

(Aus dem Institut für Kulturpflanzenforschung, Abt. für Entstehung und Geschichte der Kulturpflanzen, Berlin-Dahlem.)

Über McFadden-Sears's Theorie zur Phylogenie des Weizens.

Von ELISABETH SCHIEMANN.

Mit 7 Abbildungen.

I.

Die Ableitung der hexaploiden Weizen aus den Formen mit niedrigerer Chromosomenzahl ist in den letzten 20 Jahren Gegenstand einer lebhaften experimentellen und theoretischen Untersuchung gewesen. Dabei waren zwei Umstände richtunggebend: 1. die Tatsache, daß ein hexaploider echter Wildweizen, d. h. eine spontan vorkommende Form mit völlig brüchiger Spindel (Eigenverbreitung) und festem Spelzenschluß auch bei den umfangreichen Sammelexpeditionen der letzten Jahrzehnte nicht gefunden worden ist. 2. die Tatsache, daß neue, bei den tetraploiden Weizen nicht vorhandene morphologische Merkmale auftreten, wie die Hohlheit des Halmes und in *Tr. Spelta* ein neuer Typ der Spindel-Brüchigkeit (unterhalb der Ansatzstelle des Ährchens an der Spindel, so daß das Ährchen sich mit dem darüberstehenden Spindelglied zusammen ablöst), Merkmale, die sich in der Gattung *Aegilops* wiederfinden. Es hat denn auch die Hypothese, daß die hexaploiden Weizen aus einer Kreuzung der Emmerweizen (wilder oder kultivierter) mit einer *Aegilops*-art hervorgegangen sind, die größte Wahrscheinlichkeit für sich gewonnen. Auf Grund der meiotischen Bindungen in der Kreuzung der tetraploiden und hexaploiden Weizen mit den verschiedenen *Aegilops*-arten blieb die Deutung bisher an der tetraploiden *cylandrica* haften, deren eines Genom sich mit dem einen, D¹ benannten Genom von *T. aestivum* (*vulgare*) und *Spelta* als homolog erwies. Danach konnte *Triticum dicoccum* genomatisch mit AABB, *Aegilops cylandrica* mit CCDD und *Tr. aestivum* (= *vulgare*) mit AABBDD bezeichnet werden. Es wurde dabei angenommen, daß das D-Genom aus der Kreuzung *T. dicoccum* × *Ae. cylandrica* mit den Emmergenomen A und B verknüpft worden ist. Man hat lange *T. Spelta* als eine Form mit primitiven Merkmalen — zerbrechliche Spindel, fester Spelzenschluß (sog. Spelzweizen) — in die Aszendenz der gemeinen Saatweizen gestellt, wobei sein Fehlen in den östlichen Gebieten, wo die Heimat der Weizen weithin zu suchen ist, eine Schwierigkeit bot. Die historischen und prähistorischen Befunde (1. Auftreten in der Bronzezeit), zusammen mit den lange bekannten Kreuzungsergebnissen, ließen aber darauf schließen, daß der Spelz eine abgeleitete in Westeuropa, speziell im Gebiet des Oberrheins verhältnismäßig spät entstandene Lokalform sei. Diese 1931 unabhängig voneinander von FLAKSBERGER und SCHIEMANN aufgestellte Hypothese ist zwar weitgehend an-

genommen, hat aber auch Widerspruch gefunden (BERTCH); die fortschreitende genetische und cytologische Analyse der Triticeen (*Aegilops-Agropyrum-Triticum*) sowie die Auffindung weiterer als Arten gewerteter tetraploider und hexaploider Weizen in Vorderasien hat Schritt für Schritt neue Gesichtspunkte für die Discussion ergeben.

Nun bringen McFadden und Sears (Texas Agric. Exper. Station) unter dem Titel: The Origin of *Triticum Spelta* and its Free-Threshing Hexaploid Relatives in Journal of Heredity 37 1946 mit der Synthese von *Triticum Spelta* als Amphidiploid aus *Triticum dicoccum* × *Aegilops squarrosa* einen höchst bemerkenswerten Beitrag zur Phylogenie nicht nur der hexaploiden Weizen, sondern zugleich ganz neue, z. T. experimentell unterlegte Ansichten über die Phylogenie des gesamten Genus *Triticum*.

Bereits 1930 hatte SEARS die Synthese von hexaploiden Weizen durch Einkreuzung von *Ae. squarrosa* versucht, das außer der nur bei *squarrosa*, *cylandrica* und *crassa* vorkommenden Spelta-Artikulation auch die für Spelta charakteristische breitschultrige Hüllspelze besitzt, zudem diploid ist (häufig als tetraploid angegeben, was wohl auf falscher Bestimmung des Materials beruht.) Die schwer gelingende Kreuzung *T. dicoccum* × *Ae. squarrosa* ergab eine einzige Bastardpflanze, die *T. Spelta* in hohem Maße glich, aber steril war. 1941 ließ SEARS, durch die Erfolge mit Colchicin angeregt, die Kreuzung wiederholen. McFADDEN verwendete als *Triticum*-Elter *T. dicoccoides* var. *spontaneonigrum* und erhielt zwei der früheren F¹ gleichende, Spelta-ähnliche, sterile Pflanzen. Sie wurden in 8 Stöcke geteilt und 6 davon colchiziniert. Die unbehandelten Pflanzen setzten vereinzelt Körner an, die behandelten Pflanzen ergaben fertile Amphidiploide mit allen wesentlichen systematischen Merkmalen von *T. Spelta*. Der allgemeine Eindruck ist nur etwas derber, besonders bezüglich der Grannen und Spelzen und deren Nerven. Die Fertilität betrug 95—100%; die Meiose verlief regulär; 89 von 100 Pollenmutterzellen zeigten 21 Bivalente, nur in einer Zelle wurden vier Univalente gezählt. — Der Amphidiploid gibt fertile Bastarde mit *Tr. aestivum* (= *vulgare*) und *Tr. Spelta* mit fast ungestörter Meiose. *Aegilops squarrosa* muß deshalb das Genom D gemeinsam mit den hexaploiden Weizen (ABD), aber auch mit *Ae. cylandrica* (CD) haben. Inzwischen hatte KIHARA gefunden, daß *Ae. cylandrica* 7 seiner Chromosomen mit der diploiden *Ae. caudata* (Genom C/caud) gemein hat. *Aegilops cylandrica* muß deshalb selbst ein Amphidiploid aus *Ae. caudata* ×

¹ Nach KIHARA D von Dinkel; von anderen C genannt. Wir folgen der Bezeichnung KIHARAS, der die größte cytologische *Aegilops*-Analyse durchgeführt hat.

squarrosa sein (Formel 1), was SEARS 1941 experimentell bestätigen konnte. Es ist also kein Zweifel, daß die Kreuzung des wilden Emmer mit der in Südwest-Asien und Südost-Europa heimischen *Ae. squarrosa* einen hexaploiden Weizen vom morphologischen Aussehen und cytologischen Verhalten von *Tr. Spelta* ergibt. Die Verfasser ziehen daraus den Schluß: (it appears) „daß *Tr. Spelta* der undifferenzierte Prototyp der europäischen hexaploiden Weizen ist“ (S. 109).

Offen bleiben die Fragen, 1. ob diese Kreuzung in Europa oder Asien, ob in der Natur oder in Kultur vor sich gegangen ist, m. a. W. ob *Tr. dicoccoides* oder *dicoccum* als Elter gedient hat. Ist es *dicoccoides* gewesen, so muß der Vorgang sich in Vorderasien vollzogen haben; ist es aber der Kulturemmer, so kommt sowohl Europa wie Asien in Frage. Die Verfasser entscheiden sich für Südost-Europa, speziell den Nord-Abhang des Kaukasus, die Krim, wo *Ae. squarrosa* vorkommt, und von wo der Spelz wegen geographischer und kultureller Blockierungen nicht nach Osten, Norden oder Südwesten (Balkan-Karpathen), wohl

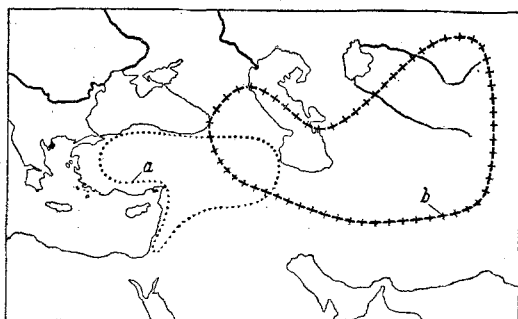


Abb. 1. Areal von *Triticum dicoccoides*
+++++ *Aegilops squarrosa*.

aber durch die landwirtschaftlich begünstigten Länder (Ukraine, Westrußland, Polen, Ostelbien) nach Nordwesten wandern konnte. (Abb. 1). Damit ist der Anschluß an GRADMANNS Theorie gefunden, wonach der Spelz von den Alemannen aus ihrer ostelbischen Urheimat an den Rhein gebracht wurde. Historische und linguistische Tatsachen machen diesen Zusammenhang zwar verständlich — Belege durch archäologische Funde liegen aber nicht vor, und dürften auch schwer zu erbringen sein.

Im alpinen Pfahlbauggebiet (die Verfasser nehmen an, im östlichsten Teil desselben, worauf wir später zurückkommen) konnte der Spelz sich leicht mit dem dort bereits für das Neolithicum nachgewiesenen Pfahlbauweizen kreuzen.

Hieran knüpfen nun die Verfasser eine Reihe von phylogenetischen Hypothesen, die auf Grund fremder und eigener Beobachtungen im folgenden Abschnitt durch Wahrscheinlichkeitsbeweise gestützt sind, die einer weiteren experimentellen Prüfung offen stehen — und darin liegt auch der heuristische Wert der Arbeit. Sie seien an Hand der folgenden Formeln¹ besprochen:

1. Der Pfahlbauweizen, wir wollen ihn im folgenden, der Hypothese der Verfasser folgend, *Tr. antiquorum* Heer (= *Tr. globiforme* Buschan) nennen — der zum neolithischen Nahrungsbestande der Pfahlbauer gehört, ist älter als der erst seit der Bronzezeit bekannte

$$1. \text{Aegilops caudata} \times \text{Aegilops squarrosa} \\ n = 7 = C \quad \swarrow \quad n = 7 = D \\ [2n = 14] 2 \times = 28 = \frac{CD}{CD} \\ \text{Ae. cylindrica}$$

$$2. \text{Triticum monococcum} \times \text{Agropyrum triticeum Gaertn.} \\ n = 7 = A \quad \swarrow \quad n = 7 = (X?) \\ [2n = 14] 2 \times = 28 = \frac{AX?}{AX?} \quad \text{nackt} \\ \text{Triticum antiquorum Heer} \quad \downarrow ? \\ \text{Triticum (persicum Vav)} \quad \downarrow \quad \text{AB} \\ = \text{carthlicum Nevski} \quad \text{AB} \quad \text{nackt}$$

$$3. \text{Triticum dicoccum} \times \text{Aegilops squarrosa} \\ n = 14 = A B \quad \swarrow \quad n = 7 = D \\ [2n = 21] 2 \times = 42 = \frac{ABD}{ABD} \\ = \text{Tr. Spelta} \quad \text{bespelzt}$$

$$4. \text{Tr. Spelta} \quad \times \quad \text{Tr. antiquorum} \\ n = 21 = ABD \quad \swarrow \quad n = 14 = AX? \\ 2n = (21 + 14) = 35 = \\ a) F_1 \quad \frac{ABD}{AX} = \pm \text{fertil}$$

$$b) F_2 - F_n$$

$$F_1 = 35 \begin{cases} \text{I Verminderungsgruppe} \rightarrow 2n = 28 \begin{cases} \text{nackt (X)} \\ \text{bespelzt (B)} \end{cases} \\ \text{II Vermehrungsgruppe} \rightarrow 2n = 42 \begin{cases} \text{nackt (X)} \\ \text{bespelzt (B)} \end{cases} \end{cases}$$

in II Segmentaustausch in 1 B-Chromosom
gibt $\frac{ABD}{AB'D} = \text{aestivum (= vulgare)}$
mit Segment von X

$$a) \begin{array}{c} \text{B} \quad \text{X} \\ \text{X} \quad \text{B} \end{array} \rightarrow \begin{array}{c} \text{B} \quad \text{X} \\ \text{X} \quad \text{B} \end{array} \quad \text{genauer: } \frac{7 A 6 B 1 B' 7 D}{7 A 6 B 1 B' 7 D}$$

$$\beta) \text{ eine andere Aberration mit Segment von X gibt } = \text{aestivocompactum}$$

$$\gamma) \text{ vulgare } \frac{AB'D - X \text{ Segm.}}{AB'D} \rightarrow \frac{ABD}{ABD} = \text{Speltoid}$$

Spelz. Es wird nun angenommen (Formel 2), daß er nicht, wie man bisher meinte, zu *T. aestivum* als *Tr. aestivocompactum* gehöre², also nicht ein hexaploider Weizen, sondern vielmehr ein tetraploider Nacktweizen gewesen sei: entstanden als Amphidiploid aus der Kreuzung des Einkorns mit dem überall in Südost-Europa als Unkraut in Weizenfeldern vorkommenden Wildgras *Agropyrum triticeum* Gaertn., welches die wichtigsten bekannten Merkmale besitzt, die den Pfahlbauweizen von seinem kultivierten Vorgänger *Tr. monococcum* unterscheiden — das hieße also die Unterschiede zwischen der Einkorn- und Emmerreihe einerseits, Spelz- und Nacktweizen andererseits betreffend!

2. Nun ist in *Tr. persicum* Vav. (jetzt *T. carthlicum* Nevski) ein tetraploider, morphologisch *Tr. aestivum* (= *vulgare*) nahestehender Nacktweizen aus Transkaukasien bekannt, einem Gebiet, das als Urheimat der Pfahlbauer in Betracht gezogen ist. Die Verfasser sehen in *T. persicum* „eine neuzeitliche lockerährige

¹ Formeln von mir! Sch.

² Nomenklatur nach SCHIEMANN 1946.

begrannte Form des Pfahlbauweizens, der früher vermutlich im ganzen Pfahlbaugebiet angebaut worden ist“. *T. persicum* also wird herangezogen, um in einem heute bestehenden tetraploiden vulgare-ähnlichen Nacktweizen ein Vorbild für die gleiche Erscheinung in prähistorischer Zeit aufzustellen: „Die Existenz eines solchen Weizens beseitigt aber den einzigen Grund, anzunehmen, daß der Pfahlbauweizen hexaploid gewesen sei“ (S. 112).

3. Das Zusammengehen der Spelzmerkmale (fester Spelzenschluß, Begrannung und Gene für Ährendichte) als ein Komplex, also mit monofaktorieller Aufspaltung bei Kreuzung mit *Tr. vulgare* und anderen hexaploiden Nacktweizen findet bei diesen beiden Voraussetzungen (Formel 2 und 4a) eine Erklärung. Diese wird gestützt durch die Beobachtung, daß die „Einführung eines dritten, z. B. *Aegilops*-Genomes in einen tetraploiden Weizen die Tendenz habe, die Korngröße zu erhöhen“. Es wird deshalb angenommen, daß *Tr. vulgare* (und *compactum*) aus der Kreuzung *Tr. Spelta* \times *Tr. antiquorum* hervorgegangen sind, indem ein Segment eines B-Chromosoms von *Spelta* durch ein Chromosomensegment von *Agropyrum triticeum* ersetzt wurde, welches die Gene für die hexaploiden Spelz- und Nacktweizen unterscheidenden Merkmale besitzt: Gene für freies Korn, für Kompaktheit und Hemmungsgene für Begrannung. Es folgt daraus, daß diese im Genom B liegen müssen, womit gleichzeitig erklärt ist, warum die Einkornreihe (AA) keine Nacktweizen aufweist. Ferner wird das Auftreten von Speltoiden und Kompaktoiden in *aestivum* (= *vulgare*)-Kulturen durch Wiederausstoßung des *Agropyrum*-Segmentes erklärt.

Die Beweisführung ist im allgemeinen konsequent Schritt für Schritt durchgeführt und scheint im ersten Augenblick sehr plausibel. Sie beruht aber bei einer ganzen Reihe von Annahmen doch wesentlich auf Wahrscheinlichkeitsbeweisen. Es sollen im folgenden einige Schwierigkeiten aufgezeigt werden:

I. Die Beziehung zwischen 4n und 6n Spelz- und Nacktweizen (S. 111–113). Alle Beweise dafür, daß *Tr. (vulgare und compactum)* = *aestivum* und *aestivum-aestivocompactum*, d. h. 6n Nacktweizen (locker und dicht) aus der Kreuzung 6n Spelzweizen (*T. Spelta*) \times 4n Nacktweizen (*T. antiquorum*) hervorgegangen seien, lassen sich ebensowohl zu gunsten der bisher angenommenen Entwicklung verwerten. Als auf ein Beispiel von vielen sei auf Abb. 39/40 (nach MATHIS) in SCHIEMANN 1932 verwiesen, wo die Ausspaltung von reinen Spelta- und *aestivum*(= *vulgare*)-Typen bereits in der F_2 der Kreuzung *T. dicoccum* 4n \times *Tr. aestivum-aestivocompactum* 6n deutlich ist. Daß jede Kreuzung Emmerweizen nackt \times Dinkelweizen bespeltet und umgekehrt alle 4 Typencombinationen (auch dicht und locker) hervorbringt, ist Vilmorin 1886 bereits bekannt, und von TSCHERMAK 1914 mit den Mendelgesetzen in Beziehung gebracht, endlich von WATKINS 1928, ergänzend 1940, 1943 durch faktorielle Analyse bewiesen. Dabei ist die Entstehung einer Form wie *Tr. Spelta* aus 4n Spelzweizen \times 6n Nacktweizen (*Tr. dicoccum* \times *compactum*, wie bisher angenommen wurde) im Sinne von KIHARAS Vermehrungs- und Verminderungsreihen zu verstehen (Schema 4b): als stabilisiertes Spaltprodukt aus F_2 bis F_n der Vermehrungsreihe. Ebenso wäre die Entwicklung bei den von den Verfassern angenomme-

nen Ausgangsformen *T. aestivum* und *compactum* aus *T. Spelta* (6n) \times *T. antiquorum* (4n) zu verstehen. Dabei hat nach Annahme der Verfasser an einer Stelle dieser Generationsfolge der Austausch zwischen einem Chromosomensegment des B-Satzes mit einem Chromosomensegment des X-Satzes stattgefunden, der sich dann in homozygoter Form stabilisiert haben muß, wie etwa in Formel 4b α dargestellt.

Es sei darauf hingewiesen, daß das parallele Vorkommen von *duro*-, *turgido*-, *polonico*- und *aestivocompactum* schon vermuten läßt, daß der *compactum*-Faktor im B-Genom lokalisiert ist. Die Identität des von NILSSON-EHLE untersuchten dominanten C-Faktors der Binkelweizen mit dem *compactum*-Faktor der tetraploiden Weizen ist indessen noch nicht nachgewiesen.

Trotz alledem kann aus diesen Ergebnissen nur gefolgert werden, daß die phylogenetische Hypothese der Verfasser den früheren Kreuzungserfahrungen nicht widerspricht. Welcher der beiden Abstammungshypothesen die größere Wahrscheinlichkeit zukommt, kann durch das genetische Experiment nicht entschieden werden.

II. Auch das Auftreten von Speltoiden und Compactoiden in reinen Sippen von *T. aestivum* kann mit jeder der Entwicklungsrichtungen *Spelta* \rightleftharpoons *vulgare* \rightleftharpoons *compactum* in Einklang gebracht werden. Wie im einzelnen das Hervorgehen der einen Form aus der anderen — in Übereinstimmung etwa mit WATKINS' Faktor Kk oder HUSKINS' zytologischen Befunden an Speltoiden und Compactoiden gedacht ist, wird hier noch nicht ausgeführt — bleibt wohl auch erst noch näher zu prüfen.

III. Die geographische Verbreitung. Die Verfasser weisen selbst darauf hin, daß ihre Annahme des nordwestlichen Weges von *Tr. Spelta* archäologisch nicht zu verifizieren ist. Merkwürdig bleibt es, daß *Tr. Spelta* in prähistorischer Zeit (Bronze) nur im westlichen Pfahlbaugebiet gefunden ist, während die allerdings nur wenigen Funde im Osten, auf dem Wege, den nach McFADDEN und SEARS der Spelz nach der Schweiz gewandert sein soll — in Polen und Litauen — erst aus dem Mittelalter stammen.

Auch besteht geographisch in der Beweisführung hier ein Widerspruch insofern, als die Entstehung des Spelzes n ö r d l i c h des Kaukasus angenommen wird, weil dieser für die Verbreitung des Spelzes nach Süden eine klimatische und kulturelle Barriere bedeutete. Die Entstehung von *Tr. aestivum* und *aestivocompactum* aus der Kreuzung mit dem hypothetischen Pfahlbauweizen rechnet aber mit dem Areal von *Tr. persicum* (= *carthlicum*), der für Transkaukasien endemisch ist, also eben s ü d l i c h dieser Barriere.

IV. Die botanische Beziehung zwischen den prähistorischen und rezenten kompakten Formen.

a) Cytologisch. Nach der Hypothese von McFADDEN-SEARS muß *T. antiquorum* die Genformel AAXX gehabt haben (wobei X für das von AVDULOV 1931 bestimmte Genom von *Agropyrum triticeum* Gaertn. steht), der rezente *compactum*-Weizen aber: $\begin{matrix} B & B \\ AA & BB \\ \overline{X} & \overline{X} \\ DD \end{matrix}$. Wir setzen X, weil dieses Genom seinen Platz in dem KIHARASchen Bezeichnungssystem noch nicht gefunden hat. Die bis auf die Kornform übereinstimmende Morpho-

logie ist bei diesem großen Unterschied im Chromosomen- und somit im Genbestand immerhin sehr auffallend. Nun soll freilich nicht verkannt werden, daß die als Analogie herangezogene Ähnlichkeit von *T. carthlicum* (= *persicum*) mit *T. aestivum* — und wir fügen hinzu: mancher Formen von *durum* und *turgidum* mit *aestivum* — das Verständnis eines solchen Verhaltens erleichtert. Es müßte daraus aber geschlossen werden, daß sowohl der Übergang zur Hexaploidie als die durch das D-Genom eingeführten Gene, welchen bisher die Einführung der 4n und 6n unterscheidenden Merkmale zugeschrieben wurde, einen verhältnismäßig geringen Einfluß auf das Gesamtbild der Weizen gehabt hätten, sehr im Gegensatz zur Einführung des B-Satzes, der für quantitative und qualitative Merkmale einen großen Sprung bedeutet. Es ergibt sich daraus die Aufgabe, festzustellen, welche dieser Merkmale aus *Agropyrum*, welche aus *Aegilops* stammen, welche von jedem der beiden Gräser herühren können. Es ist ferner zu beachten — und auf weitere Konsequenzen zu prüfen — daß hier vorausgesetzt wird, daß dieser tetraploide Nacktweizen unabhängig von *Tr. dicoccum* oder *dicoccoides* entstanden wäre. Denn für die Synthese von *Spelta* wird *T. dicoccum* ja vorausgesetzt, in dem man bisher phylogenetisch das Genom B zum ersten Mal auftreten sah. Der Anschluß von *Tr. persicum* an *Tr. antiquorum* scheint doch äußerst hypothetisch und nur eingeführt, um in ihm ein Beispiel für einen tetraploiden Nacktweizen aus dem in Frage kommenden Gebiet zu geben. Er ist aber auch, so viel ich sehe, für die Beweisführung der Verfasser hier völlig entbehrlich. Ja vielmehr scheinen sie mir durch die Ableitung von *Tr. persicum* aus dem (vom Ref.) mit X benannten Genom von *Agropyrum triticeum* eine weitere Schwierigkeit erst einzuführen. Nehmen wir die MCFADDEN-SEARSche Ableitung von *Tr. Spelta* als zutreffend an, so könnte es ja sein, daß die Entstehung von *Tr. antiquorum* selbst eine Sackgasse ist, die mit dem Aussterben des prähistorischen Binkels endet, daß die anderen tetraploiden Nacktweizen, also auch *Tr. carthlicum* (= *persicum*), sich an *Tr. dicoccum* mit seinem AB-Genom anschließen. Wir hätten dann (wann zeitlich, bleibt unbestimmt) zwei analog verlaufende Prozesse mit verschiedenem Resultat: nämlich die Kreuzung von *Triticum monococcum*, unzweifelhaft der primitivsten Form des Kulturweizens — 1. mit *Aegilops spec.* (oder *Agropyrum spec.*) zu einem tetraploiden Spelzweizen (Formel AB) führend, aus dem die bekannten tetraploiden Nacktweizen hervorgehen — 2. mit *Agropyrum triticeum* zu einem tetraploiden Nacktweizen (Formel AX) führend, der mit *Tr. antiquorum* aussirbt.

Nachdem in *Tr. Timopheevi* und *Tr. armeniacum*¹ ein von B abweichendes Genom G mit A verbunden nachgewiesen ist, fällt auch die für *Tr. antiquorum* angenommene Formel AAXX (mit X aus *Agropyrum triticeum*, wobei also X von G und B verschieden angenommen wird) nicht aus dem Rahmen der bekannten zytogenetischen Möglichkeiten. Sie führt aber durch die Einführung von *Tr. persicum* in diese Reihe wieder zu Widersprüchen oder zumindest neuen Schwierigkeiten:

¹ MAKUSHINA 1938 gibt nur die Zahl $2n = 28$, spezifiziert aber die Genome von *Tr. armeniacum* nicht. Ich halte mit STOLETOVA *Tr. armeniacum* morphologisch für eine Varietät von *Tr. dicoccum*.

Wenn *Tr. persicum* als ein „neuzeitlicher, begrannter, lockerähriger Abkömmling von *Tr. antiquorum* angesehen wird, so muß er das Genom X besitzen. Dieses muß aber dann bis heute eine starke Umwandlung durchgemacht haben, da es dem B-Genom der übrigen Emmerweizen (das nach MCFADDEN-SEARS schon unabhängig davon existierte) auf Grund vieler Versuche homolog zu setzen ist.

b) Die Kreuzungen von SEARS und MCFADDEN sind nun auch geeignet, ein Licht auf den Zusammenhang zwischen Wild- und Kultur-emmer zu werfen. Wenn nämlich die 1930 von SEARS mit *Tr. dicoccum* und die 1941 von MCFADDEN mit *Tr. dicoccoides* ausgeführte Kreuzung mit *Aegilops squarrosa*, eine morphologisch und physiologisch (Sterilität) gleiche (similar) F_1 gegeben haben, so muß das B-Genom des Kultur- und Wildemmers als gleich angenommen werden. VAVILOV ist ja geneigt (1925) — und in gleicher Richtung weist die Auffassung von FLAKSBERGER 1935 — *Tr. dicoccoides* nicht in direkte Aszendenz des Kulturemmers zu setzen, sondern sieht in ihm vielmehr einen selbständigen Seitenzweig in der Entwicklung der tetraploiden Weizen. Über die Herkunft des B-Genomes wissen wir heute noch nichts Sicheres. Die Frage, ob *Tr. dicoccoides* ein Auto- oder Allopolyploid ist, ist sehr verschieden beantwortet, doch gewinnt die Annahme der Allopolyploidie an Wahrscheinlichkeit. FLAKSBERGER folgert sie aus morphologischen Gründen, PATHAK (1940) aus der Chromosomenmorphologie. Die hier vorgelegten Hypothesen bringen alle diese Fragen erneut zur Diskussion und regen zu neuen experimentellen und zytologischen Prüfungen an.

Ob zum Beispiel die Kreuzung *Tr. monococcum* \times *Agropyrum triticeum* in der Tat einen *compactum*-Weizen ergibt, steht der experimentellen Prüfung offen; die kleine dichte, zweizeilig flache, kurz begrannte Ähre von *Agropyrum* läßt dies nicht als unmöglich erscheinen (Abb. 2). Bisher ist, soweit mir bekannt, weder der F_1 -Bastard, noch sein Amphidiploid hergestellt. Kreuzung des letzteren mit *Tr. dicoccum* und *Tr. dicoccoides* ließe die beiden Genome auf ihre Homologie prüfen.

V. Endlich ergibt sich pflanzengeographisch noch eine weitere Schwierigkeit. Die rezenten *compactum*-Weizen, denen (bisher die Formel ABD) nach MCFADDEN-SEARS die Formel AB'D, d. h. B mit einem ausgetauschten Chromosomensegment zukommt, haben ihre Verbreitung zwar einerseits überall da, wo der kleinkörnige Pfahlbauweizen gefunden ist, aber andererseits weitgehend unabhängig vom Vorkommen von *Tr. Spelta* auch außerhalb des Pfahlbaugebietes überall in gebirgigen Gegenden als Einsprengsel in *Tr. aestivum*. Das gilt vor allem auch für das mittelasiatische Mannigfaltigkeitszentrum der *aestivum*-Weizen (Hindukusch usw.). Die genetisch einfache Differenzierung dieser kompakten Formen durch das dominante C-Gen, die sich in stark aufgespaltenen Mischbeständen *aestivum-aestivocompactum* äußert (cf. SCHIEMANN 1943 und 1946) ordnet sie jeweils den lockeren *aestivum*-Weizen ihres Gebietes als Genmutation bei.

Blicken wir zurück auf die Darstellung der MCFADDEN-SEARSSchen Ergebnisse und die hier aufgeworfenen Fragen, so ergibt sich als Resultat dieser Arbeit eine außerordentlich reiche Ernte an Anregungen und

neuen Fragestellungen, und wir möchten uns der Auffassung von AASE in der neuesten Besprechung der Getreide-Zytologie 1945 anschließen, die zu dem Problem der Abstammung der *aestivum*-Weizen schreibt: (S. 281): „Es ist unnütz zu sagen, daß die Abstammung der hexaploiden Weizen noch ein ungelöstes Rätsel ist und jedermanns Vermutungen offen steht“ — und andererseits (S. 307): „Es mag scheinen, als sei in den letzten 10 Jahren in der Phylogenie der Getreide nur ein geringer Fortschritt gemacht worden. Indessen sind die Berichte über neue natürliche Arten und die Synthese 42-chromosomiger Weizen, die den *vulgare*- und *Speltatypen* gleichen, sicherlich ‚Schritte vorwärts‘“

In Nr. 4 des J. of Heredity 37 1946 ist eine kurze Notiz über eine Arbeit von KIHARA aus dem Jahre 1944 veröffentlicht, wonach dieser aus morphologischen und zytologischen Gründen zu denselben theoretischen Vorstellungen kommt, wie McFADDEN-SEARS, nämlich:

1. *Ae. squarrosa* besitzt das 3. Genom der hexaploiden Weizen (D);

2. *Triticum Spelta* sei als Amphidiploid aus der Spontankreuzung eines (wilden oder kultivierten) Emmerweizens mit *Aegilops squarrosa* hervorgegangen.

Nach der zitierten Arbeit (Agriculture and Horticulture 19 Tokyo 1944, 889—890) hat KIHARA aber eine Synthese von *Spelta* auf diesem Wege noch nicht durchgeführt.

Endlich weisen McFADDEN-SEARS einleitend darauf hin, daß PATHAK kurz bereits 1940 auf Grund der SENJANINOVASchen Karyogramme die Annahme ausspricht, daß *Ae. squarrosa* das dritte Dinkelgenom beigetragen habe. Wir gehen auf diese Arbeit im zweiten Teil ein.

II.

Zum besseren Verständnis seien einige Daten über *Agropyrum triticeum* und *Aegilops squarrosa* zusammengestellt (im Anschluß an ZHUKOVSKY, EIG, AVDULOV, NEVSKI und PILGER).

1. *Agropyrum triticeum* Gaertner (Abb. 2) (1770 in Nov. Comment. Acad. Petrop. XIV p. 540 t. 19), 1781 von LINNÉ (Suppl. p. 114) als *Triticum prostratum* L. bezeichnet, in Herbarien und Bearbeitungen auch als *Agropyrum prostratum* (PALL) P. Beauv. geführt. NEVSKI hat *Agropyrum triticeum* wegen seiner morphologischen und zytologischen Besonderheiten in eine eigene Gattung *Eremopyrum* Jaub. et Spach gestellt [*Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski], von *Agropyrum* morphologisch unterschieden durch den verhärteten hornartigen Rand der Hüllspelzen, die mehrminder an der Basis zusammenhängen (s. unten), sowie die brüchige, selten schwachbrüchige Ährenspindel. Dagegen ist bei *Agropyrum* der Hüllspelzenrand nicht verhärtet und die Ährenspindel zäh.

Die Ähre von *Agropyrum triticeum* Gaertn. ist schwach brüchig, sehr kurz, dicht, im Umriß fast oval, typisch flach zweizeilig (wie *Triticum monococcum* oder die dichten Formen von *T. dicoccum*). Die Hüllspelzen sind am Grunde verwachsen; der Kiel der Hüllspelze ist stark entwickelt, die andern Nerven undeutlich. Nach AVDULOV hat *Agropyrum triticeum* ein von den übrigen *Agropyrum*-Arten abweichendes Idiogramm. Von den

untersuchten Arten haben *Agr. Dagnae* Großh. = *pectiniforme* ($2n = 14$), *Agr. aegilopoides* Drob. = *gmellini* ($2n = 14$), und die tetraploiden Arten ($2n = 28$) *repens* (L) P. B. ($2n = 28$ und 42), *caninum* (L) P. B., *sibiricum* (Willd.) P. B., *tenerum* Vasey und *cristatum* (L) P. B. ausschließlich V-förmige Chromosomen; *Agropyrum prostratum* (Pall) P. B. = *triticeum* Gaertn. ($2n = 14$) ausschließlich Köpfchenchromosomen; *Agr. orientale* (L) R. u. Sch., das morphologisch ihm nahe steht, ist tetraploid und besitzt 14 V-förmige und 14 Köpfchenchromosomen; es wird deshalb nach AVDULOV als Amphidiploid *prostratum* × eine Form der *Dagnae*-Gruppe aufgefaßt. — AVDULOV schließt sich der Ausscheidung von *triticeum* aus *Agropyrum* nicht an, sondern sieht die morphologische Differenzierung der Chromosomen als in der Gattung entstanden an. Ähnlich wie SENJANINOVA für *Aegilops* gezeigt hat, findet nach AVDULOV in der Gattung *Agropyrum* eine Verkürzung der Schenkel bis zu Köpfchen statt. — In diesem Reduktionsprozeß stellt *Agr. triticeum*, in Übereinstimmung mit seinen morphologischen Merkmalen (s. oben) eine weit fortgeschrittene Art dar. (Hierzu Abb. 3.)

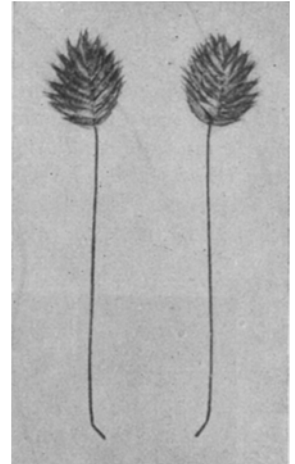


Abb. 2. *Agropyrum triticeum* Gaertn. nach einem Exemplar im Herbar des Berlin-Dahlemer Botanischen Museums (von beiden Seiten).

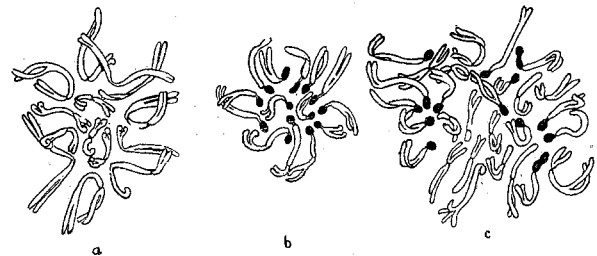


Abb. 3. Karyogramme von a) *Agropyrum Dagnae*, b) *Agr. triticeum*, c) *Agr. orientale* (nach Avdulov).

In *Agr. orientale* ist ein weiteres Beispiel dafür gegeben, daß bei verschiedener Chromosomenzahl und Zusammensetzung aus morphologisch verschiedenen Chromosomensätzen zwei Arten sich morphologisch sehr nahe stehen; das kann natürlich auf Dominanz bzw. Epistasie der im übereinstimmenden Satz gelagerten Gene beruhen.

PILGER, der sich der NEVSKISchen Auffassung anschließt, beschreibt (1943 S. 4) die Hüllspelzen von *Eremopyrum triticeum* als „am Grunde getrennt, nicht übereinandergreifend, an dem ganz kurzen Ährenstiel sich gegenüberstehend breit ansitzend. Deckspelzen mit breitem Grunde ansitzend, Kallus nicht entwickelt“. — Damit wäre aber dieser Hüllspelzenansatz dem von *Triticum* entsprechend.

Agropyrum triticeum ist verbreitet vom südeuropäischen Rußland über den Kaukasus nach Vorderasien, Mittelasien bis Turkestan, Altai.

Der „Typus“, von HAUSKNECHT 1863 gesammelt, liegt im Herbar Kew. Als Standort wird einerseits salzhaltiger, andererseits lehmiger Boden angegeben (DELAUNAY), so in Mittelasien als Unkraut fast nur auf Dächern und auf Mauern aus Ton (les clotures de terre glaise).

II. *Aegilops squarrosa* L. (Abb. 4 u. 5) wurde von JAUBERT und SPACH mit *Ae. cylindrica* Host und *Aegilops caudata* L. in die Untergattung *Cylindropyrum* J. et Sp. zusammengefaßt. Nachdem wir heute wissen (KIHARA 1944), daß *Ae. cylindrica* als tetraploider Amphidiploid mit $n = 14$ 1 Genom von *caudata* (Ccaud) und eines von *squarrosa* (D) besitzt, ist dieser Auffassung eine phylogenetisch gesicherte Basis gegeben. EIG sowohl wie ZHUKOVSKY, welche die Gattung *Aegilops*

Typ der Brüchigkeit die abgestutzte, rechteckige Form der Hüllspelze, die als wagerechte (nicht abfallende wie bei *Tr. aestivum*) Schulter bei *Tr. Spelta* wiederkehrt. Aus den Diagnosen bei EIG (S. 88) und ZHUKOVSKY (S. 451) läßt sich die Ähre von *Ae. squarrosa* folgendermaßen charakterisieren:

Ähre \pm dick, zylindrisch, nach der Spitze etwas verschmälert. Spindel rau, brüchig, das Ährchen mit anhaftendem Spindelglied des oberen Ährchens fast drehrund, 3—5blütig. Hüllspelzen ungezähnt, ungekielt, unbegrannt, quadratisch bis rechteckig durch den plötzlich quer gestutzten, verdickten Rand, kürzer als die Deckspelzen (Abb. 7). Deckspelzen der Seitenährchen unbegrannt oder kurz begrannt, die des Endährchens in je eine lange Granne ausgehend

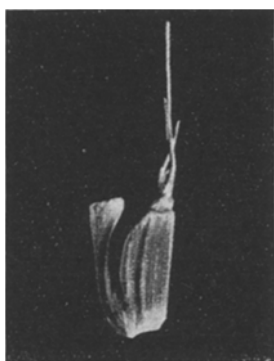


Abb. 4. Ährchen von *Aegilops squarrosa* mit charakteristischer Articulation (Spelta-Typ) nach McFADDEN-SEARS Fig. 6.

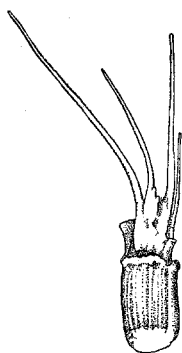


Abb. 5. Ährchen von *Aegilops squarrosa* vom Rücken; nach ZHUKOVSKY Fig. 80.

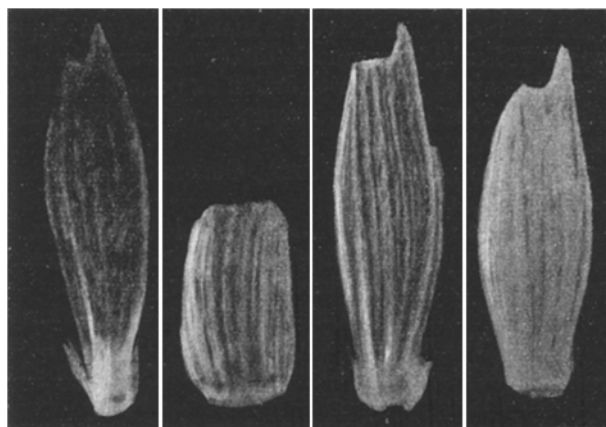


Abb. 7. Hüllspelzen (von links nach rechts) von *Triticum dicoccoides* — *Aegilops squarrosa* — synthetischem Spelz — Kulturspelz. Nach McFADDEN-SEARS Fig. 4.

gleichzeitig monographisch bearbeiteten (erschieden 1928 bzw. 1929), sondern *Ae. cylindrica* auf morphologischer Basis in eine eigene Sektion (Untergattung) ab. ZHUKOVSKY tut dies auch für *Ae. squarrosa*, während beide Autoren *Ae. caudata* mit den diploiden Arten *comosa* (einschließlich *Heldreichii*) und *uniaristata* in eine Untergattung zusammenstellen. Es ergibt sich also die folgende Gliederung: (siehe Tabelle Abb. 6.)

(also zweischwänzig). Caryopse mit anhaftender Deck- und Vorspelze.

Aegilops squarrosa ist verbreitet von Zentral-Asien (Kaschmir) über Iran, Transkaukasien bis Taurien. Ein Vorkommen in Syrien ist unsicher.

McFADDEN-SEARS haben die Synthese von *Aegilops cylindrica* aus *Aegilops caudata* \times *squarrosa*, colchiziniert, durchgeführt und den Amphidiploiden cytologisch *Ae. cylindrica* weitgehend

| | n | Genom nach KIHARA | JAUBERT et SPACH | EIG Sectio | zusammen mit den Arten | n | Genom nach KIHARA | ZHUKOVSKY Sectio | Zusammen mit den Arten |
|-----------------------|----|-------------------|-------------------------------|-----------------------|---|---------------|-------------------|----------------------|---|
| <i>Ae. cylindrica</i> | 14 | CD | Subgenus <i>Cylindropyrum</i> | <i>Monoleptathera</i> | — | | | <i>Cylindropyrum</i> | — |
| <i>caudata</i> | 7 | C | | <i>Macrathera</i> | <i>comosa</i> (incl. <i>Heldreichii</i>), <i>uniaristata</i> | 7 7 7 | M M Mv | <i>Comopyrum</i> | <i>comosa</i> <i>Heldreichii</i> <i>uniaristata</i> |
| <i>squarrosa</i> | 7 | D | | <i>Pachystachys</i> | <i>crassa</i> , <i>juvenalis</i> , <i>ventricosa</i> | 14 — 14 | DJ — DMv | <i>Vertebrata</i> | — |

Abb. 6. Die systematische Einordnung von *Aegilops squarrosa*.

Nach KIHARA hat *caudata* ein C-Genom, *comosa* und *uniaristata* ein jeweils abgeändertes M-Genom.

Das für die Spelta-Frage wichtigste Merkmal von *Aegilops squarrosa*, auf das McFADDEN-SEARS hinweisen, ist neben dem auch bei *Ae. cylindrica* und *crassa*, *juvenalis* und *ventricosa* vertretenen Spelta-

entsprechend gefunden. Die Verbindung der genomatischen Verhältnisse mit den karyologischen weist indessen noch einige Widersprüche auf, die beseitigt werden müssen. Nach SENJANINOVA-KORCZAGINA ist das Karyogramm von *cylindrica* aus den Karyogrammen von *caudata* und *bicornis* zusammengesetzt. Ki-

HARA hat nachgewiesen, daß das *caudata*-Genom nicht das dritte Genom von *aestivum* ist; nach seinen Untersuchungen (1940) ist das zweite *cylindrica*-Genom karyogramatisch weder das *bicornis*-Genom, das er mit S_b , noch das *squarrosa*-Genom, das er mit F bezeichnet. Nach der oben zitierten Arbeit von 1944 hat er diesen Standpunkt aufgegeben und sieht das *squarrosa*-Genom als das dritte Dinkelgenom D an. Die Herausgeber des J. of Heredity, die über diese Arbeit kurz in dem auf die große Speltaarbeit folgenden Heft referierten, geben nicht an, auf Grund welcher Untersuchungen KIHARA seine Ansicht revidiert hat. Man wird also die karyologische Analyse auf die genetischen Resultate hin nochmals überprüfen müssen, soweit das nicht vielleicht inzwischen von KIHARA bereits geschehen ist.

PATHAK verwendet bei der oben erwähnten Aufstellung seiner in gleicher Richtung laufenden Hypothese unter Berücksichtigung der Karyogramme von SENJANINOVA speziell die Zahl der Satellitenchromosomen, der Chromosomen mit sekundären Einschnürungen und der Nucleolen, in vergleichenden Untersuchungen an *Triticum*, *Aegilops* und *Secale*.

Dabei ist die Zahl der mitotischen Anaphase-Nucleolen als die Summe der Satelliten- und sekundären Einschnürungschromosomen festgestellt. Das Ergebnis spricht für die Ableitung der hexaploiden Weizen mit 4 Satellitenchromosomen, 2 Chromosomen mit sekundären Einschnürungen und 6 Nucleoli aus diploidem *Aegilops* × Emmer.

Ae. squarrosa n = 7 Emmer n = 14
2 Sat. 2 Sat., 2 sek. E.
T. aestivum = 4 Sat., 2 sek. E., 6 Nucleoli.

Nachdem hier auf die Arbeit von KIHARA in dieser Zeitschrift 1940 12 hingewiesen ist, die eine Tabelle für die Genomverteilung in der Gattung *Aegilops*, nach dem Stande der damaligen Untersuchungen enthält, sei eine mir freundlichst von Professor SEARS zur Verfügung gestellte Tabelle von KIHARA aus dem Jahre 1945 über diese Genome wiedergegeben, die gegenüber 1940 eine Reihe wesentlicher Veränderungen bzw. Erweiterungen bringt (Sektionsbezeichnung nach ZHUKOVSKY, bis auf *caudata*, die ZHUKOVSKY zu *Comopyrum* stellt):

| | |
|---------------------------------------|--|
| <i>Polyeides</i> | <i>Amblyopyrum</i> |
| <i>Ae. umbellulata</i> L. . . Cu | <i>Ae. mutica</i> Mt |
| <i>ovata</i> L. Cu Mo | |
| <i>triavistata</i> Willd. 4x Cu Mt | |
| <i>triavistata</i> Willd. 6x Cu Mt(?) | <i>Sitopsis</i> |
| <i>columnaris</i> ZHUK. Cu Mo | <i>Ae. speltoides</i> Tausch S |
| <i>biuncialis</i> Vis. . . Cu Mb | <i>Aucherii</i> Boiss. . . S |
| | <i>longissima</i> Schweinf. |
| <i>variabilis</i> Eig . . . Cu Sv | et Muschl. Sl |
| <i>Kotschy</i> Boiss. . . Cu Sv | <i>bicornis</i> (Forsk) |
| <i>triuncialis</i> L. . . Cu C | JAUB. et SPACH . . Sb |
| <i>Cylindropyrum</i> | <i>Vertebrata</i> |
| <i>Ae. cylindrica</i> Host . C D | <i>Ae. squarrosa</i> D |
| <i>caudata</i> L. . . . C | <i>crassa</i> Boiss. 4x . . DJ |
| | <i>crassa</i> Boiss. 6x . . DJ(?) |
| <i>Comopyrum</i> | <i>ventricosa</i> Tausch DM ^v |
| <i>Ae. comosa</i> Sibth. et Sm. M | KIHARA 1945. |
| <i>Heldreichii</i> Holz. M | |
| <i>uniavistata</i> Vis. . . Mu | |

Literatur.

- 57 Nummern bei SEARS; davon hier nur die für unsere Besprechung wichtigsten (*) angeführt; ferner: 1. AASE, H. C.: The cytology of Cereals. Bot. Review 12 (1946). — 2. AVDULOV, N. P.: Karyo-systematische Untersuchungen an Gramineen. Bull. Appl. Botany Suppl. 44, 259 bis 265 (1931). — 3. EIG, A.: Monographisch-kritische Übersicht der Gattung *Aegilops*. Fedde Repert. Beihefte 59, 228 S. (1929). — 4. KIHARA, H.: Morphologie, Fertilität und Chromosomen in Rückkreuzungsbastarden *Aegilops* (*caudata* × *cylindrica*) × *caudata* ♂. Jap. J. Genetics 13, 61—62 (1937) (nur japanisch). — *5. KIHARA, H.: Genomanalyse von *Triticum* und *Aegilops* VII. Mem. Coll. Agr. Kyoto 41, 61 S. (1937). — 6. KIHARA, H.: Verwandtschaftsverhältnisse der *Aegilops*-Arten im Lichte der Genomanalyse. Züchter 12, 49—62 (1940). — 7. KIHARA, H. u. MATSUMARA, S.: Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops* VIII. Cytologia 11, 493—506 (1941). — 8. KIHARA, H.: Agriculture and Horticulture. Tokyo 19, 889 bis 890 (1944); ref. in J. Heredity 37, Nr. 4 (1946). — 9. NEVSKI, A.: *Agropyrum-Eremopyrum* in: Herbarium Florae Asiae Mediae Fasc. XXII. (1934) u. Acta Inst. Bot. Ac. Sc. URSS ser. I fasc. 2 (1936). — *10. PATHAK, G. N.: Studies in the cytology of cereals. Genetics 39, 437—467 (1940). — 11. PILGER, R.: *Additamenta agrostologica*. Bot. Jahrb. 74, 1—27 (1943). — *12. SEARS, E. R.: Amphidiploids in the Seven-Chromosome *Triticinae*. Missouri Agr. Exp. Sta. Bull. No. 336, 46 S. (1941). — *13. SEARS, E. R.: Chromosome pairing and fertility in hybrids and amphidiploids in the *Triticinae* ibid. No. 337, 19 S. (1941). — 14. SENJANINOVA-KORCZAGINA, M.: Karyo-systematische Untersuchungen an der Gattung *Aegilops*. Bull. Appl. Bot. Ser. 2. No. 1, 1—90 (1932). — 15. ZHUKOVSKY, P. M.: A critical-systematical survey of the species of the genus *Aegilops* L. Bull. Appl. Bot. 18, No. 1, 417—609 (1927/28).

(Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung der Universität Halle-Wittenberg.)

Inzucht als genetisches Problem und Methode der Züchtung¹.

Von HERMANN KUCKUCK, Münchenberg.

Mit 2 Textabbildungen.

Die Frage der Methodik in der Züchtung fremdbefruchtender Arten hat in den letzten Jahren eine steigende Beachtung erfahren. Wir müssen uns bei ihrer Züchtung darüber im Klaren sein, daß bei der Anwendung der Individualauslese mit Prüfung der Nachkommenschaft im wesentlichen nur der Erbwert der Mutter durch die Selektion erfaßt wird, während der Erbwert des Vaters eine mehr oder weniger unbekannte Größe ist. Er wird dargestellt durch ein Pollengemisch verschiedener genetischer Konstitution,

¹ Nach einem Vortrag im genetisch-züchterischen Colloquium des Institutes bearbeitet.

so daß nie mit Sicherheit angegeben werden kann, mit welchem Pollen eine zur Weiterzucht bestimmte Einzelpflanze oder bestimmter Stamm bestäubt worden ist. Es sind daher von der züchterischen Praxis in den letzten Jahren in steigendem Maße Methoden entwickelt worden, die eine Regulierung der Fremdbefruchtung zum Ziel haben, derart, daß die Herkunft des Pollens bekannt ist oder daß der Pollen unerwünschter Genotypen von der Befruchtung ausgeschaltet wird. Als wirksames Mittel hierzu dienen einmal die verschiedenen Formen der Isolierung und zwar der räumlichen Isolierung, indem Zuchtstämme