

(Aus dem Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der Universität Halle/Saale.)

Die phylogenetische Bedeutung asiatischer Gersten.

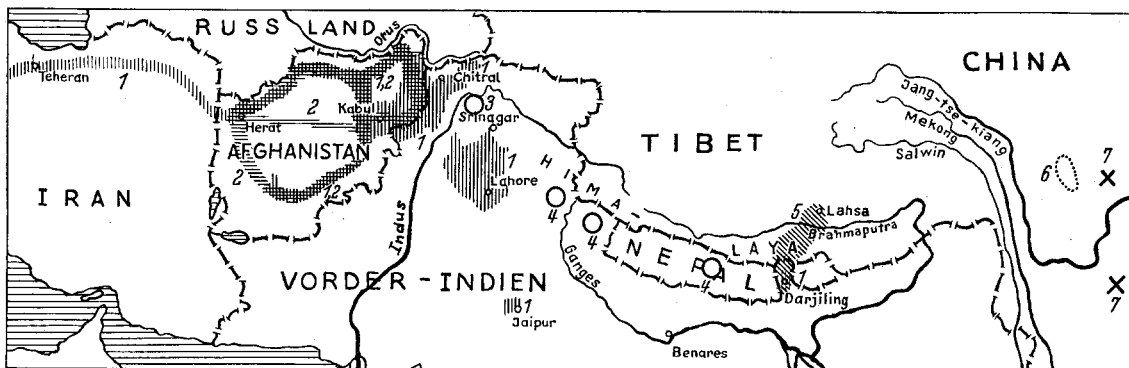
Von **Rudolf Freisleben.**

I.

Nach den Ergebnissen mehrerer Expeditionen der letzten Jahre nehmen die Gersten aus dem mittleren und östlichen Asien in phylogenetischer Beziehung eine besonders interessante Stellung ein. Neben der Entdeckung einer neuen Wildgerstenart (*Hordeum agriocrithon* E. ÅBERG) und der genaueren Festlegung der Verbreitungsgrenzen von *H. spontaneum* ist es vor allen Dingen gelungen, in die geographische Verteilung einiger Haupttypen und Typengruppen der Kulturgersten Einblick zu gewinnen. Es sollen

Dardjiling in Indien erstreckte. Umfangreiche Sortimente liegen besonders aus dem Gebiet um Kabul und Kandahar, aus dem Hindukusch (Nuristan) und Afghanisch-Turkestan sowie aus den nordwestindischen Provinzen Chitral und Punjab vor (vgl. „*Deutsche im Hindukusch*“, 1937, FREISLEBEN, 1940).

2. Das Areal der DHE. überschneidet sich in Afghanistan teilweise mit dem der Expeditionen von VAVILOV, 1924, und BUKINICH, 1926/27 (vgl. VAVILOV u. BUKINICH, 1929), jedoch haben die Russen auf ihren Reisen das im Hindukusch



- 1 ||||| Deutsche Hindukusch-Exp. 1935 2 ||||| Exp. von Vavilov (1924) und Bukinich (1926/27)
 3 ○ Sammlungen von C. Troll am Nanga Parbat (1937) 4 ○ Indien-Nepal-Fahrt von Herrlich (1937/38)
 5 ||||| SS-Exp. von Schäfer nach Sikkim und Tibet (1938/39) 6 ○ Sammlung von H. Smith (1934) aus Osttibet-Szechuan
 7 X Angaben von Handel-Mazzetti (1914-18) aus Yunnan-Szechuan

Abb. 1. Sammelareale der erwähnten Expeditionen.

deshalb hier folgende 2 Grundfragen der Gerstenphylogenie näher erörtert werden:

1. Wie und in welchen Gebieten ist der Übergang von den Wildgersten zu den Kulturgersten vor sich gegangen?

2. In welcher Weise haben sich die Formbildungsprozesse innerhalb der Kulturgersten abgespielt?

Diesen Betrachtungen seien einige Angaben über die aus den Erfolgen beteiligten Expeditionen vorangeschickt.

1. Den Anschluß an das in bezug auf die Gerstenverbreitung gut bekannte Vorderasien hat die „*Deutsche Hindukusch-Expedition 1935*“¹ hergestellt, deren Sammelareal sich von der persisch-türkischen Grenze bis nach Jaipur und

gelegene, unzugängliche Nuristan nur am Rande berührt.

3. Auf der durch ihren tragischen Verlauf bekannten *Nanga Parbat-Expedition 1937* wurden von C. TROLL einige Gersten gesammelt, die unsere aus den Sortimenten der DHE. gewonnenen Kenntnisse ergänzen.

4. Die Verhältnisse am Südabfall des Himalaya wurden durch die umfangreichen Sammlungen der „*Indien-Nepal-Fahrt 1937/38*“ von HERRLICH geklärt, die aus der Provinz Gharwahl in und nördlich von Tehri sowie ostwärts hiervon aus dem Gebiet um Almora und schließlich aus der Umgebung von Kathmandu in Nepal stammen. Während die Areale um Tehri und Almora dem Sammelgebiet der DHE. in Punjab benachbart sind, befindet sich zwischen

¹ Im folgenden mit DHE. abgekürzt.

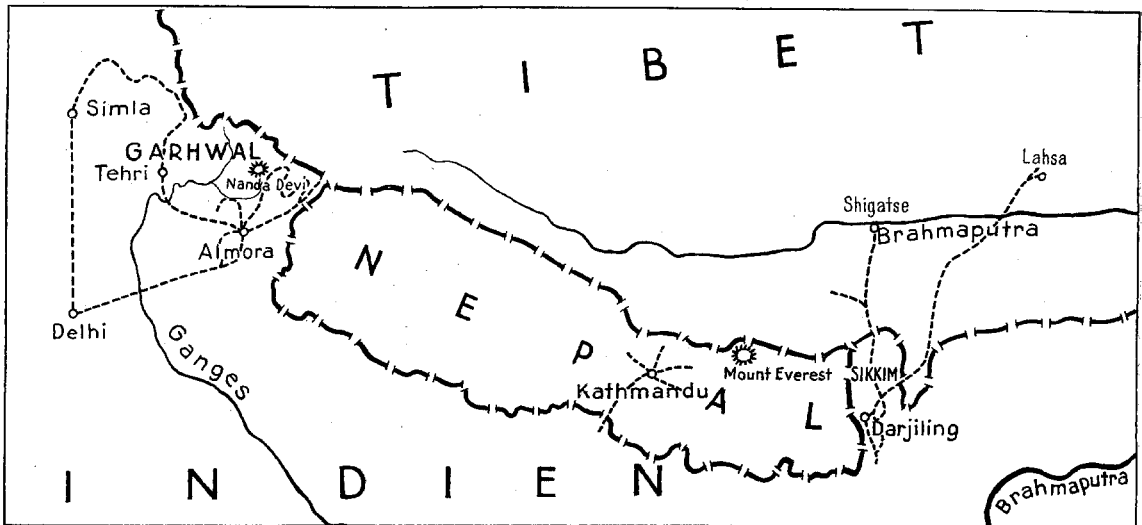


Abb. 2. Sammelrouten der Indien-Nepalfahrt von HERRLICH und der SS-Expedition von SCHÄFER nach Sikkim und Tibet (letztere nach v. RAUCH, 1939).

hier und Kathmandu eine nicht erforschte Lücke von etwa 600 km Breite (Abb. 2). Über

sich besonders viele Gersten befinden sollen (vgl. SCHÄFER, v. RAUCH). Über die Auswertung dieser Sammlungen liegen Veröffentlichungen noch nicht vor (Abb. 2).

6. Im Grenzgebiet des östlichen Tibet und Szetschwans hat H. SMITH im Jahre 1934 einige Gersten- und Weizenproben gesammelt. Erstere sind von ÅBERG (1938, 1940) eingehend bearbeitet worden. Trotz der kleinen Probenzahl (18) sind die Ergebnisse äußerst vielseitig und für das Verständnis der hier skizzierten Probleme von großer Bedeutung (Abb. 3).

7. Südlich von diesem Areal hat schließlich HANDEL-MAZETTI auf seinen Reisen durch Yünnan und Szetschwan (1914–1918) einige Beobachtungen über Kulturpflanzen gemacht, deren Niederschlag sich u. a. in den „*Symbolae sinicae*“ (1936) findet.

Die wichtigsten Sammelgebiete der genannten Expeditionen gehen aus den Abbildungen 1–3 hervor.

Schließlich müssen auch die zahlreichen Sammelreisen hier erwähnt werden, die von VAVILOV und seinen Mitarbeitern in weite Gebiete Asiens unternommen worden sind. Eine Zusammenstellung hat SCHIEMANN (1939) gegeben.

II.

die von mir bearbeiteten Gersten HERRLICHs wird hier erstmalig berichtet.

5. Aus dem an Nepal anschließenden östlichen Himalaja und aus großen Teilen Tibets hat die erst kurz vor Kriegsbeginn zurückgekehrte SS-Expedition SCHÄFER sehr zahlreiche Kulturpflanzenproben mitgebracht, unter denen

Zu den ersten der beiden oben formulierten Fragen wollen wir uns hier nur kurz äußern und lediglich die Ergebnisse aus den letzten Arbeiten von SCHIEMANN (1939 a, b), ÅBERG (1938, 1940) und FREISLEBEN (1940 a, b) zusammenfassen. Hiernach ist nunmehr mit Bestimmtheit anzunehmen, daß die Kulturgersten Deszendenten

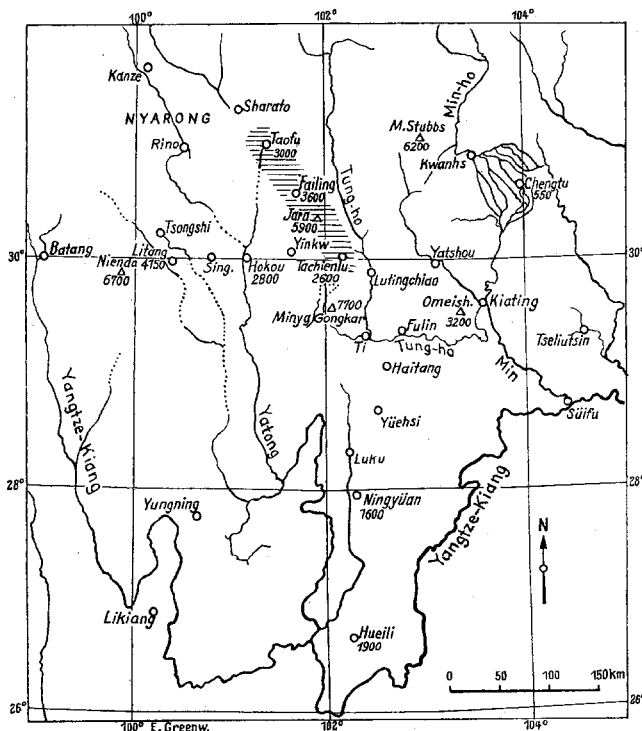


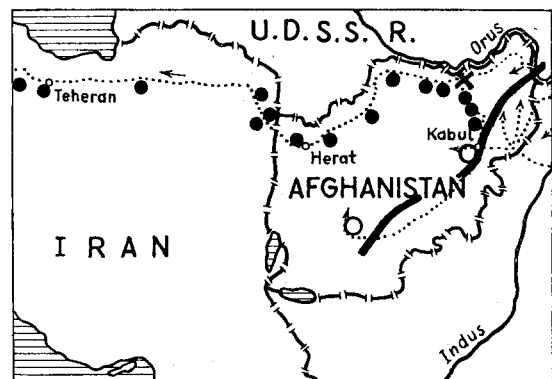
Abb. 3. Sammelgebiete von H. SMITH (aus ÅBERG 1940).

wilder Stammformen darstellen, die den heutigen Vertretern der beiden Wildgersten *H. agriocrithon* E. ÅBERG und *H. spontaneum* C. KOCH nahestanden und wohl zu diesen zu rechnen sind. Die Motive, die VAVILOV (1925) dazu veranlaßten, die damals allein bekannte Wildgerste *H. spontaneum* nicht als Stammform, sondern als Endglied einer zur Entstehung der Kulturgerste parallel verlaufenen Entwicklungsreihe anzunehmen, sind von SCHIEMANN (1931) ausführlich widerlegt worden.

Mit der mehrzeiligen Wildgerste *H. agriocrithon* ist diejenige Art entdeckt worden, die alle postulierten Merkmale der hypothetischen Gersten-Stammform aufweist. Neben fast allen für *H. vulgare* (mehrzeilige Kulturgerste) charakteristischen Eigenschaften ist ihr vor allen Dingen die Brüchigkeit der Spindel eigentümlich, die wir bei den meisten Wildgräsern und besonders den wilden Verwandten anderer Getreidearten (*Triticum aegilopoides*, *Tr. dicoccoides*, *Secale montanum*, *H. spontaneum*) finden und aus verbreitungsökologischen Gründen erwarten müssen. Es liegt also nunmehr die Annahme nahe, daß die mehrzeilige Kulturgerste, die als eine der ältesten Kulturpflanzen überhaupt bekannt ist, innerhalb des diluvialen Areals von *H. agriocrithon* dadurch entstanden ist, daß auf den ersten Stadien der Domestizierung dieser Wildart eine unbewußte Auslese zähspindeliger Linien oder Mutanten als Folge der durch Aussaat und Ernte völlig andersartigen, künstlich geschaffenen Selektionsbedingungen stattfand. Das Gebiet dieser ersten Inkulturierung kann allerdings nur in sehr weiten Grenzen angedeutet werden. Vielleicht ist es im östlichen Innerasien, nahe dem bisher einzigen Fundort der Wildart und gleichzeitig dem östlichen Mannigfaltigkeitszentrum der heutigen Kulturart zu suchen (ÅBERG, 1938, vgl. auch Abb. 3). Mit weiteren Folgerungen, die sich aus dieser Verlegung des bisher meist in Vorderasien vermuteten Ursprungsgebietes so weit nach Osten ergeben, werden wir uns im III. Abschnitt zu befassen haben.

Nachdem sich nun auf Grund dieses Fundes über die Entstehung von *H. vulgare* eine bestimmte Meinung bilden läßt, ist es erforderlich, die bisherigen Anschauungen über die Abstammung der zweizeiligen Kulturgersten (*H. distichum*) einer Revision zu unterziehen, denn vorher war als Stammform dieser Art *H. spontaneum* angenommen worden. Es taucht also jetzt die Frage auf: Besteht diese Ableitung weiter zu Recht — sind also die Gersten polyphyletischen Ursprungs, oder ist *H. distichum* als Abkömmling von *H. vulgare* anzusehen?

Hierzu ist zunächst wichtig, daß es bei der Bearbeitung des Materials der DHE. gelungen ist, das Areal des Anbaus zweizeiliger Gersten mit ziemlicher Sicherheit festzulegen (FREISLEBEN 1940). Danach überschreitet *H. distichum* — ebenso wie *H. spontaneum* — den Hindukusch und die nordöstlich (Pamir) und südwestlich anschließenden Gebirge nicht in östlicher Richtung (Abb. 4 u. 5). In ganz Indien, Inner- und Ostasien wurden bis vor kurzem allein mehrzeilige Gersten angebaut, und erst die letzten Jahrzehnte des Weltverkehrs haben hier an manchen Stellen (Indien, Japan) auch zweizeilige Formen aufkommen lassen.



- Südostgrenze von *H. spontaneum*
- Fundorte von *H. spontaneum*
- Fundorte von *H. distichum*
- × Fundort einer natürlichen Kreuzung zwischen *H. spontaneum* u. *H. vulgare*

Abb. 4. *H. spontaneum* und *H. distichum* im Gebiet der DHE. (nach FREISLEBEN, 1940 b).

Es kann deshalb mit vollem Recht behauptet werden, daß die Entstehung der zweizeiligen Gersten nicht wie die der mehrzeiligen in Innerasien zu suchen ist. Die Übereinstimmung der Ostgrenze mit der von *H. spontaneum* weist vielmehr eindringlicher als je auf einen phylogenetischen Zusammenhang mit dieser Wildart hin. Danach kommen folgende Wege der Entwicklung in Frage (vgl. auch ÅBERG, 1940):

1. Völlig getrennte, polyphyletische Entstehung der zwei- und mehrzeiligen Gersten in den Arealen ihrer entsprechenden Wildarten.

2. Bastardierung zwischen den mehrzeiligen Kulturgersten und *H. spontaneum* beim Vordringen der letzteren in das westlich vom Hindukusch gelegene Gebiet.

Von ÅBERG wird noch eine weitere Entstehungsmöglichkeit als sehr wahrscheinlich hingestellt. Danach könnten, ebenso wie die brüchigen zweizeiligen Wildgersten aus brüchigen mehrzeiligen hervorgegangen sein müssen,

als Parallelvariation auch die nichtbrüchigen zweizeiligen Kulturgersten aus den entsprechenden mehrzeiligen entstanden sein. Nach der gezeigten weitgehenden Übereinstimmung der Areale von *H. spontaneum* und *H. distichum* in Vorderasien kann aber dieser dritte Weg ausgeschlossen werden. Wir haben also nun zu untersuchen, welcher der beiden erstgenannten größere Wahrscheinlichkeit hat. Zur Entscheidung können folgende zwei wichtigen Feststellungen herangezogen werden:

a) Von der Ostgrenze der Verbreitung zwei-

gebietsen so verschiedene Wildarten müßten größere ökologische Unterschiede, Bevorzugung einer der beiden Arten durch bestimmte Völker oder Unterschiede in der Nutzungsweise zu erwarten sein. Es kommt hinzu, daß in vor- und frühgeschichtlicher Zeit auch in dem Areal von *H. spontaneum* anscheinend zunächst nur mehrzeilige Gersten gebaut wurden und zweizeilige Formen erst relativ spät aufkamen. Eine Inkulturnahme zweizeiliger Kulturgersten zu einer Zeit, wo ökologisch und wertmäßig den damaligen Landbauerfordernissen entsprechende

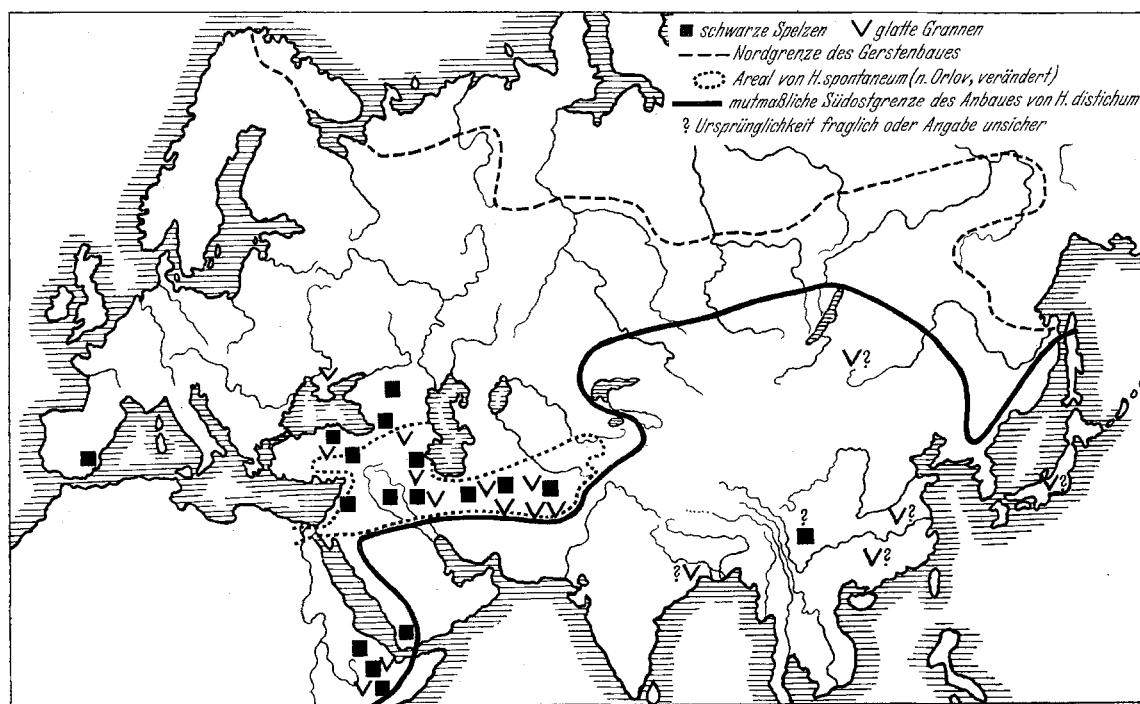


Abb. 5. Verbreitung von Merkmalen, die wahrscheinlich unter Mitwirkung von *H. spontaneum* entstanden sind.

zeiliger Formen an kommen heute überall im westlichen Gerstenareal zwei- und mehrzeilige Typen nebeneinander vor. Wesentliche Unterschiede in der Nutzungsweise oder in den ökologischen Ansprüchen lassen sich in den meisten Gebieten nicht feststellen, denn die in Mitteleuropa herrschende Trennung in zweizeilige Braugersten und vorwiegend mehrzeilige Futtergersten dürfte erst jüngeren Datums sein. Die Übereinstimmung in der Nutzung und den ökologischen Ansprüchen drückt sich am stärksten in den in Vorderasien verbreiteten Populationen aus, die Formen von *H. distichum* und *H. vulgare* vermischt enthalten. Der Annahme einer phylogenetischen Abstammung der Gersten bereitet diese Vermischung zweifellos große Schwierigkeiten, denn bei einer Zurückführung der beiden Kulturarten auf zwei in ihren Verbreitungs-

mehrzeilige Gersten schon vorhanden waren, ist aber höchst unwahrscheinlich.

b) Im Material der DHE. ist von SCHEIBE eine Pflanze mit brüchiger Spindel gefunden worden, an der wir Heterozygotie für Brüchigkeit und Zeiligkeit feststellen konnten. Ihre Nachkommen spalteten in brüchig-zweizeilig, brüchig-vierzeilig, nichtbrüchig-zweizeilig und nichtbrüchig-vierzeilig auf. Dieses Ergebnis läßt sich, wie an anderer Stelle (FREISLEBEN, 1940 a) eingehend begründet wird, nur mit der Annahme einer spontanen, am ursprünglichen Anbauort (Afghanisch-Turkestan, Abb. 4) erfolgten Bastardierung einer vierzeiligen Kulturgerste mit dem dort als Unkraut vorkommenden *H. spontaneum* erklären. Die zweite der oben genannten Möglichkeiten zur Entstehung zweizeiliger Kulturgersten hat sich damit an einem konkreten Fall

nachweisen lassen. Wenn sich aber heute in dem relativ kleinen Material von einigen tausend Pflanzen eine solche spontane Kreuzung auffinden ließ, so muß die Wahrscheinlichkeit, daß solche Fälle auf den vielen Anbauflächen in Afghanistan, Persien und anderen Ländern jährlich wiederholt vorkommen, als recht groß angesehen werden. Der Annahme, daß *H. distichum* durch Bastardierung von *H. vulgare* mit *H. spontaneum* entstanden ist, stehen also keinerlei Schwierigkeiten entgegen. Es wird außerdem noch weiter unten gezeigt werden, daß sich darüber hinaus hiermit auch die Entstehung mancher neuer Varietäten von *H. distichum* und *H. vulgare* in Vorderasien erklären läßt.

In diesem Zusammenhang muß einem Einwand begegnet werden, der von HOFFMANN (1940) gegen die hier dargelegten Zusammenhänge erhoben worden ist. HOFFMANN betont, daß ja bei der Bastardierung auch mehrzeiligrüchige Typen entstehen müssen, die aber bisher in Vorderasien nicht gefunden worden sind. Demgegenüber muß ich hervorheben, daß mehrzeilige Typen, die durch Bastardierung das Wildmerkmal der Spindelgrüchigkeit wiedererworben haben, damit noch nicht alle übrigen Wildpflanzeigenschaften von *H. spontaneum* aufzuweisen brauchen. Es muß vielmehr angenommen werden, daß gerade in den ersten Generationen diese „Pseudo-agriocrithon“-Pflanzen in ökologischer Hinsicht mit den bodenständigen *spontaneum*-Pflanzen in keiner Weise konkurrieren können, da sie keineswegs alle Selektionsvorteile der Wildart genießen, während sie andererseits wegen der grüchigen Spindel der Aberntung durch den Menschen und somit auch der Erhaltung auf diesem Wege entzogen sind. Trotzdem glaube ich, daß bei der wahrscheinlich nicht allzu seltenen Bastardierung zwischen *H. spontaneum* und *H. vulgare* das Auffinden grüchig-mehrzeiliger Typen, die mit großer Wahrscheinlichkeit meist ziemlich junge Bastarddeszendenten darstellen dürften, bei intensiverer Suche nur noch eine Frage der Zeit ist.

Zusammenfassend können wir also die erste Frage nach dem Übergang von den Wildgersten zu den Kulturgersten in folgendem Sinne beantworten: Als primärer Vorgang muß die Inkulturnahme von Gersten, die dem Formenbestand von *H. agriocrithon* angehörten, im östlichen Innerasien angenommen werden. Als bedeutsamste Folge der damit einsetzenden künstlichen — aber nicht zielbewußten — Zuchtwahl ist der Verlust der Spindelgrüchigkeit zu verzeichnen, der innerhalb des Wildgerstenareals vielleicht mehrmals und an verschiedenen

Stellen eingetreten ist. Die somit entstandene Kulturart *H. vulgare* ist in einigen markanten Formen (vgl. Abschnitt III) nach Westen vorgeückt und in das Areal von *H. spontaneum* eingedrungen. Hier ergab sich wiederholt die Möglichkeit zur Bastardierung mit verschiedenen Formen dieser Wildgerste und damit zur Entstehung der zweizeiligen, hybridogenen Art *H. distichum*. *H. spontaneum* ist also an der Entstehung der Kulturgersten nur sekundär, als Kreuzungspartner von *H. vulgare*, beteiligt. Da aus solchen Bastarden wiederum mehrzeiligrüchige Formen von *vulgare*-Charakter herauspalten, die gleichzeitig auch Erbgut von *H. spontaneum* enthalten, muß aber für einige *vulgare*-Typen des westlichen Formenkreises auch die Beteiligung dieser Wildart angenommen werden.

Mit diesen Feststellungen ist die Frage nach dem Zusammenhang zwischen Wild- und Kulturarten sowie zwischen den beiden Kulturarten bei Gerste widerspruchsfrei geklärt. Ein anderes Problem bleibt freilich noch vollständig in Dunkel gehüllt: Wie muß man sich den phylogenetischen Zusammenhang zwischen *H. agriocrithon* und *H. spontaneum* vorstellen? Daß der *agriocrithon*-Typus der ursprüngliche ist, aus dem durch Reduktion der *spontaneum*-Typus hervorgegangen ist, kann wohl nicht bezweifelt werden. Wie viele Mutationsschritte hierzu notwendig waren, wird die von ÅBERG eingeleitete genetische Analyse ergeben. Nach den bisherigen Erfahrungen an Kreuzungen zwischen zwei- und mehrzeiligen Gersten kommen wahrscheinlich nur zwei Gene in Frage. Völlig offen aber bleibt die geographische Seite der Frage. Hier müssen Forschungen im Felde einsetzen, um vor allen Dingen die Arealgröße von *H. agriocrithon* in westlicher Richtung abzutasten.

III.

Bei kaum einer anderen Kulturpflanze hat sich auf diploider Grundlage und ohne jede nachweisbare Strukturänderung der Chromosomen eine so große Formenfülle entfaltet wie bei Gerste. ORLOV (1936) zählt in seiner Monographie 129 wohlcharakterisierte Varietäten auf. Durch die oben genannten Expeditionen ist die Zahl heute bereits höher und wird bei weiterer Inventarisierung des Weltsortiments zweifellos noch beträchtlich steigen. Allerdings bedarf das ORLOVsche System insofern einer kritischen Prüfung, als in ihm nicht nur Varietäten enthalten sind, die in bestimmten Gebieten bodenständig sind und wahrscheinlich dort geprägt wurden, sondern auch solche, die aus zielbewußter Bastardierung hervorgegangen sind.

Dies gilt besonders für einige zweizeilige Varietäten, die als endemisch für Japan angegeben werden. Dort sind aber nach zuverlässigen Angaben (vgl. FREISLEBEN, 1940 a) vor dem Jahre 1869 überhaupt keine zweizeiligen Gersten kultiviert worden. Auch bei einigen anderen Varietäten besteht der Verdacht, daß es sich um Zuchtprodukte handelt, doch läßt sich bei diesen der Nachweis nicht führen.

In diesem Zusammenhang muß die Frage erörtert werden, inwieweit in das System einer Kulturpflanzenart überhaupt Formen aufgenommen werden sollen, die einwandfrei das Ergebnis moderner pflanzenzüchterischer Maßnahmen darstellen. Frühere Systematiker (KÖRNICKE, ATTERBERG) haben sich meist dafür entschieden, diesen Züchtungen koordinierte Plätze in der Reihe der ursprünglichen Varietäten zuzuweisen. Zweifellos kommt diese Maßnahme dem Bedürfnis der Züchtung und Sortenkunde weitgehend entgegen. Phylogenetische Erkenntnisse lassen sich aber mit einem solchen System nicht gewinnen. Es muß vielmehr das Ziel einer Kulturpflanzen-Systematik sein, ein „natürliches“ System aufzustellen, in dem die verwandtschaftlichen Beziehungen der ursprünglichen Varietäten zum Ausdruck kommen. Diesem Ziel stehen allerdings besondere Schwierigkeiten entgegen, denn neben die bei wilden Pflanzen wirksamen Faktoren der Differenzierung innerhalb der Arten, die unter dem Begriff der natürlichen Zuchtwahl zusammengefaßt werden können, tritt hier bekanntlich der Faktor Mensch als Ursache einer höchst wirksamen künstlichen Zuchtwahl. Es gilt nun, die Grenzen zwischen der langsam wirkenden, die Faktoren der natürlichen Zuchtwahl keineswegs überdeckenden *unbewußten* Periode der künstlichen Zuchtwahl von der sprunghaft einsetzenden, alle historischen Entwicklungslinien überschwemmenden *bewußten* Periode seit dem Einsetzen der zielstrebigsten Pflanzenzüchtung zu trennen. So ist es uns im Falle des erwähnten Beispiels aus Japan gelungen, die dort vorhandenen zweizeiligen Typen als Zuchtprodukte aus dem natürlichen System auszuschneiden. Es war uns aber nicht möglich, diejenigen mehrzeiligen Typen, die zweifellos ebenfalls aus solchen Kombinationen mit westlichen Formen hervorgegangen sind, von den ursprünglichen zu trennen. Ja, wir bezweifeln, daß dies heute selbst eingesessenen Kennern der japanischen Getreide noch restlos möglich ist. Immerhin kann gesagt werden, daß in dieser Beziehung in Japan, das ja im Laufe der letzten 70 Jahre besonders rasch westlichen Einflüssen aufgeschlossen

wurde, die Verhältnisse besonders extrem liegen. In den weiten Gebieten der asiatischen Hochgebirge dagegen, von denen hier in erster Linie die Rede ist, brauchen solche Bedenken vorläufig noch nicht zu gelten. Lediglich in einer Übergangszone zwischen dem der Züchtung schon stark erschlossenen Vorderindien und den Vorbergen des Himalaja bedarf es einer vorsichtigeren Beurteilung. Wir können also annehmen, daß in diesen Gebirgen und in den angrenzenden zentralasiatischen Hochflächen die Differenzierung der Art *H. vulgare* in Varietäten und Formen sowie die geographische Verteilung derselben allein durch das Wechselspiel natürlicher und künstlicher, aber unbewußt gelenkter Formbildungsprozesse bedingt worden ist. Von den letzteren muß aber noch eingehender gesprochen werden.

Es ist im II. Teil gezeigt worden, daß die Urheimat der Gersten innerhalb des hier zur Erörterung stehenden Areals zu suchen ist. Seit den Anfängen der Gerstenkultur bis heute hat also die Entwicklung des Artbildes hier unter dem Einfluß des Menschen gestanden. Die zuerst in Kultur genommenen Formen mögen schon sehr bald durch nomadisierende Stämme und auch im Zuge größerer Völkerwanderungen, später auf den schon im Altertum bedeutenden Handelswegen zwischen der Mandschurei und Indien, zwischen China und Persien und Rom verbreitet worden sein. Trotzdem konnte es aber zu einem dauernden Anbau in den der Gerstenkultur auf diese Weise erschlossenen Gebieten nur dann kommen, wenn sich die eingebrachten Typen, die durchweg formenreiche Populationen darstellten, als so plastisch erwiesen, daß sie sich den andersartigen Bedingungen der neuen Umwelt durch Selektion geeigneter Linien oder neuauftretender Kombinationen oder Mutationen anpassen konnten. Die Beteiligung der natürlichen Umweltfaktoren ist also bei der Prägung neuer Typen von größter Bedeutung. Durch sie kam es zur Herausbildung bestimmter, auch in morphologischer Beziehung gut charakterisierter Klimarassen oder *Ökotypen*, wie sie sich z. B. im Material der DHE. nachweisen lassen. Daneben haben sich aber auch manche morphologischen Eigentümlichkeiten unabhängig von den Außenbedingungen an weit voneinander entfernten Orten erhalten, so daß sich daraus die durch den Menschen bedingten Verbreitungswege ablesen lassen.

Die hier aufgezeigten, mehr allgemeinen Erwägungen entspringenden Entwicklungslinien werden nun allerdings durch die Existenz der *Mannigfaltigkeitszentren* weitgehend verwischt.

Seit den Expeditionen VAVILOV^s wissen wir, daß die Gerste, ebenso wie eine Anzahl anderer Kulturpflanzen (Hafer, Lein, Erbsen), zwei Zentren besonderen Formenreichtums besitzt. VAVILOV hat bekanntlich auf der Existenz der Formenzentren seine *Genzentrentheorie* aufgebaut, nach der in diesen Gebieten auch gleichzeitig die Kulturpflanzen *entstanden* sind. Für Gerste mußten wir bisher diese Theorie ablehnen, da ihr die Verbreitung der rezenten Wildarten, die wir aus im I. Teil angeführten Gründen berücksichtigen müssen, widersprach. Ob diese Ablehnung jetzt noch zu Recht besteht, soll zum Schluß noch untersucht werden. Hier müssen wir uns dagegen mit der Gegebenheit der Mannigfaltigkeitszentren beschäftigen. Die Erkennung ihres Formengehaltes und ihre geographische Abgrenzung stellt das bleibende Verdienst VAVILOV^s dar. Er hat auch als erster darauf hingewiesen, daß in den Zentren dominante Allele überwiegen, während mit zunehmender Entfernung von den Zentren die relative Häufigkeit der recessiven Allele ansteigt. Inwieweit das auch für Gersten zutrifft, kann hier leider aus Raumangel nicht besprochen werden. Damit gesellen sich zu den oben dargestellten pflanzengeographischen, kulturgeographischen und ökologischen Gesichtspunkten auch noch *genetische*.

Was speziell die Gerstenverbreitung in Asien betrifft, so ist tatsächlich an der Existenz eines Mannigfaltigkeitszentrums im östlichen Teil nicht zu zweifeln. In vielen Zuchtgärten Deutschlands sind seit einigen Jahrzehnten die eigentümlichen *japanischen* Gerstentypen in Kultur, die in Ährendichte, Grannenlänge und Halmlänge besonders formenreich sind, und unter denen uns sonst gänzlich unbekannte, niedrige, dichte und kurz begrannnte Typen von Nackt- und Spelzgersten vorherrschen (Abb. 9). Aus China, besonders dem gebirgigen westlichen Teil und dem östlichen Himalaja (Nepal) sind weiterhin die bekannten nackten *Kapuzengersten* (Abb. 7) eingeführt worden sowie anthocyanreiche und kurz begrannnte Varietäten. Wie formenreich gerade die inneren Teile Ostasiens sind, ist schlaglichtartig durch die wenigen Proben von SMITH (ÅBERG, 1940) bekannt geworden. Aus 18 Körnerproben konnten 21 verschiedene Gerstentypen isoliert werden! Nach diesem Ergebnis erscheint es dringend wünschenswert, das Gebiet durch neue Sammelexpeditionen in weiterem Umkreis abzusuchen, um über die Größe des Mannigfaltigkeitszentrums Klarheit zu gewinnen. Über die Verhältnisse im Westen der Sammelstellen von SMITH sind aus den von SCHÄFER gesammelten

Sortimenten wertvolle Aufschlüsse zu erwarten. Wichtig ist aber auch eine Erforschung der weiter östlich gelegenen Gebiete zur Klärung der Frage, ob das ostinnerasiatische Zentrum mit dem japanischen in Zusammenhang zu bringen ist oder ob in letzterem ein selbständiges, also drittes, zu sehen ist.

Da im Stromgebiet des oberen Yangtse von SMITH außer zahlreichen Kulturgerstentypen ja auch die Wildgerste *H. agriocrithon* gefunden worden ist, hat dieses Formenzentrum für phylogenetische Fragen besondere Bedeutung. Als *direkte* Stammform der Kulturtypen des gleichen Areals kann aber die Art nicht betrachtet werden, da hier ausschließlich Nacktgersten gebaut werden, *H. agriocrithon* aber bespelzt ist. Welche Wege ist also die Formenbildung im asiatischen Genzentrum gegangen? Da neben den zahlreichen nacktkörnigen Varietäten in China und Japan auch bespelzte vorhanden sind, taucht zunächst die Frage auf, wie man sich den phylogenetischen Zusammenhang zwischen diesen beiden Gruppen denken muß. Im Hinblick auf *H. agriocrithon* scheinen die bespelzten Formen die ursprünglicheren zu sein. Ob aber die nackten aus diesen durch Mutation — einmal oder wiederholt an verschiedenen Stellen — hervorgegangen sind, oder ob irgendwo in Innerasien auch noch eine nacktkörnige Wildgerste ein verborgenes Dasein führt, ist freilich ungewiß. Immerhin scheint es mir, als ob dieses und ähnliche Probleme der Verwandtschaft verschiedener Varietäten und Varietätengruppen durch das Studium der geographischen Verbreitung markanter Merkmale und ihrer Kombinationen einer Lösung nähergebracht werden könnten. Die ostasiatische Formenmannigfaltigkeit der Gersten läßt sich auf eine relativ kleine Zahl von Merkmalen zurückführen, die in den verschiedensten Kombinationen auftreten und so die große Zahl der Varietäten bedingen. Die wichtigsten Merkmale sind folgende:

nacktes Korn — bespelztes Korn,
 Samenschale und Spelzen mit Anthocyan —
 ohne Anthocyan,
 Endosperm mit Anthocyan — ohne Anthocyan,
 Deckspelzen mit Grannen — mit Kapuzen,
 Deckspelzen lang begrannt — kurz begrannt —
 unbegrannt,
 alle Ährchen etwa gleichlang begrannt — Seiten-
 ährchen kürzer begrannt oder unbegrannt,
 Ähren sehr dicht (sechszellig) — mitteldicht
 bis locker (vierzellig),
 Halm lang — kurz.

Sogenannte „vegetative“ Merkmale (Wuchsform, Blattform, Halmdicke usw.), die zur Trennung verschiedener Typen außerdem heran-

gezogen worden sind, können hier der Kürze halber nicht berücksichtigt werden.

Wir betrachten zunächst eine Auswahl besonders wichtiger Eigenschaften für sich:

1. *Nacktes Korn* (Abb. 6). Es wurde schon erwähnt, daß in Osttibet anscheinend nur Nacktgersten gebaut werden. Wie die Verhältnisse weiter ostwärts sind, entzieht sich unserer genauen Kenntnis. Auf alle Fälle werden in Ostchina und Japan schon von alters her außer den wohl vorwiegenden Nacktgersten auch bespelzte gebaut. In westlicher Richtung treten aber die nackten Formen allmählich immer mehr zurück. In dem Sortiment aus Almora und Tehri stellen sie noch etwa 20% aller Proben. Im Hindukusch werden die Nacktgersten nur noch in höheren Lagen und auch da stets *neben* Spelzgersten gebaut, die auch noch in Höhen von fast 4000 m anzutreffen sind. In Westafghanistan schließlich finden sich Nacktgersten überhaupt nicht mehr. Auch in ganz Vorderasien und in Europa ist ihre Kultur auf ganz wenige Stellen beschränkt. Wir können also feststellen, daß die relative Häufigkeit der Nacktgersten mit zunehmender Entfernung vom asiatischen Genzentrum immer geringer wird, während umgekehrt die der Spelzgersten immer mehr zunimmt.

2. *Gefärbte Samenschalen und Spelzen*. Varietäten mit dunkelvioletten bis schwarzen Körnern und Spelzen sind im Genzentrum nach den

neuesten Feststellungen ÅBERG's nicht selten (Abb. 6). Im Gebiet des oberen Jangtse scheinen sie fast die Hälfte der dort vorkommenden Formen zu stellen. Auch ORLOV beschreibt einige solche Varietäten ostasiatischer Herkunft. Die dunkelste ist die Var. *tibetanum*, die nach anfänglicher Violettfärbung der Spelzen bei der Reife fast schwarze Körner und Spelzen aufweist. Es ist vorläufig nicht entschieden, ob es sich dabei nur um eine besonders dunkle Anthocyanfärbung handelt oder ob noch ein anderer — schwarzer — Farbstoff vorliegt. Auf alle Fälle sind aber wirkliche Schwarzfärbungen im östlichen Verbreitungsgebiet äußerst selten. Erst innerhalb des Areals der zweizeiligen Gersten in Vorderasien treten wirkliche schwarze Typen bei *H. vulgare* und *H. distichum* auf (FREISLEBEN, 1940, vgl. auch Abb. 5). Interessant ist, daß die Typen mit anthocyanreichen Samenschalen und Spelzen in Ostasien eine sehr begrenzte Verbreitung haben. Nach Japan scheinen sie überhaupt nicht vorgezogen zu sein. In westlicher Richtung ist das tibetanische Anbauareal offenbar nicht überschritten worden. Unter den Sortimenten der Nepalfahrt HERRLICH's und der DHE. findet sich kein einziger violetter Typ. Ihre Verbreitung in Indien scheint unsicher, doch ist hier neuere Einführung aus Tibet und Szetschwan leicht möglich. Man kann danach wohl mit Sicherheit sagen, daß die im Westen, besonders

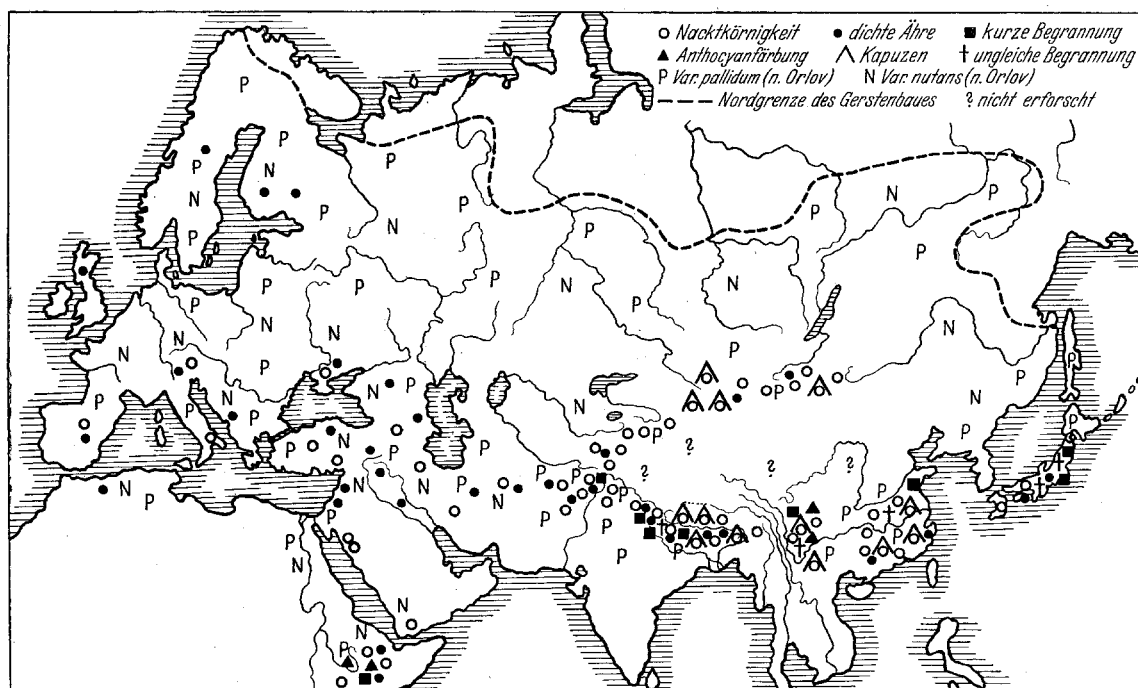


Abb. 6. Verbreitung wichtiger Merkmale des östlichen Formenkreises auf Grund der Expeditionsergebnisse und der Angaben von ORLOV.

in Abessinien, wieder auftretenden anthocyanreichen Varietäten mit den ostasiatischen phylogenetisch nicht zusammenhängen.

3. *Endosperm mit Anthocyan*. Die Anthocyanfärbung des Endosperms, die nur bei farbloser Samenschale feststellbar ist, scheint eine viel größere Verbreitung zu haben als die Testa- und Spelzenfärbung. Die nacktkörnigen Var. *himalajaense* z. B. ist aus Tibet, dem Hindukusch und Spanien bekannt. Auch an bespelzten Gersten ist eine Färbung der Aleuronschicht manchmal wahrnehmbar (DHE.), doch haben wir wegen der Schwierigkeit einer einwandfreien Feststellung keine entsprechenden selbständigen Varietäten aufgestellt. Über die geographische Verbreitung des Merkmals lassen sich keine klaren Angaben machen.

4. *Kapuzen*. Gersten, bei denen die Deckspelzen zu kapuzenförmigen, manchmal Rudimente einer Blüte enthaltenden Gebilden umgewandelt sind (Abb. 7), sind schon vor etwa 100 Jahren nach Europa eingeführt worden. Die ersten derartigen Pflanzen wurden von Reisenden aus Nepal nach Indien mitgebracht (vgl. HARLAN, 1931). Es handelte sich um eine mitteldichte, nackte, gelbkörnige, als *trifurcatum* bezeichnete Varietät, die später in vielen deutschen Zuchtgärten Verbreitung fand und in bestimmten Linien als Kreuzungselter zur Züchtung *Helminthosporium*-resistenter Sorten verwendet worden ist. In Nordamerika sind auch Versuche unternommen worden, Kapuzengersten wegen des Fehlens der störenden Grannen direkt in Kultur zu nehmen. Während man früher annahm, daß Nepal das einzige Anbauggebiet der Kapuzengersten sei, hat sich in den letzten Jahrzehnten herausgestellt, daß auch in Tibet, in West- und Mittelchina und in der Mongolei solche Formen vorkommen, die sich zum Teil in wichtigen anderen Merkmalen von der Var. *trifurcatum* unterscheiden. So hat HANDEL-MAZETTI über Kapuzengersten aus Szetschwan berichtet; VAVILOV (1925) und ORLOV geben auf ihren Verbreitungskarten der Varietäten für Teile Mittelchinas verschiedene kapuzenträgende Varietäten an, und auch ÅBERG beschreibt aus dem Stromgebiet des oberen Jangtse zwei derartige Formen (Karte 5). Insgesamt sind bisher nicht weniger als neun verschiedene Varietäten mit Kapuzen beschrieben worden, die sich in Kornfarbe (gelb, grün, violett), Spelzenfarbe (gelb, violett), Kapuzengröße, Ausbildung der Kapuze an den Seitenährchen und Begrannung neben der Kapuzenbildung voneinander unterscheiden. Das Gesamtareal dieser Formengruppe scheint ziemlich

groß zu sein, besonders sind von den Russen auch in Nordchina solche Typen gefunden worden. Im Osten erstreckt es sich aber nicht bis nach Japan. Im Westen ist der älteste Fundort in Nepal bisher der äußerste geblieben. Die Himalajafahrt HERRLICH* hat trotz des dichten Netzes der Sammelstellen selbst aus Nepal keine Kapuzengersten mitgebracht. Dasselbe gilt für die DHE. und andere Expeditionen dieser Gebiete. HARLAN hat die Meinung geäußert, daß es sich bei den Kapuzengersten um eine relativ junge, in Nepal vor höchstens 150 Jahren entstandene Mutation handle, die erst spät durch Handelsbeziehungen weite Verbreitung gefunden habe. Dieser Ansicht können wir heute nicht mehr beipflichten. Da wir wissen, daß es zahlreiche verschiedene kapuzenträgende Varietäten gibt, müssen wir der ganzen Formengruppe einen wesentlich längeren Entwicklungszeitraum zusprechen. Auch ist anzunehmen, daß nicht das im Rahmen des Verbreitungsareals peripher gelegene Nepal, sondern das zentrale und formenreiche Westchina und Osttibet Bildungszentrum gewesen sind und von hier aus schon vor langer Zeit nach allen Richtungen einzelne Typen verpflanzt wurden, die durch selbständige Weiterentwicklung in den neuen Anbaugebieten zu neuen, teilweise offenbar endemischen (Var. *gobicum*, *mongolicum*, *urgaicum* usw.) Varietäten wurden. Wichtig ist, daß bisher noch keine Spelzgersten mit Kapuzen gefunden worden sind. Die Formengruppe ist also wahrscheinlich erst nach der Differenzierung von *H. vulgare* in Nackt- und Spelzgersten entstanden.

5. *Begrannung* (Abb. 8). Die Länge der Begrannung variiert im westlichen Formenkreis von gänzlich unbegrannnt kontinuierlich bis lang begrannt. Unbegrannnte Formen sind meines Wissens nur in Japan gefunden worden. Kurze, 0,5–2 cm lange Grannen und die Übergänge zu langer Begrannung sind dagegen im ganzen Formenkreis sehr verbreitet, ja sie scheinen in manchen Gebieten sogar häufiger als die langbegrannnten zu sein (Abb. 6). So sind im Gebiet des oberen Jangtse, in Nepal, im Almora- und Tehridistrikt kurz begrannnte Nacktgersten überall gefunden worden, in den letztgenannten Gebieten des Himalajasüdabfalls daneben auch bespelzte. Eine kurz begrannnte Spelzgerste, die auf wenige Täler des Hindukusch beschränkt



Abb. 7.
H. vulgare var.
trifurcatum
SCHLECHT. 1 : 2.

ist, wurde von der DHE. mitgebracht (Abb. 11 c). Westlich hiervon ist meines Wissens kurze oder fehlende Begrannung unbekannt, wenn man von der unbegranneten Var. *Dundar Beyi* absieht, die ZHUKOVSKI in Kleinasien gefunden, aber selbst auf Einschleppung in jüngerer Zeit zurückgeführt hat (nach SCHIEMANN, 1932). Erst in Abessinien treten dann wieder kurz begrannnte oder unbegrannnte Varietäten, hier auch von *H. distichum*, auf.

6. *Begrannung der Seitenährchen* (Abb. 9, 10). Bei der Mehrzahl aller mehrzeiligen Kulturgersten tragen die Seitenährchen etwas kürzere Grannen als die Mittelährchen. Meist ist aber

mehrzeiligen Gersten die Körner der Seitenährchen im Durchschnitt etwas kleiner sind als die der Mittelährchen. Abgesehen von dieser allgemein verbreiteten Erscheinung betrifft die hier beschriebene Reduktion nur die Grannen, während die eigentlichen Blütenteile zunächst unberührt bleiben.

Es ist nun interessant, daß zu der Rückbildung der Grannen in gewissen Fällen auch eine Fertilitätsminderung der Seitenährchen treten kann. Es resultiert dann unter Umständen eine *vulgare*-Form mit unbegrannnten und sterilen Seitenährchen, wie sie normalerweise für *H. distichum* charakteristisch ist



Abb. 8. Ährentypen verschiedener Dichte und Begrannung aus Almora und Nepal (Sammlung HERRLICH). 1:2.

der Längenunterschied so geringfügig, daß er an der Ähre kaum in Erscheinung tritt und nur bei genaueren Messungen wahrnehmbar ist. Bei den Gersten des ostasiatischen Formenkreises liegen die Dinge aber insofern anders, als hier die Seitenährchen oft ganz kurze oder überhaupt keine Grannen aufweisen, während die Mittelährchen normal begrannt sind. Auch Typen mit kurz begrannnten Mittelährchen und unbegrannnten Seitenährchen sind bekannt. Daß bei den Gersten die Organe der Seitenährchen stärker zu einer erblich fixierten Reduktion neigen als die der Mittelährchen, ist eine allgemein verbreitete Erscheinung. Bei *H. distichum* liegt ja auch nichts anderes vor als eine Reduktion der Sexualorgane in den Seitenährchen, die hier mit einer Rückbildung auch der Spelzen verknüpft ist. Es sei auch daran erinnert, daß bei den

(Abb. 10). In folgenden zwei Eigenschaften unterscheidet sich aber diese Form grundlegend von *H. distichum*: erstens ist das Ausmaß der Sterilität der Seitenährchen starken modifikativen Schwankungen unterworfen. Es gibt also auch Ähren, deren Seitenährchen einen mehr oder weniger guten Ansatz zeigen. Zweitens ist die Form der Deckspelzen gegenüber normalen *vulgare*-Typen nicht verändert. Die Spelzen sind also breit und laufen spitz zu, während sie bei *H. distichum* schmal und oben abgerundet sind. Mehr Ähnlichkeit besteht dagegen mit gewissen Formen von *H. intermedium*, die allgemein als Bastardierungsprodukte zwischen zwei- und mehrzeiligen Gersten aufgefaßt werden, eine Erklärung, die für unsere Varietät wegen des vollständigen Fehlens von *H. distichum* in weitem Umkreis der Fundorte nicht

in Frage kommt. Diese Varietät, die wir als „*pseudointermedium*“ bezeichnen wollen, ist in einigen Proben der Sammlung HERRLICH aus dem Almora-Distrikt gefunden worden. Sie stellt gleichzeitig den westlichsten Fundort einer Varietät mit unbegrannten Seitenährchen und begrannten Mittelährchen dar. Andere, weniger extreme Vertreter dieses Typus, zum Teil mit kurz-begrannten Seiten- und länger-begrannten Mittelährchen (Abb. 8), sind aber auch noch etwas weiter westlich im Tehri-Distrikt häufig. Westlich hiervon treten solche Formen dagegen überhaupt nicht mehr auf. Im östlichen Formenzentrum ist die fehlende Begrannung der Seitenährchen sehr verbreitet (Abb. 6). ÅBERG konnte drei hierher gehörige Varietäten feststellen, darunter eine, die das Merkmal mit der Kapuzenbildung vereinigt hat (var. *cornuti-forme* ÅBERG), also Kapuzen an den Mittelährchen, aber weder Grannen noch Kapuzen an den Seitenährchen trägt. Die Typen dieser bisher wenig beachteten Formengruppe lassen sich innerhalb der Nackt- und Spelzgersten bis nach Japan verfolgen. Dort treten besonders auch Typen mit kurzer Begrannung der Mittel- und fehlender Begrannung der Seitenährchen auf (Abb. 9 b).

Das hier beschriebene Merkmal erhält auch im Zusammenhang mit der Wildgerste *H. agriocrithon* eine besondere Bedeutung. ÅBERG hat von dieser zwei Varietäten aufgestellt. Die eine der beiden — *H. agr. dawoense* — ist nun ebenfalls durch kürzere Begrannung der Seitenährchen ausgezeichnet. Es finden sich also schon bei der Stammart die gleichen Tendenzen zu einer Reduktion, die sich innerhalb der Kulturart teilweise in stärkerem Ausmaß durchgesetzt haben. Es ist weiterhin interessant, daß nach den bisherigen Feststellungen das Merkmal gerade dort am verbreitetsten ist, wo auch *H. agr. dawoense* gefunden wurde. Auch die Tatsache, daß sowohl unter den Nackt- als auch den Spelzgersten, unter Kapuzen- und Grannengersten und in den verschiedensten Farbvarietäten die Reduktion aufzufinden ist, kann als ein Zeichen dafür gewertet werden, daß es sich um eine in der Entwicklung der Kulturgersten sehr früh aufgetretene Eigenschaft handelt.

7. Ährendichte. In diesem durch die Spindelgliedlänge bedingten Merkmal herrscht im Ge-

biet eine sehr große Mannigfaltigkeit. Alle Übergänge von den dichtesten Formen mit 1,5 mm bis zu den lockersten mit über 15 mm



Abb. 9. Ungleich begrannnte Typen. a) Var. *nipponicum* VAV. et ORL. (Japan). b) Japan. Sorte „Nakano Vase“. c) Var. *pseudo-intermedium* nova var. (Almora). d) Japan. Sorte „Haga Oomugi“. e) Var. *chungense* ÅBERG (Osttibet). 1:2.

Spindelgliedlänge (Abb. 11, 12) sind vertreten. Aus der geographischen Verteilung der Dichte-



Abb. 10. *H. vulgare pseudo-intermedium* nova var. aus Almora. 1:2.

typen lassen sich aber bestimmte Entwicklungslinien ablesen (Abb. 6). Zunächst verdient hervorgehoben zu werden, daß *H. agriocrithon* eine ziemlich lockere Ähre hat (Spindelgliedlänge

3,8 mm), so daß sie also nach der gebräuchlichen Einteilung noch zu den vierzeiligen Formen zu rechnen wäre. Dies ist insofern von großer Bedeutung, als bisher häufig die Meinung vertreten worden ist, daß in prähistorischer Zeit vorwiegend dichte (sechszeilige) Gersten gebaut wurden und deshalb auch die hypothetische mehrzeilige Stammform sehr dicht gewesen sei. Selbstverständlich ist es nicht ausgeschlossen, daß von *H. agriocrithon* noch dichtere Typen existieren oder existiert haben, und daß unsere



Abb. 11. Dichtährige Typen der DHE. (aus FREISLEBEN, 1940 b).
a) Var. *parallelum* KÖRN. (Kalimpong). b) Var. *pyramidatum* KÖRN.
(Afghan.-Turkistan). c) Var. *brachyatherum* KÖRN. (Hindukusch).

sechszeiligen Gersten Deszendenten dieser Formen sind. Die Tatsache, daß sich in der Nachbarschaft von *H. agriocrithon* am oberen Jangtse nur lockere bis mitteldichte Varietäten fanden, spricht aber auf alle Fälle dafür, daß die „vierzeiligen“ Formen direkt aus ähnlichen Wildgersten entstanden und nicht erst in der Kultur als Mutanten „sechszeiliger“ aufgetreten sind. Inwieweit neben den lockeren auch noch dichte Varietäten in Innerasien verbreitet sind, entzieht sich vorläufig unserer Kenntnis. Bisher hat nur die DHE. aus Sikkim einige sehr dichte Spelzgersten, die aus Tibet eingeführt sein sollen, mitgebracht (Abb. 11 a). Überwiegend dichtährige Formen sind dagegen in Japan, vielleicht auch in Ostchina, allgemein verbreitet. Hier dominieren sie anscheinend im Anbau. In west-

licher Richtung treten aber die sechszeiligen Gersten stets nur vereinzelt auf, so in Sikkim, in Nepal, Almora, Tehri, in einigen Hindukusch-Tälern, in West-Afghanistan und Persien. Auch in manchen alten Gerstenbaugebieten Europas (Alpen, Mittelskandinavien) werden dichte Typen gebaut. Überall in den genannten Ländern spielen aber diese Formen heute nur noch eine untergeordnete Rolle. Sie finden sich entweder als einzelne Pflanzen in Populationen vorwiegend lockerer Formen, oder sie werden als alte Landsorten nur in abgelegenen, auch in früherer Zeit vom Verkehr wenig berührten Stellen gebaut. Alles deutet, zusammen mit den prähistorischen Funden sechszeiliger Gersten, darauf hin, daß es sich um Relikte eines einstigen verbreiteteren Anbaus handelt. Wo aber dieser in der Vorzeit bis zum Mittelalter dominierende Anbau sechszeiliger Gersten seinen Ausgang genommen hat, ist uns unbekannt. Die relikrtartigen Funde im Areal der DHE. lassen vermuten, daß auch dort in einer vorerst unbestimmbaren vergangenen Zeit sechszeilige Typen verbreiteter waren. Noch weiter nach Osten werden die Spuren unsicherer. Das Sortiment HERRLICH^s enthält zwar mehrere dichte Typen, die aber durch zahlreiche Übergänge mit den lockeren verbunden sind (Abb. 8). Der von der DHE. aus Sikkim mitgebrachte dichte Typus (Abb. 11) stellt ein isoliertes Vorkommen dar. Seine Bedeutung läßt sich wegen der geringen von dort stammenden Probenzahl aus diesem dem modernen Reiseverkehr mit Indien übrigens schon seit langer Zeit erschlossenen Gebiet schwer abschätzen. Vielleicht bringt hier das Sortiment SCHÄFER^s eine Klärung. Die Nacktgersten Ost-Tibets geben schließlich überhaupt keinen Hinweis auf den Anbau sechszeiliger Gersten. Die schon erwähnte weite Verbreitung im gegenwärtigen Japan und vielleicht auch in Ostchina steht also isoliert da. Ihr phylogenetischer Zusammenhang mit den relikrtartigen dichten Typen des Westens ist noch völlig ungeklärt. Hier sind, wie unten noch zu erörtern ist, genetische Arbeiten dazu berufen, über die Existenz längst verschütteter Beziehungen Klarheit zu schaffen. — Eine im Hindukusch endemische Varietät (var. *chitralicum*) mit extrem langen Spindelgliedern (15 mm) wird unten in anderem Zusammenhang berücksichtigt (Abb. 12 c).

8. *Halmlänge*. Die Halmlänge der meisten Gerstentypen variiert zwischen 60 und 100 cm. Innerhalb dieser Grenzen lassen sich Gesetzmäßigkeiten in der Verbreitung gewisser Längentypen nicht feststellen. Auch die hier und da

auftretenden Formen mit besonders langen Halmen (100—125 cm) lassen keine verwandtschaftlichen Beziehungen untereinander erkennen. So wurde im Material der DHE. aus Sikkim eine sehr lang- und dickhalmige Nacktgerste gefunden, die alle anderen Formen des Sortimentes mit einer mittleren Länge von 125 cm weit überragte. Auch eine der oben genannten sechszeiligen Gersten aus dem Hindukusch überragte mit 105—110 cm die übrigen Gersten des gleichen Gebietes um 30—40 cm. Ein ziemlich geschlossenes Areal nehmen dagegen die extrem kurzen Formen ein, die auf Japan und Ostchina beschränkt sind. Hier finden sich zahlreiche Sorten von 30—60 cm Länge, ja, im hallischen Sortiment ist sogar eine japanische Gerste vorhanden, deren Halm nur 15—20 cm lang wird. Dieser kurze Halm tritt stets zusammen mit kurzer dichter Ähre auf. Umgekehrt aber ist die dichte Ähre nicht immer mit einem kurzen Halm korrelativ verknüpft, wie die genannte langhalmige Gerste aus dem Hindukusch beweist, die zudem noch kurzbegrannt ist (Abb. 11 c). Auch die Länge der Begrannung muß also nicht der Halmlänge entsprechen, obwohl dies bei den japanischen Gersten oft der Fall ist.

Nachdem die wichtigsten Merkmalsgruppen des asiatischen Formenkreises bisher getrennt besprochen wurden, ist es nun notwendig, die Kombinationen, in denen die einzelnen Eigenschaften auftreten, zu sichten. In der modernen systematischen Botanik wird häufig auf die Existenz von *Parallelvariationen* (DARWIN) oder *homologen Reihen* (VAVILOV) hingewiesen, deren Entstehung, wohl oft mit Recht, auf einander bei den verschiedenen systematischen Einheiten entsprechende Gene zurückgeführt wird (vgl. ROEMER, 1937). Bei formenreichen Arten, wie es die Kulturgersten darstellen, fällt es leicht, derartige Variationsreihen auch innerhalb der Arten aufzustellen. Es ist also nicht nur möglich, zwischen nackten und bespelzten, glattgrannigen und rauhgrannigen, dichten und lockeren Varietäten usw. bei *H. vulgare* und *H. distichum* zu unterscheiden, sondern es steht auch nichts im Wege, innerhalb *H. vulgare* zunächst zwei Unterarten, etwa *H. tetrastichum* und *H. hexastichum*, aufzustellen und innerhalb jeder nun in gleicher Reihenfolge, als „homologe Reihen“ die einander entsprechenden Varietäten aufzuzählen. Geschieht dies lediglich mit dem Ziel, Ordnung und Übersicht in die Fülle der Formen zu bringen, so ist hiergegen nichts einzuwenden. Will man aber damit gleichzeitig eine wahrscheinlich in der Vergangenheit ab-

gelaufene Entwicklung aufzeigen, so ist eine kritische Betrachtung notwendig. Wir müssen uns deshalb darüber im klaren sein, daß sich in den Begriffen „Parallelvariation“ und „homologe Reihe“ die Voraussetzung ausspricht, daß eben diese Reihen sich getrennt voneinander entwickelt haben, wie das bei größeren systematischen Einheiten (Gattungen, Familien) und wohl auch bei vielen Arten vorausgesetzt werden kann. Ist nun aber die gleiche Voraussetzung auch bei so eng miteinander verwandten Einheiten gegeben, wie den Varietäten innerhalb der beiden Arten *H. vulgare* und *H. distichum*?

Nach unserer Vorstellung, daß *H. distichum* hybriden Ursprungs ist und also auch Erbgut von *H. vulgare* enthält, bedarf die Berechtigung zur Interpretation gleicher Eigenschaften als Parallelvariationen in jedem Falle einer Nachprüfung. Ergibt sich dabei, daß in beiden Arten auftretende Merkmale durch Bastardierung von *H. vulgare* auf *H. distichum* oder umgekehrt übertragen sein können, so dürfen wir nicht mehr von Parallelvariationen sprechen. Dies gilt z. B. für schwarzspeligige Varietäten der beiden Arten in Vorderasien, die wahrscheinlich beide die schwarze Farbe durch Einkreuzung einer entsprechenden Varietät von *H. spontaneum* erhalten haben (Abb. 5). Teilweise liegen allerdings doch zweifellos homologe Reihen vor. Besonders einige für Abessinien endemische zweizeilige Varietäten, z. B. unbegrannte, anthocyanreiche und dichtährige, lassen sich nur als Parallelvariationen zu den entsprechenden, vorwiegend in Ostasien vorkommenden *vulgare*-Typen verstehen.

Es zeigt sich also, daß die Variationsreihen, die uns in älteren und neueren Gerstensystemen in eindrucksvoller Vollständigkeit entgegen treten, ihren Ursprung zum Teil Bastardkombinationen und zum Teil ähnlichen oder homologen Mutationen verdanken. Es ist eine reizvolle zukünftige Aufgabe, für einige der vorstehend beschriebenen Formengruppen die relative Bedeutung der beiden Formbildungsprozesse gegeneinander abzugrenzen. Auch hier müssen wiederum kultur- und pflanzengeographische, genetische und auch blütenbiologische Untersuchungen ineinandergreifen. Letztere hätten vor allen Dingen zu klären, inwieweit innerhalb der Formengruppen am ursprünglichen Anbauort überhaupt spontane Bastardierung möglich ist, denn viele Gersten sind bekanntlich streng autogam, ja zum Teil kleistogam. Pflanzengeographische Arbeiten haben die Areale der Varietäten mit möglichst großer Genauigkeit festzulegen und so darüber zu ent-

scheiden, ob gleiche Merkmale überhaupt durch Kreuzungskombinationen miteinander verknüpft sein können. Kulturgeographischen und historischen Forschungen muß es vorbehalten bleiben, räumliche Zusammenhänge zwischen jetzt vielleicht weit voneinander entfernt kultivierten, verwandten Varietäten aufzudecken. Der Genetik schließlich muß die Aufgabe zufallen, im Kreuzungsexperiment die Homologie sich gleichartig auswirkender Gene in verschiedenen Varietäten nachzuweisen. Eine solche Homologie muß sowohl in Bastardkombinationen als auch

Merkmals durch verschiedene Faktoren ein Beweis für die polyphyletische Entstehung ist, so genügt andererseits der Nachweis des gleichen Faktors nicht zur Feststellung einer monophyletischen, denn die gleiche Mutation kann ja mehrmals wiederholt aufgetreten sein. Wir müssen also versuchen, uns ein Bild davon zu machen, wie groß die Wahrscheinlichkeit für das wiederholte Mutieren ein und desselben Gens ist. Es ist nun eine bekannte Tatsache, daß die auf bestimmte Gene bezogene Mutationsrate für die meisten außerordentlich gering ist. Es kommt hinzu, daß ja mit dem Auftreten einer Mutation noch keineswegs ihr dauernder Bestand gesichert ist. In den weitaus meisten Fällen kommt es vielmehr selbst bei ungeminderter Vitalität der Mutanten nach einer oder wenigen Generationen schon zu einer Ausmerzung (vgl. DOBSZHANSKY). Diese Überlegungen sprechen also sehr dafür, daß manche Formengruppen, z. B. die Kapuzengersten, die kurzhalbmigen japanischen Sorten und ungleich begrannnte Typen, auf einmalige Mutationsschritte zurückgehen.

Daß aber unabhängige Entstehung der gleichen Eigenschaften doch möglich ist, zeigt das Studium *endemischer* Formen. Wenn wir von den zahlreichen abessinischen, die über den Rahmen dieser Darstellung hinausgehen, absehen, so sind einige solche Endemismen vor allem aus *Afghanistan* und *Chitral* zu nennen. Zwei wurden von VAVILOV und BUKINICH beschrieben (var. *sublatiglumatum*, var. *afghanicum*), eine weitere fand sich im Material der DHE. (var. *chitralicum*, FREISLEBEN, 1940 a, vgl. Abb. 12).

Hier soll nur auf die Varietät *sublatiglumatum* (Abb. 12 a) eingegangen werden, die durch sehr lang begrannnte Hüllspelzen ausgezeichnet ist. Diese Eigenschaft findet sich sonst nur bei abessinischen Gersten und gilt da als endemisch. Eine Verschleppung von dort nach Afghanistan dürfte ausgeschlossen sein. Wahrscheinlich ist also die Varietät hier unabhängig von den abessinischen Formen durch Mutation entstanden. Wenn sich auch über den Zeitpunkt der Entstehung nichts sagen läßt, so spricht doch die Einmaligkeit des Fundes für ein geringes Alter. Es ist nun interessant, daß auch in Versuchen zur künstlichen Auslösung von Mutationen durch Röntgenstrahlen eine ähnliche Form gefunden worden ist (ÅBERG u. GUSTAFSSON). Ein vergleichend genetisches Studium der abes-

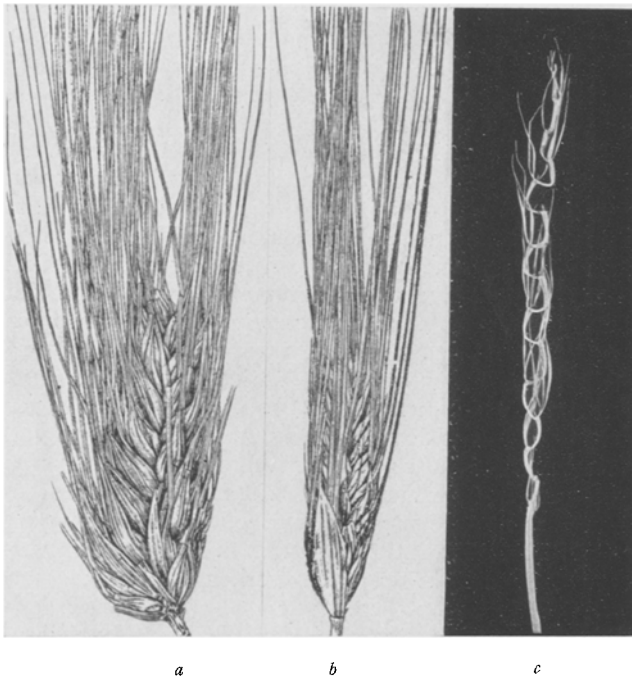


Abb. 12. Endemismen aus Afghanistan und Chitral. a) Var. *sublatiglumatum* KÖRN. (aus ORLOV). b) Var. *afghanicum* VAV. (aus ORLOV). c) Var. *chitralicum* FREISL. (aus FREISLEBEN 1940 a) 1:2.

— unter der bei Gersten erfüllten Voraussetzung gleicher Chromosomenstruktur — in Parallelvariationen nachweisbar sein. Zeigt sich dagegen bei der Erbanalyse, daß gleiche Merkmale bei verschiedenen Varietäten auf verschiedenen Varietäten beruhen, so ist damit auch ihre getrennte Entstehung erwiesen. Von den Gersten ist bekannt, daß z. B. Glattgrannigkeit, Halmlänge, Resistenz gegen Mehltau und Wintertypus in zahlreichen Varietäten und Formen durch Mutation verschiedener Gene entstanden sein müssen. Sind zwei oder mehrere von ihnen zufällig oder durch zielbewußte Kombinationszüchtung in einer Linie vereinigt, so sprechen wir von Polymerie.

Wenn also einerseits die Bedingtheit eines

sinischen, afghanischen und experimentell erhaltenen Typen ist sehr wünschenswert und könnte zur Frage nach der Häufigkeit von Parallelvariationen innerhalb junger systematischer Einheiten einen wertvollen Beitrag liefern.

Die Auffindung von drei als junge Mutanten zu deutenden Endemismen in nur etwa 600 Gerstenproben aus Afghanistan gibt uns gleichzeitig einen wichtigen Hinweis auf die *Häufigkeit spontaner Mutationen in verschiedenen Anbauregionen*. Es muß im Vergleich hiermit auffallen, daß etwa in Europa oder Nordamerika, wo von Züchtungsforschern jährlich viele Tausende von Gerstenlinien verarbeitet werden, nur höchst selten über lebensfähige Mutanten von so abweichendem Habitus berichtet wird. Wir sehen hierin eine Stütze für die schon oft diskutierte Erwartung, daß unter dem Einfluß der extrem schwankenden und häufig sehr ungünstigen Daseinsbedingungen in Hochgebirgen die Neigung zur Entstehung von Mutationen und zu ihrer, wenigstens vorübergehenden, Erhaltung größer ist als in den Ackerbaugebieten des Flachlandes. Nun ist zwar gerade das gebirgige Afghanistan ein Land, in dem eine ausgesprochene Formenarmut an Gersten herrscht. Die Bedingungen für das Auftreten von Mutationen dürften aber hier nicht geringer sein als etwa in den ostasiatischen Gebirgen oder in Abessinien. Daß es trotzdem nicht zu einer Differenzierung in zahlreiche Varietäten auf mutativem Wege gekommen ist, kann wahrscheinlich auf die dauernde Selektion während der Ost-West-Wanderung der mehrzeiligen Gersten zurückgeführt werden. Die vom Osten, teilweise aus Gebieten mit ähnlichem Klima nach dem Hindukusch vordringenden wenigen Formen haben sich sicherlich als weitgehend angepaßt erwiesen, so daß die Ausbreitungsaussichten für neu auftretende Mutanten sehr gering waren. Anders im östlichen Entstehungszentrum selbst. Der Weg von der Inkulturnahme an bis zur Prägung optimal an die Kulturbedingungen angepaßter „Landsorten“ wird sehr lang gewesen sein und hat den in der Zwischenzeit auftretenden Mutanten Gelegenheit geboten, sich neben ihren Ausgangsformen durchzusetzen und durch Kreuzungen mit diesen und untereinander die Formenfülle gewaltig zu erhöhen. Die wenigen abgewanderten, oder besser verschleppten Formen bewahrten unter ähnlichen Bedingungen, so in den westlich anschließenden Gebirgen, ihre Konstanz — trotz der hin und wieder auftretenden Mutationen. Nur dann, wenn diese unter völlig andersartigen Klimabedingungen, wie in Abessinien, mit den hier zunächst noch

nicht optimal angepaßten Ausgangsformen in erfolgreiche Konkurrenz treten konnten, ergab sich wieder die Möglichkeit zur Vergrößerung des Formenreichtums und damit zur Entstehung eines Sekundärzentrums.

Eine weitere Gelegenheit zu deren Bildung bot die Bastardierung mit *H. spontaneum*, die zu dem weniger klaren sekundären Formenzentrum in Vorderasien führte (Abb. 5).

Nach den hier skizzierten Entwicklungslinien müssen also folgende drei Voraussetzungen für die Bildung von Mannigfaltigkeitszentren erfüllt sein:

1. Kultur unter neuen, von den vorhergegangenen weitgehend verschiedenen und gleichzeitig sehr gegensätzlichen Umweltverhältnissen, d. h. starke Veränderung der Selektionsbedingungen.

2. Hohe spontane Mutationsraten.

3. Starke Neigung zu natürlichen Bastardierungen.

Die erste Bedingung wird bereits mit dem Übergang von der wilden Stammform zur Kulturform erfüllt. Sind aber nicht gleichzeitig auch die zweite und dritte gegeben, so kommt es trotzdem nicht zur Entstehung eines „Genzentrums“. So dürfte es also zu verstehen sein, daß im Falle der Gerste das Areal der Stammart (*H. agriocrithon*) ungefähr mit dem primären Genzentrum zusammenfällt, beim tetraploiden und auch beim hexaploiden Weizen dagegen nicht. Sowohl die tetraploide Stammart *Tr. dicoccoides* als auch der hypothetische „Urbastard“ zwischen tetraploidem Weizen und einer *Aegilops*-Art sind in dem klimatisch weniger gegensätzlichen vorderasiatischen Raum in Kultur genommen worden. Hier waren also die erste und zweite Voraussetzung nicht in dem erforderlichen Maße erfüllt. Hiermit erklärt sich gleichzeitig zwanglos die eigentümliche Tatsache, daß der Hindukusch für Weizen zum Hauptmannigfaltigkeitszentrum wurde, während er für Gerste das Areal größter Einheitlichkeit darstellt. Für die Gerste ist das Gebiet der am weitesten nach Westen greifende Vorposten des mächtigen innerasiatischen, in edaphischer und klimatischer Beziehung ziemlich einheitlichen Gebirgsblocks, der nur von wenigen, aber vorzüglich angepaßten Formen erreicht wurde. Dem aus den fruchtbareren westlichen Zonen vordringenden Weizen traten dagegen hier plötzlich härtere und gegensätzliche Daseinsbedingungen entgegen. So ist also nicht allein das Zentrum selbst, sondern im gleichen Maße auch die Einwanderungsrichtung ausschlaggebend für die Entstehung des Formenreichtums. Wir glau-

ben dagegen nicht, daß auch Schwierigkeiten der Abwanderung aus einem Gebiet (z. B. Abessinien) zu einer Formenmannigfaltigkeit durch „Stauung“ führen können (SCHIEMANN), denn beim Fehlen einer Stauung im Formenzentrum kann es nur zu einer *Verbreitung*, nicht aber zu einer *Fortführung* einzelner Formen von hier kommen.

Die geographische Verteilung der wilden Stammformen und der Genzentren der Gerste macht es zum Schluß noch notwendig, die aktuelle Frage nach dem Zusammenhang zwischen Entstehungs- und Mannigfaltigkeitszentrum hier zu streifen. Von SCHIEMANN sind mit Recht vor allen Dingen die beiden polyploiden Weizenreihen gegen die von VAVILOV vorgenommene Gleichsetzung der beiden Begriffe ins Feld geführt worden. Die heutige Auffassung ihrer Entstehung aus einer Wildart bzw. einer Kreuzung mit *Aegilops* umfaßt nach wie vor die Hauptargumente gegen VAVILOVs Genzentrentheorie. Die neuerdings nach der Entdeckung von *H. agriocrithon* zugunsten der Theorie deutbaren Verhältnisse bei Gerste stellen m. E. den Sonderfall dar, daß die Entwicklung einer Kulturart aus ihrer wilden Stammform in einem Gebiet vor sich gegangen ist, das zufällig gleichzeitig alle obengenannten Vorbedingungen zur Entfaltung eines großen Formenreichtums bot. Die als Folge der Inkulturnahme veränderten Selektionsbedingungen können allerdings zur Erfüllung der unter 1 aufgeführten Voraussetzungen in besonderem Maße beigetragen haben.

Schlußbetrachtung.

Ein Rückblick auf die Erkenntnisse, die uns durch das Sammelmateriale der genannten Expeditionen vermittelt worden sind, läßt deutlich werden, daß das Problem der Formbildungsprozesse bei Kulturgersten seiner Lösung in manchen Punkten näher gebracht worden ist. Von einer vollständigen Klärung kann allerdings noch längst nicht gesprochen werden. Der Wert der bisherigen Ergebnisse scheint mir vor allen Dingen darin zu liegen, daß jetzt deutlicher als vor etwa 10 Jahren (vgl. SCHIEMANN, 1931) die Wege aufgezeigt sind, die zu einer weiteren erfolgreichen Bearbeitung beschritten werden müssen. Wichtigste Voraussetzung hierfür ist nach wie vor die Durchführung von Sammelreisen. Ihre Zielsetzungen sind aber jetzt in bezug auf Gerste viel klarer zu umreißen als etwa bei der Vorbereitung der DHE. Neben der in die Breite gehenden, möglichst vollständigen Erfassung des Formenbestandes

aller Länder mit ursprünglichem Gerstenanbau stehen jetzt wichtige Spezialfragen, wie die Suche nach spontanen Kreuzungen mit Wildgersten und nach Endemismen. In geographischer Beziehung muß die Sammlung weiterer Kenntnisse über *H. agriocrithon* im Vordergrund stehen. Eventuelle räumliche Beziehungen zu *H. spontaneum* wären in den floristisch wenig erforschten Gebirgszügen nördlich des Himalaja zu suchen. Andere wichtige Aufgaben sind die Aufdeckung der Beziehungen zwischen dem osttibetanischen und dem ostchinesisch-japanischen Formenzentrum und die Festlegung der Areale bestimmter Formengruppen.

Bei der Untersuchung der mitgebrachten Primitivformen in den heimatlichen Zuchtgärten dürfte, nachdem die Systematik der Kulturgersten — im klassischen Sinne — wenigstens in den Grundzügen festgelegt ist, das genetische Studium der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen verschiedenen Merkmalsgruppen und Formenkreisen im Vordergrund stehen.

Den hier skizzierten Ergebnissen und Ausblicken kommt auch über den Rahmen der Gerstenforschung hinaus eine allgemeine Bedeutung zu. Da sich alle Entwicklungsvorgänge bei den Gersten allein auf faktorieller Basis, ohne Mitwirkung von Chromosomen- oder Genom-Mutationen abgespielt haben, liegt hier ein Fall vor, der wohl wie kein anderer geeignet ist, die Bedeutung der Genmutationen für die Mikroevolution im Pflanzenreich zu beleuchten.

Literatur.

- ÅBERG, E.: Ann. of the Agric. Coll. of Sweden 6, 139—216 (1938). — ÅBERG, E.: Symbolae Botan. Upsal. IV: 2, 1—156 (1940). — Deutsche im Hindu-kusch: Bericht der DHE. 1935 der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Hieraus Beiträge von W. ROEMER u. K. v. ROSENSTIEL und von A. SCHEIBE 1937. — DOBSZHANSKY, TH.: Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Jena 1939. — FREISLEBEN, R.: Kühn-Arch. 54, 295—368 (1940a). — FREISLEBEN, R.: Angew. Bot. 22, 105—132 (1940 b). — GUSTAFSSON, Å., u. E. ÅBERG: Hereditas (Lund) 26, 257—261 (1940). — HANDEL-MAZZETTI, H.: Symbolae Sinicae 7, 1292 (1936). — HARLAN, H. V.: J. Hered. 22, 265—272 (1931). — HOFFMANN, W.: Handb. d. Pflanzenzüchtung 2 (1940). — ORLOV, A. A.: *Hordeum* L., in VAVILOV, Flora of cultivated plants 2, 97—332. — RAUCH, K. v.: D. Biologe 8, 113—127 (1939). — ROEMER, TH.: Nova Acta Leopoldina 4, 351—365 (1936). — SCHAEFER, E.: D. Biologe 8, 279—301 (1939). — SCHIEMANN, E.: Entstehung der Kulturpflanzen. Berlin 1932. — SCHIEMANN, E.: Züchter 11, 145—147 (1939 a). — SCHIEMANN, E.: Naturwiss. 27, 379—383 und 394—401 (1939 b). — TAKEZAKI, Y.: Z. Abstammungslehre, Suppl.-Bd. 2, 1447—1454 (1928). — VAVILOV, N. J.: Bull. Appl. Bot. 16/2, 1—248 (1925). — VAVILOV, N. J., u. D. D. BUKINICH: Bull. Appl. Bot. 1929, Beih. 33.