuchen. Da es sich um Kreuzungen von Sommer- und Wintergersten handelt, ist für Untersuchung der morphologischen Merkmale nach dem oben (S. 107) Gesagten die Aussaat im Februar auszuführen. Sodann ist festzustellen, welche Gene durch ihr Zusammenwirken die grundlegende Kombination, bzw. durch ihren Ausfall die Beseitigung der Hemmung herbeiführen; das muß auf dem Gebiet der Koppelungserscheinungen geschehen.

Unerklärt ist der S. 121 erwähnte Ursprung von *H. d. Rehmi*, aufgetreten in fränkischer Landgerste. Es ist mir leider nicht gelungen, heute über dieses rätselhafte Auftreten näheres zu erfahren, noch über den weiteren Verbleib des interessanten Materials. In Poppelsdorf ist die Varietät nicht mehr weitergeführt. Ob wir es hier mit einer Mutation zu tun haben, muß deshalb dahingestellt bleiben.

Endlich sahen wir *macrolepis*-Typen aus Kreuzungen normalklappiger Gerste hervorgehen, d. h. an den Mittelährchen, und zwar symmetrisch veränderte Formen. Damit wird die Vermutung ins Bereich der Möglichkeit gerückt, daß auch die natürlichen *macrolepis*-Formen in ihrer Heimat Abessinien auf eine Kreuzung verschiedenzeiliger, normalklappiger Formen zurückzuführen sind. Daß die natürlichen *macrolepis*-Formen zur *deficiens*-Gruppe gehören, steht mit dieser Annahme in Einklang — denn die normalklappigen *deficiens*-Formen gehören demselben geographischen Bezirk an. Es wäre daher angebracht, eine möglichst große Anzahl von Kreuzungen der abessinischen *deficiens*-Formen mit ihren vier- und sechszeiligen Heimatgenossen eventuell besonders solcher mit abweichendem Entwicklungsrhythmus, bei denen eine physiologisch abweichende Veranlagung anzunehmen ist, auszuführen und zur Aufspaltung zu bringen.

Voraussetzung für diese Synthese von *macrolepis*-Formen wäre, daß hier bei dem Zusammentreffen der beiden nicht aufeinander abgestimmten Gene der Umschlagpunkt, d. h. der Schnittpunkt der beiden Geschwindigkeitskurven vor die in bezug auf die Ährenanlage sensible Periode fällt, so daß in jenem Falle nur noch die Anomalie realisiert wird.

Mit dieser Vorstellung über das Zustandekommen der breitklappigen Gersten fällt meine Annahme zusammen mit der von v. Ubisch für die Entstehung der Kapuzengersten gemachten¹⁾.

¹⁾ Ds. Ztschr. XXV; 1921, S. 198 ff.

Nach v. Ubisch entstehen die Kapuzengersten durch Zusammen treffen zweier nicht zueinander passender Faktoren für Grannenlänge. Der eine derselben ist ein Faktor A für kurze Grannen; bei Zusammen treffen mit einem zweiten Faktor für kurze Grannen J, entstehen lange Grannen. Nun gibt es nach v. Ubisch noch einen dritten Faktor für kurze Grannen K; dieser ist mit J zusammen wirkungslos ($KJ =$ kurze Granne), und gibt mit A zusammen nicht lange Granne, sondern bewirkt eine Anomalie, die Ausbildung einer Kapuze. Durch Kreuzung kurzgranniger Formen von bekannter Erbformel konnten synthetisch Kapuzen gewonnen werden und die Aufspaltungszahlen bestätigen die Annahme über die Wirkungsweise der drei Faktoren. Es scheint mir aber, daß einige Tatsachen gegen die phylogenetischen Schlußfolgerungen sprechen, die hieran geknüpft sind.

Auf S. 209 gibt die Verf. zwei Stammbäume, von denen sie den ersten für den wahrscheinlicheren hält. Danach wäre die erste langgrannige Form als ein Kreuzungsnovum bei der Kreuzung solcher kurzgranniger Gersten entstanden, wie sie nur die Erbformeln östlicher, speziell japanischer Gersten aufweisen. Als dieses Kreuzungsnovum gilt der Verf. *Hordeum spontaneum* (siehe Stammbaum), das als mutmaßliche Stammpflanze unserer durchweg langgrannigen westlichen Formen die Faktoren A und J mitbringt.

Die zweite Annahme ist nun die, daß die langgrannigen AJ-Formen des Westens in ihrem Grenzgebiet Nepal und Bengal mit kurzgrannigen von der Form K zusammengestoßen seien und aus dieser Kreuzung die Kapuze AK entstanden sei. Nun aber sind natürlich vorkommende kurzgrannige Gersten mit dem Faktor K uns nicht bekannt; diejenigen mit denen die obigen Kreuzungen zur Synthese der Kapuze ausgeführt sind, sind Kreuzungsderivate aus Kreuzungen mit den natürlichen Kapuzengersten selbst; es wäre deshalb möglich, daß der durch Dissoziation im Sinne Tschermacks latent gewordene Faktor K bei bestimmten Kombinationen wieder manifest wird.

Nach den obigen Vorstellungen ist v. Ubisch genötigt, die japanischen Gersten einmal in die Ascendenz von *Hordeum spontaneum* (Stammbaum I und II) zu setzen, während sie vermutlich wohl, wie es am Schluß der Arbeit (S. 210) dann auf Grund der Brüchigkeitsfaktoren geschieht, in seine Descendenz zu stellen sind. Auch gegen die weiteren descendenztheoretischen Deduktionen scheinen mir einige Tatsachen zu sprechen. Was die beiden Entwicklungsreihen der nichtbrüchigen Gersten, von *Hordeum spontaneum* ausgehend, betrifft, so hat die Verf. selbst

gezeigt¹⁾, daß ein Teil der Nepalgersten sich dem westlichen Zweig anschließt. Endlich wissen wir heute²⁾, daß Brüchigkeit nicht nur bei Kreuzung von „westlichen“ und „östlichen“ Formen als Kombinations-eigenschaft entsteht, sondern daß auch unsere westlichen, mitteleuropäischen Kulturgersten miteinander gekreuzt der Wildgerste gleichstark brüchige Formen abspalten können; es müssen also unter ihnen die einander ergänzenden Faktoren beide — sofern es nicht noch mehr sind³⁾ — vertreten sein.

Ob die Richtung der Entwicklung der japanischen kurzgrannigen Gersten von oder zu *Hordeum spontaneum* verläuft, darüber spricht sich v. Ubisch selbst nicht bindend aus (S. 209). Es schlägt hier hinein ja noch ein anderes, noch ungelöstes Problem der Gerstenphylogenie, die Frage nach der Entwicklung der Zwei- und Mehrzeiligkeit. Die uns bekannten kurzgrannigen Formen sind sechszeilig, während die langgrannigen sowohl zwei- als mehrzeilig vorkommen. Ob aber unsere mehrzeiligen Gersten an das zweizeilige *Hordeum spontaneum* anzuschließen sind oder vielmehr eine Parallelreihe mit unbekannter Stammform darstellen, ist z. Zt. noch nicht zu entscheiden. Da wäre es ja wohl denkbar, daß die hypothetische sechszeilige Form auch kurzgrannig gewesen ist.

Kombinationswirkungen, bei denen das Zusammentreffen zweier Faktoren eine „durch nichts an die Stammform erinnernde Mißbildung“ liefern, sind auch sonst bekannt; ich erinnere nur an den Walnußkamm der Hühner (= Erbsenkamm \times Rosenkamm). Man muß sich nur stets darüber klar bleiben, daß der Begriff der „Mißbildung“ anthropomorph ist. Mit dem Moment, wo eine solche konstant geworden ist und somit zu einer neuen Rasse geführt hat, wird sie uns vertraut und verliert damit für unser Empfinden den Begriff des „Mißbildeten“. So ist es beispielsweise mit der breiten Klappe der natürlichen *macrolepis*-Formen; ihr regelmäßiges, symmetrisches Aussehen läßt den Begriff der Mißbildung verschwinden — ebenso wie bei *Triticum polonicum*, wie bei den Pelorien und anderen konstanten Formen. Die heterozygoten Kombinationen der Faktoren A und K liefern klare Intermediärformen, so daß die reinen Spaltungszahlen sich jederzeit nachweisen lassen; man

¹⁾ v. Ubisch, ds. Ztschr. XVII, S. 149 und 152; siehe auch meine Publikation Bd. XXVI, 1921, S. 132.

²⁾ a) v. Ubisch, ds. Ztschr. XIV, 1915, S. 226 und 227 und die dort zitierte ältere Literatur b) Schieman a. a. O., S. 114.

³⁾ Schieman a. a. O., S. 133.

erhält daher nicht eigentlich den Eindruck eines nicht Zusammenpassens der beiden Faktoren. Anders bei den nicht aufeinander abgestimmten Faktoren, die die *heterolepis*- und *macrolepis*-Formen in unsern Versuchen hervorbringen; hier macht sich ein Streit zweier antagonistischer Merkmale (um de Vries's Worte nochmals zu wiederholen) eben in der sehr starken Variabilität deutlich geltend.

Die auf Grund meiner bisherigen Beobachtungen und im Zusammenhang mit den alten Nachrichten aus den vormendelschen Bastardierungsversuchen neu aufgetauchten Fragen bedürfen neuer, durch Jahre gehender Experimente; ich übergebe daher schon diese ersten vorläufigen Ergebnisse heute der Öffentlichkeit.

Zusammenfassung.

1. Durch Körnicke und Atterberg sind die breitklappigen Gerstenvarietäten *macrolepis* und *heterolepis* aufgestellt.
2. *Macrolepis* ist eine in Abessinien natürlich vorkommende Varietät; *heterolepis* (und auch *macrolepis*) ist eine infolge von Kreuzungen aufgetretene inkonstante Form.
3. Die *heterolepis*- (und vereinzelt auch *macrolepis*-) Typen treten auf nach Kreuzungen
 - a) von normalklappigen Gersten mit *macrolepis*-Formen,
 - b) von zwei normalklappigen Formen miteinander.
4. Bekannt sind zu 3 b zurzeit drei Kreuzungen:
 - I. Voss: vierzeilige Nacktgerste \times zweizeilige schwarze nickende Gerste,
 - II. Körnicke: zweizeilige dichte (*erectum*) Sommergerste \times vierzeilige Wintergerste,
 - III. Schieman: zweizeilige dichte (*erectum*) Sommergerste \times vierzeilige Wintergerste, H. 62 Fruwirths frühe Goldthorpe \times H. 77 Friedrichswerther vierzeilige Wintergerste.
5. Die Erscheinung ist in meiner Kreuzung begleitet von einer mutationsartig auftretenden Mißbildung: Verdoppelung der Blüten im Ährchen und Verzweigung der Ähre.
6. Es wird vermutet, daß die Anomalie zustande kommt beim Zusammentreffen zweier heterogener Faktoren, die in F_1 noch durch einen Schutzstoff gehemmt, in F_2 bei Abspaltung desselben in antagonistische Wirkung geraten.

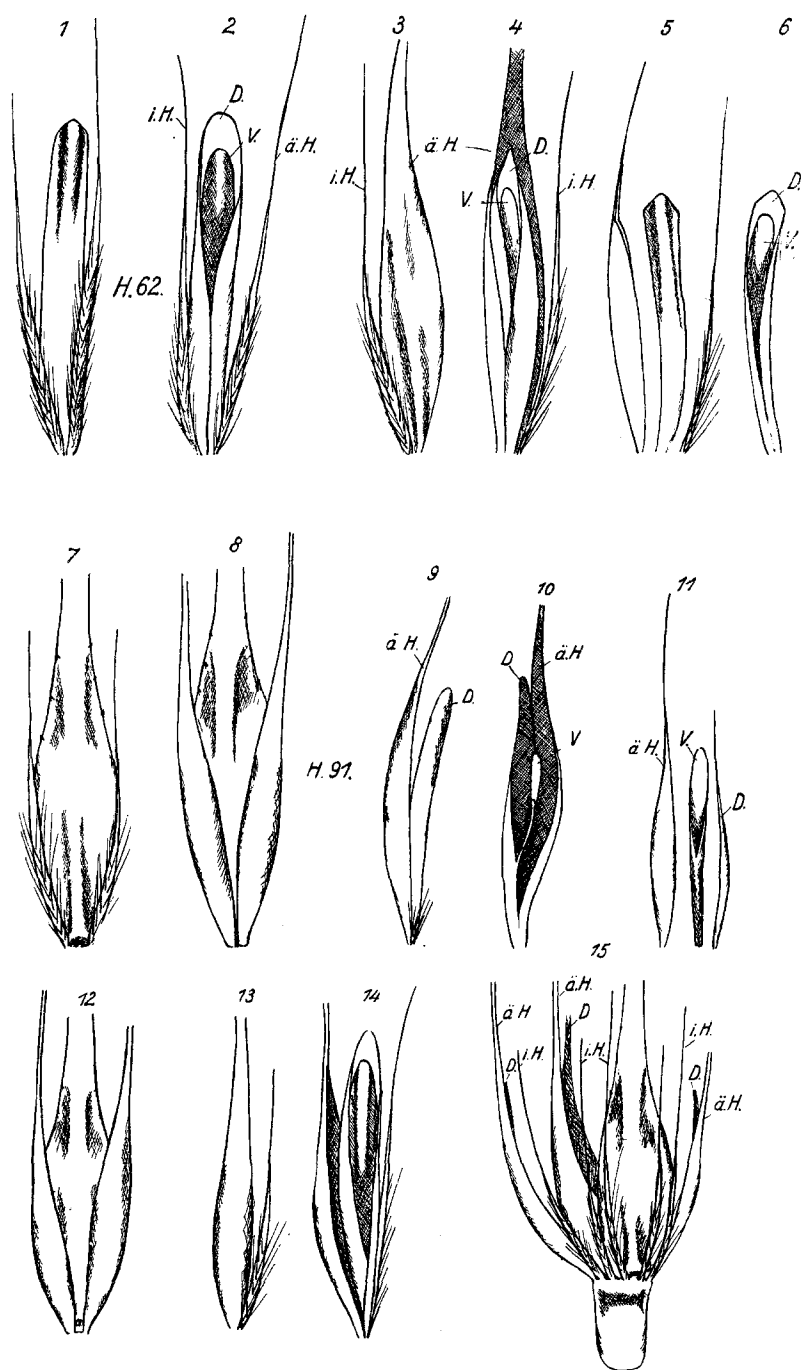
7. Es wird die Vermutung ausgesprochen, daß auch die natürlichen *macrolepis*-Formen, die zur *deficiens*-Gruppe gehören, einen ähnlichen Ursprung haben (hier Kreuzung von *distichum deficiens* mit einer mehrzeiligen Gerste).

Potsdam, Institut für Vererbungsforschung.

Figurenerklärung zu Tafel 5.

V = Vorspelze (*palea superior*),
 D = Deckspelze (*palea inferior*),
 i. H. = innere Hüllspelze } (*glumae*).
 ä. H. = äußerere " }

- Fig. 1. Seitenährchen von H. 62 Fruwirths frühe Goldthorpe, von außen.
 Fig. 2. Dasselbe von innen.
 Fig. 3—6. *heterolepis*-Formen.
 Fig. 3. Seitenährchen von F_4 (65×62) aus S. 19, 70/49; 2zeilig heterozygot, von außen.
 Fig. 4. Dasselbe von innen.
 Fig. 5. Aus S. 19, 78/10; 2zeilig homozygot; von außen.
 Fig. 6. Dasselbe von innen.
 Fig. 7. Mittelährchen von H. 62 mit normalen, linealen, behaarten Hüllspelzen.
 Fig. 8. Mittelährchen von H. 91 *Hordeum abyssinicum* mit verbreiterten kahlen Hüllspelzen (*macrolepis*-Typus).
 Fig. 9—11. Seitenährchen von H. 91 in verschieden starker Reduktion.
 Fig. 12. Mittelährchen vom *macrolepis*-Typus von F_4 (65×62) aus S. 19, 76/21.
 Fig. 13. Seitenährchen derselben Pflanze.
 Fig. 14. Dasselbe von innen, stärker vergrößert und auseinander präpariert.
 Fig. 15. Luxurierendes Spindelglied vom *heterolepis*-Typus von F_4 (65×62) aus S. 19, 70/47.



Gez. E. Schiemann