

- (Lond.) 181, 1743–1744 (1958). — 10. SCHMALZ, H.: Der Einfluß von Gibberellin auf eine „knotenlose“ Sommergersten-Mutante. *Der Züchter* 30, 81–83 (1960). — 11. SCHMALZ, H.: Der Einfluß von Gibberellinsäure auf Wachstum, Entwicklung, Morphologie und Fertilität bei Winter- und Sommerweizen und Sommergerste. In R. KNAPP (Herausg.): *Eigenschaften und Wirkungen der Gibberelline* (S. 180–190). Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer-Verlag 1962. — 12. SCHMALZ, H., and D. METTIN: The action of gibberellic acid on the fertility of barley. 1962 *Barley Newsletter* 6, 95 (1963). — 13. SCHUSTER, W.: Untersuchungen über künstlich induzierte Pollensterilität bei Sonnenblumen (*Helianthus annuus* L.). *Z. f. Pflanzenzüchtung* 46, 389–404 (1961). — 14. WITTWER, S. H., and M. J. BUKOVAC: Gibberellins and higher plants: X. Field observations with certain vegetable crops. *Mich. Agr. Exp. Sta. Quart. Bull.* 40, 352–364 (1957). — 15. YERMANOS, D. M., and P. F. KNOWLES: Effects of gibberellic acid treatment on safflower. *Agronomy Journal* 52, 596–598 (1960).

Aus dem Institut für Kulturpflanzenforschung der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Gatersleben, Kr. Aschersleben

Zweiblütige Ährchen und andere Veränderungen der Infloreszenz bei induzierten Gerstenmutanten*

Von F. SCHOLZ und CHR. O. LEHMANN

Mit 5 Abbildungen

Das Gaterslebener Sortiment induzierter Mutanten der Kulturgerste, *Hordeum vulgare* L. s. l., umfaßt gegenwärtig rund tausend Linien. Die Mutanten wurden induziert und ausgelesen nach Behandlung von Samen verschiedener Sommer- und Wintergerstensorten mit Röntgenstrahlen oder Äthylmethansulfonat.

Den größten Anteil machen die morphologischen Mutanten aus. Da gerade die Infloreszenzen viele leicht erkennbare Merkmale aufweisen, sind unter den morphologischen Mutanten besonders zahlreich die Formen mit Veränderungen an der Ähre und den Blütenorganen. In taxonomischer Hinsicht sind in erster Linie diese Mutanten von Interesse, da die Taxonomie nicht nur der Gerste, sondern aller Gramineen sich überwiegend auf die Merkmale der Infloreszenzen gründet (vgl. PILGER 1954).

Die Gattung *Hordeum* ist durch einblütige Ährchen charakterisiert. Im Laufe unserer Mutationsversuche wurde aber auch eine Mutante mit zweiblütigen Ährchen aufgefunden, deren sekundäre Blütchen zum Teil fertil sind. Dieser Fall schien für die Gerste erstmalig gefunden zu sein, und das Merkmal greift offenbar über den Variationsbereich der gesamten Gattung *Hordeum* hinaus auf andere Gattungen des Tribus Triticeae (Hordeae) mit mehrblütigen Ährchen. Die betreffende Mutante ist daher von besonderem Interesse und soll hier ausführlicher beschrieben werden. Da sich unter unseren Gerstenmutanten nicht nur diese Form mit zweiblütigen Ährchen befindet, sondern auch solche mit anderen zusätzlich ausgebildeten Organen im Bereich der Infloreszenz, werden auch diese Mutanten mit in die Betrachtung einbezogen.

Verzweigte Ähren und zusätzliche Ährchen

Verhältnismäßig häufig kommen bei der Gerste, ähnlich wie beim Weizen, Formen mit verzweigter Ähre vor. MANSFELD (1950) gibt in dem System der Saatgerste sieben Varietäten an, die u. a. durch verzweigte Ähren gekennzeichnet sind. Sie gehören den Convarietäten *hexastichon* (L.) Alef. s. l., *distichon* (L.) Alef. s. l. und *deficiens* (Steud.) Mansf. an und

wurden zum Teil bereits von KÖRNICKE (1882, 1885) beschrieben. Vermutlich sind solche Formen durch spontane Mutation entstanden, denn auch in Mutationsversuchen entstehen ganz entsprechende induzierte, monogen rezessiv bedingte Mutanten relativ oft. In unserem Mutantensortiment befindet sich z. B. eine ganze Reihe solcher zwei- und vielzeiliger Mutanten, die den Varietäten *compositum* Körn. oder *crispum* Körn. zugeordnet werden können (SCHOLZ und LEHMANN 1958–1962).

Das Merkmal 'Ähre verzweigt' besteht im wesentlichen darin, daß die Ährenspindel verzweigt ist. Die Seitenzweige können sehr kurz oder auch länger sein und bestehen dann aus etwa drei bis zehn Spindelgliedern. Außerdem finden sich aber stets zusätzliche Mittel- und Seitenährchen in geringerer oder größerer Anzahl („Verdopplung“ oder „Vervielfachung“ von Ährchen). Sie sind zum Teil fertil. Ein Beispiel für Formen mit langen Seitenzweigen ist Mut. 3167 (Abb. 1) (STUBBE und BANDLOW 1947, SCHOLZ und LEHMANN 1961, S. 267).

Häufiger aber sind Formen, die nur kurze Seitenzweige (ein bis drei Spindelglieder) und zusätzliche Ährchen zeigen. Diese Ährchen können auf verschiedene Weise entstehen: Eine oder beide Hüllspelzen eines Ährchens sind zu einem meist kleinen und sterilen; manchmal aber auch fertilen, zusätzlichen Ährchen umgebildet, oder die Ausbildung des zusätzlichen Ährchens ist das Ergebnis einer nur ange deuteten, nicht voll manifestierten Spindelverzweigung. Es ist möglich, die zusätzliche Ausbildung vollständiger Ährchen als Verzweigungstendenz zu deuten. Daher haben wir Mutanten, bei denen dieses Merkmal stark ausgeprägt ist (bei einer bestimmten Mutante etwa die Hälfte aller Mittel- und Seitenährchen „verdoppelt“ oder „vervielfacht“), ebenfalls den Varietäten *compositum* oder *crispum* zugeordnet, z. B. Mut. 2201 oder Mut. 825 (Abb. 2) (SCHOLZ und LEHMANN 1958, S. 157, bzw. 1959, S. 247). Bei weiteren Mutanten, die zum Teil wegen anderer Merkmale ausgelesen wurden (wie 'Zu Einhalmigkeit neigend'), sind nur relativ wenige zusätzliche Ährchen ausgebildet, z. B. bei Mut. 3907 oder Mut. 4006 (SCHOLZ und LEHMANN 1961, S. 248 f.). — Die Mutanten sind monogen rezessiv bedingt (Tab. 1).

* Herrn Prof. Dr. Dr. h.c. G. BECKER zum 60. Geburtstag gewidmet.



Abb. 1. Ähre der Mut. 3167 mit verzweigter Ährenspindel und zusätzlichen Ährchen. Die Seitenzweige sind lang und setzen sich aus zwei bis zehn Spindelgliedern zusammen.

Ähnliche spontane oder induzierte Mutanten mit verzweigten oder zur Verzweigung neigenden Ähren wurden wiederholt von anderen Autoren beschrieben (z. B. MARTINI und HARLAN 1942, HOFFMANN 1952, LAWRENCE 1955, MOES 1958/59 und WALKER et al. 1958, 1963) und zum Teil irreführend als 'multiflorous' bezeichnet. — Eine Übersicht über ältere Beschreibungen verzweigter Gerstenähren findet man bei PENZIG (1922); sie reicht bis ins 16. Jahrhundert zurück.

An diese Gruppe von aberranten Formen läßt sich eine Mutante anschließen, bei der zusätzliche Ährchen-, „Triplets“ ausgebildet sind. Es ist die zweizeilige Mut. 4227, die bereits früher beschrieben



Abb. 2. Ähre der Mut. 825 mit „verdoppelten“ oder „vervielfachten“ Mittel- und Seitenährchen.

wurde (SCHOLZ und LEHMANN 1961, S. 264). Vor den Hüllspelzen der fertilen Mittelährchen sind, mit Ausnahme des basalen Viertels der Ähre, zusätzlich drei oder auch nur zwei, stets sterile Ährchen ausgebildet. Sie sind klein und in den meisten Fällen, ähnlich den Seitenährchen, gestielt und häufig zu den Seitenährchen hin verschoben.

Zusätzliche Hüllspelzen

Eine weitere, bisher nicht beschriebene vielzeilige Mutante aus unserem Sortiment ist dadurch gekennzeichnet, daß bei einem großen Teil der Mittelährchen vor der Vorspelze, also der Spindel zugewandt, eine dritte Hüllspelze ausgebildet ist. Gelegentlich finden sich sogar zwei zusätzliche Hüllspelzen, die verwachsen sein können. Die Basalborste ist normal ausgebildet. Die zusätzlichen Hüllspelzen treten nur an den Mittelährchen auf, und zwar bevorzugt in der apikalen Ährenhälfte. Die betreffende Linie, Mut. 1415, geht auf eine M_2 -Pflanze zurück, die 1961 nach Röntgenbestrahlung der vielzeiligen Wintergerstensorte 'Rekord' ('Ora') ausgelesen wurde (Abb. 3). — Zusätzliche Hüllspelzen vor der Vorspelze der Mit-

Tabelle 1. F_2 -Spaltungen von Kreuzungen zwischen Mutanten und ihren Ausgangssorten.

Mutante	Merkmal	F_2 -Spaltung		Übereinstimmung mit 3:1	
		normal	mutiert	χ^2	P
Mut. 3167	'Ähre verzweigt'	260	94	0,45	0,50
Mut. 2201	'Ähre verzweigt'	130	46	0,12	0,74
Mut. 825	'Ähre verzweigt'	126	46	0,28	0,60
Mut. 3907	'Zusätzliche Ährchen'	217	55	3,31	0,07
Mut. 4006	'Zu Einhalmigkeit neigend, zusätzliche Ährchen'	205	57	1,47	0,22
Mut. 4227	'Zusätzliches Ährchen-Triplet'	242	71	0,89	0,34
Mut. 1326	'Ährchen zweiblütig'	334	114	0,048	0,82

telährchen treten auch bei der obengenannten Mut. 825 ('Ähre verzweigt') auf.

Unserer Mut. 1415 ähnlich ist eine anscheinend spontane Mutante, die von WALKER et al. (1958, 1963) beschrieben und genetisch untersucht wurde. Das monogen rezessiv bedingte Merkmal wird von ihnen 'Third inner glume' (Gensymbol *tg*) genannt.

Deutlich verschieden davon ist dagegen das schon von IVANOVA (1937) so benannte Merkmal 'Third outer glume' (*trd*), von GUSTAFSSON (1947) 'bracteatum' genannt (vgl. SMITH 1951 und NILAN 1964). Nicht an der Vorspelze, sondern vor den Hüllspelzen des

Mittelährchens zwei- und vielzeiliger Formen, also nach außen hin, ist eine dritte „Hüllspelze“ angelegt. Sie ist eigentlich ein Tragblatt, das an der Ährenbasis breit ist und mehrere Zentimeter lang sein kann und das gesamte Ährchen umschließt. Nach oben hin in der Ähre nimmt die Größe des Tragblattes ab, bis es schließlich einer grannenlosen oder grannenspitzen Hüllspelze ähnelt; im apikalen Teil der Ähre kann es ganz fehlen. Eine vielzeilige Form mit diesem Merkmal wurde bereits in Afghanistan gefunden (VAVILOV und BUKINICH 1929) und als var. *afghanicum* Vav. beschrieben. Inwieweit die „Ähren mit Tragblatt“ von KÖRNICKE (1885) hierzu gehören, läßt sich aus seiner Beschreibung nicht mit Sicherheit entnehmen.

Zweiblütige Ährchen (zusätzliche Blütchen)

Die einleitend erwähnte Mutante mit zweiblütigen Ährchen, deren sekundäre Blütchen fertil sein können, ist Mut. 1326. Sie wurde 1958 aus der M_2 -Generation der vielzeiligen Wintergerstensorte 'Rekord' ausgelesen.

Nahezu alle Mittel- und Seitenährchen einer Ähre dieser vielzeiligen Mutante sind zweiblütig, d. h. sie entwickeln ein zusätzliches Blütchen. Die Basalborste des primären Blütchens ist bis auf ein sehr kurzes „Stielchen“ reduziert. Es trägt ein vollständiges, sekundäres Blütchen, das aus Deck- und Vorspelze mit Basalborste besteht. Die Deckspelze kann unbeschnitten sein, in den meisten Fällen endet sie je-

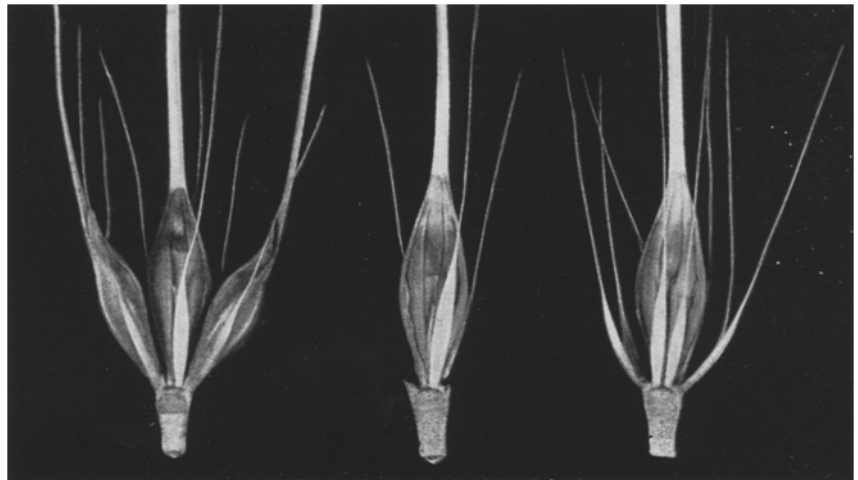


Abb. 3. Ährchen der Mut. 1415 mit zusätzlichen Hüllspelzen vor der Vorspelze des Mittelährchens; links vollständiges Triplet.

doch in einer mehr oder weniger langen Granne (bis zu $\frac{3}{4}$ der Grannenlänge des primären Blütchens). Die Granne ist gerade oder gewellt und gelegentlich gespalten. In seltenen Fällen ist die Basalborste des primären Blütchens, vorwiegend des Mittelährchens, nicht in ein vollständiges sekundäres Blütchen umgebildet, sondern in ein deckspelzenartiges oder ein grannenartiges Gebilde. Die primären Blütchen der Ährchen sind normal ausgebildet und fertil. Die sekundären Blütchen sind überwiegend steril, aber häufig auch fertil und bilden dann ein nahezu normal großes Korn aus. Es wurden bis zu dreizehn Körner aus fertilen sekundären Blütchen in einer Ähre gezählt, aber immer nur bei Seitenährchen. Bei Mittelährchen wurden nie fertile sekundäre Blütchen gefunden (Abb. 4 und 5). — Das Merkmal wird monogen rezessiv vererbt (Tab. 1).

Eine weitere Form, Mut. 1399, ebenfalls röntgen-induziert und 1961 aus der Sorte 'Rekord' ausgelesen, neigt zur Zweiblütigkeit. Nur etwa zehn Prozent aller Ährchen, vorwiegend Seitenährchen, tragen sekundäre Blütchen, die stets steril sind.

Echte Zwei- oder Mehrblütigkeit liegt nur dann vor, wenn ein primäres, ein sekundäres und gegebenenfalls Blütchen höherer Ordnung vorhanden sind. Dieses Merkmal kennzeichnet eine ganze Reihe zwei- und mehrblütiger Gattungen der Gramineen.

Mit diesem Merkmal sollten bestimmte andere, als Monstrositäten zu wertende Veränderungen des Aufbaus der Gersteninfloreszenzen nicht verwechselt

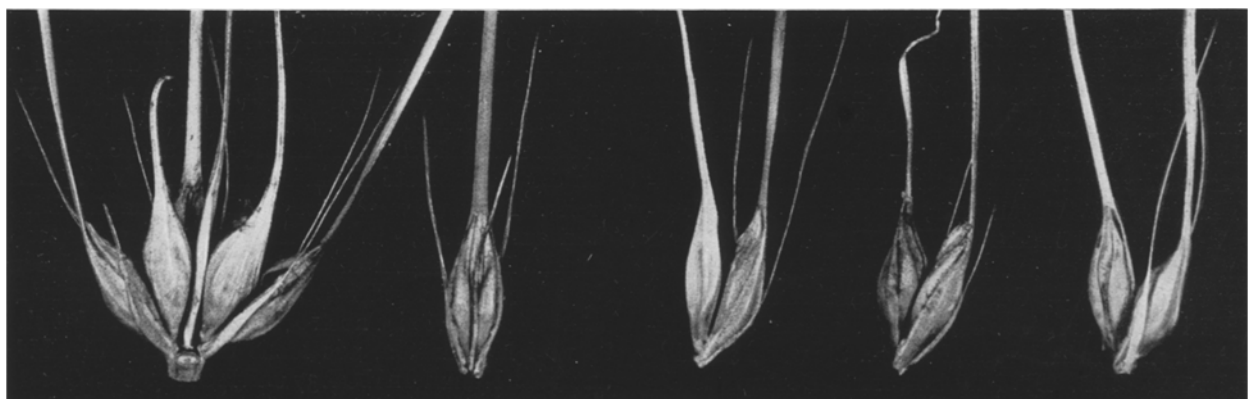


Abb. 4. Ährchen der Mut. 1326; von links nach rechts: vollständiges Triplet mit zwei fertilen sekundären Blütchen an den Seitenährchen, fertiles Mittelährchen mit grannenartig umgebildeter Basalborste, Seitenährchen mit sterilen sekundären Blütchen, zwei Seitenährchen mit fertilen sekundären Blütchen.

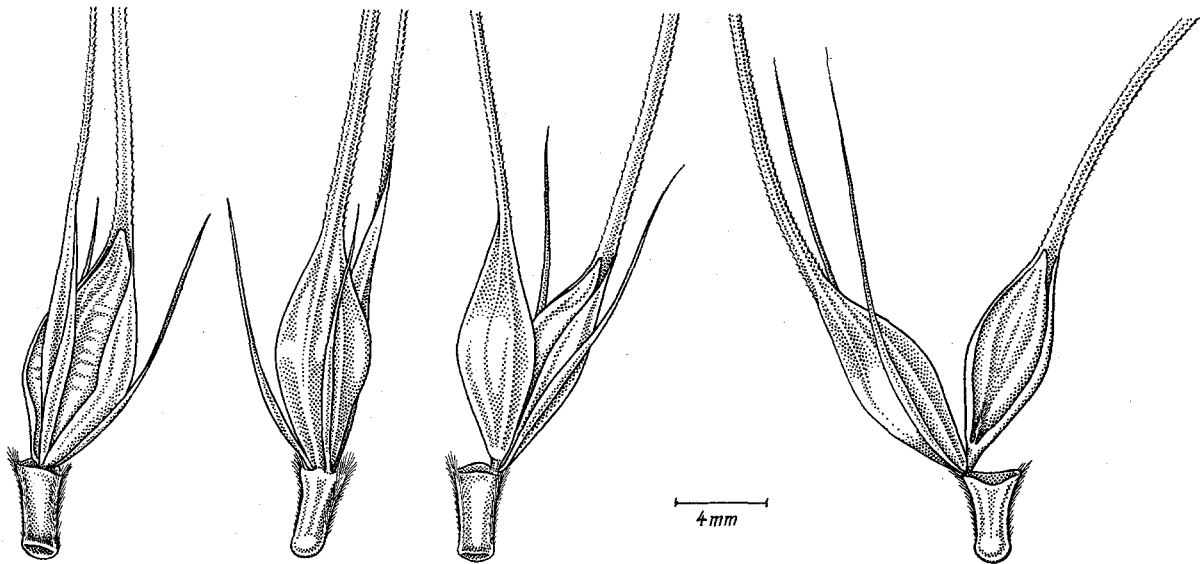


Abb. 5a. Ährchen der Mut. 1326; links Mittellährchen mit sterilem sekundären Blüten, rechts Seitenährchen mit fertilem sekundären Blüten (ganz rechts auseinandergezogen), jeweils Vorder- und Rückseite.

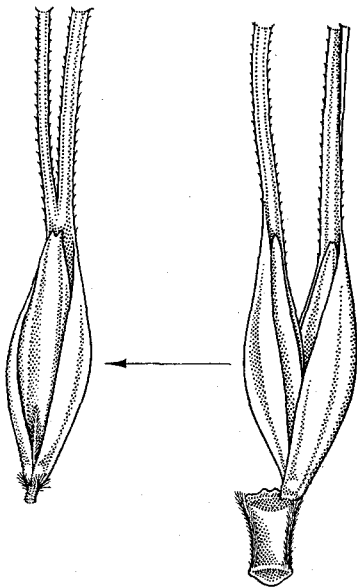


Abb. 5b. Seitenährchen der Mut. 1326 mit fertilem sekundären Blüten; links sekundäres Blüten mit gespaltener Deckspelzengranne.

werden. Es wurde bereits erwähnt, daß in der englischsprachigen Literatur vielfach der inkorrekte Begriff 'multiflorous' für verzweigte oder zur Verzweigung neigende Formen verwendet wird. Es handelt sich hier jedoch nicht um vielblütige Ähren, sondern um solche, die zusätzliche Ährchen zeigen. — Ein ungewöhnliches Merkmal wurde von HARLAN (1957) beschrieben. Bei einer vielzeiligen Form waren die Hüllspelzen des Mittellährchens in fertile Blüten (ohne Hüllspelzen) umgebildet, so daß eine sozusagen zehnzeilige Gerste entstand. — Gelegentlich findet man bei der Gerste vereinzelt auftretende, modifikativ bedingte Zwillingkörner, die auch separate Vorspelzen haben können. In der älteren botanischen Literatur sind solche Fälle beschrieben, z. B. von KRAUS (1894). — GUSTAFSSON und ÅBERG (1940) beschrieben ein als 'two-flowered' bezeichnetes Merkmal bei einer induzierten Mutante. Sie war zweizeilig und völlig steril. Die lang begrannnte Deckspelze des Mittellährchens war normal und umschloß zwei kleine selbständige Blüten, die aus einer relativ lang be-

grannten Deckspelze und einer kurz (etwa 2 cm) begrannnten Vorspelze bestanden. — In all diesen Fällen liegt aber keine echte Zwei- oder Mehrblütigkeit vor.

Bei unserer Mut. 1326 hatten wir zunächst angenommen, dieses Merkmal sei für die Gerste neu. Soweit wir der Literatur entnehmen, ist der erste Fall dieser Art von VEIDEMAN (1927) berichtet worden. Er fand nach der Kreuzung vielzeiliger mit Fehlgerste durch Umbildung der Basalborsten entstandene, sekundäre Blüten, die offenbar stets steril waren. Er bezeichnete sie als sekundäre Ährchen und deutete diese Erscheinung als atavistische Verzweigung. Der Arbeit ist nicht zu entnehmen, ob die Zweiblütigkeit genetisch fixiert oder nur modifikativ bedingt war. LARIONOW (1929) berichtete VEIDEMANS Auffassung von sekundären Ährchen und zog dessen Befunde zur Unterstützung für seine Deutung der Entstehung der Basalborste heran, „daß die Basalborste der *Hordeum*-Arten, außer einem reduzierten Pediculus, auch noch eine atrophiierte Blüte enthält“. — Später beschrieb NYBOM (1954) eine zweiblütige induzierte Mutante der zweizeiligen Gerste. Die Ähren trugen nur an der Spitze einige fertile und begrannnte Ährchen, die übrigen Ährchen waren steril und unbegrannnt. Sterile sekundäre Blüten fanden sich meist nur in den sterilen Seitenährchen. Zuweilen aber fanden sich auch begrannnte Mittellährchen mit sekundären Blüten, die allerdings ebenfalls stets steril waren.

Eine genauere Untersuchung zweiblütiger Gerste stammt von AUFHAMMER (1931). Bei der aus Australien stammenden vielzeiligen, kurzgrannigen Sommergerstensorte 'Reka' fand er, ebenfalls bevorzugt an den Seitenährchen, Abänderungen und Umbildungen der Basalborste in einer sehr großen Variationsbreite. Teilweise waren vollständige sekundäre Blüten ausgebildet, die in seltenen Fällen sogar fertil waren. Dies scheint die erste Beschreibung eindeutig sekundärer fertiler Blüten bei der Gerste zu sein. Diese Sorte ist noch erhalten und befindet sich in zwei Herkunftsorten, aus Halle und Beltsville, Md., unter den Nummern HOR 37 und HOR 2398 im Gaterslebener Sortiment. Die von AUFHAMMER beschriebenen Basalborstenveränderungen waren zunächst nicht

aufgefallen, konnten aber bei beiden Herkunftsnachgewiesen werden; fertile sekundäre Blütchen scheinen bei diesem Material allerdings außerordentlich selten zu sein.

Eine Form mit „nicht selten“ fertilen sekundären Blütchen wurde von DIDUŠ (1938) gefunden. — Er prüfte im Verlauf von drei Jahren sehr gründlich nahezu $1\frac{1}{2}$ Millionen Pflanzen zweier zweizeiliger Gerstensorten in hoher Vermehrungsstufe und fand insgesamt 360 spontane Mutanten, einschließlich Chlorophyllmutanten; das ist eine Mutantenfrequenz von etwa 0,02 bis 0,03 Prozent. Es waren zu meist Mutanten, wie sie aus experimentellen Mutationsversuchen bekannt sind. Diese wertvolle Publikation hat bisher kaum Beachtung gefunden. — Eine dieser zweizeiligen Mutanten war zweiblütig. Nach der Beschreibung scheint sie, abgesehen von der Zeilenzahl, unserer Mut. 1326 sehr zu ähneln. Ob dieses Material noch erhalten ist, entzieht sich unserer Kenntnis.

Bei einer alten, gut durchforschten Kulturpflanze ist es also, wie schon früher aus ausführlicheren Untersuchungen geschlossen wurde (SCHOLZ und LEHMANN 1962), sehr schwierig, ein wirklich neues morphologisches Merkmal zu finden bzw. durch Mutation zu induzieren!

Bemerkungen zu Fragen der Taxonomie und der Evolution

Die Taxonomie der Gramineen gründet sich überwiegend auf die Merkmale der Infloreszenzen (vgl. PILGER 1954). In letzter Zeit werden allerdings mehr und mehr anatomische und cytogenetische Merkmale einbezogen (STEBBINS 1956, STEBBINS und CRAMPTON 1959, BOWDEN 1960). Ein Beispiel für *Hordeum* ist die taxonomische Bearbeitung der nordamerikanischen Arten dieser Gattung durch COVAS (1949).

Die infraspezifische Gliederung der Getreide jedoch basiert fast ausschließlich auf den morphologischen Merkmalen der genutzten Organe, d. h. der Infloreszenzen. Trotz der starken Reduktion der Blütenorgane zeigen die Infloreszenzen eine Fülle klarer morphologischer Merkmale, die eine rasche Orientierung erlauben. Begründet wurde diese auf der Morphologie der Infloreszenzen beruhende infraspezifische Klassifikation der Getreide durch KÖRNICKE (1885) in seinem klassischen Werk „Die Arten und Varietäten des Getreides“. Seither wurde das System der Kulturgerste wiederholt erweitert (u. a. ORLOV 1936, MANSFELD 1950, GRILLOT 1959).

Eine unbeabsichtigte Besonderheit dieser Gliederungen ist es, daß die zur Klassifikation herangezogenen Merkmale durch einzelne, meist nicht miteinander gekoppelte Gene bedingt sind. Solche Merkmale sind u. a.: die Anzahl fertiler Reihen (Zeilen), Ährendichte, Ähren- bzw. Kornfarbe, Grannenlänge, Grannenbeziehung, Verwachsung der Spelzen mit der Karyopse.

Bei Mutationsversuchen werden, sofern nicht spezielle Selektionstechniken angewendet werden, im allgemeinen solche Mutanten bevorzugt gefunden, die relativ leicht erkennbar sind. Dazu gehören die zahlreichen Mutanten mit Abänderungen im Bereich der Infloreszenz und unter ihnen insbesondere diejenigen mit Abänderungen der zur Klassifikation herangezogenen Merkmale.

Eine weitere große Gruppe morphologischer Mutanten aber läßt sich unter dem Begriff „Monstrositäten“ oder „barley freaks“, wie es H. V. HARLAN nannte, zusammenfassen. Das sind Formen mit Deformationen der vegetativen Organe oder der Ähre. Die meisten der in der Arbeit genannten Mutanten zählen dazu. Die betreffenden Merkmale können bei der Klassifikation vernachlässigt werden; sie traten zwar im Verlauf der Evolution der Kulturgerste wiederholt auf, erlangten aber, was den Kulturwert der Gerste betrifft, keine Bedeutung. Wir haben daher diese Merkmale bei der Klassifikation unseres Mutantensortiments, d. h. bei der Gliederung nach Varietäten, unberücksichtigt gelassen. Die entsprechenden Mutanten wurden derselben Varietät zugeordnet wie die Ausgangssorte (SCHOLZ und LEHMANN 1958–1962).

Das Merkmal 'Ährchen zweiblütig' dagegen kann man nicht ohne weiteres als monströs ansehen. Dieses Merkmal ist für die Klassifikation der Gramineen bedeutsam und, außer in der Gattung *Hordeum*, im Tribus Triticeae sehr verbreitet. Abgesehen von anderen Merkmalen, ist z. B. *Hordeum* durch einblütige, *Secale* durch zweiblütige und *Triticum* durch zwei- bis mehrblütige Ährchen charakterisiert.

Die Mutation zur Zweiblütigkeit ist zweifellos denjenigen, relativ seltenen Mutationen zuzurechnen, die vielfach „Großmutationen“ oder „Makromutationen“ genannt werden. Diese Mutationen führen zu Veränderungen, die nicht mehr im „normalen“, d. h. im gewohnten Variationsbereich liegen und Eigentümlichkeiten bedingen, die charakteristisch für andere Gattungen oder sogar Familien sind. Über diese Frage gibt es zahlreiche Arbeiten, von denen hier nur einige genannt seien: BURGEFF (1941), STUBBE und v. WETTSTEIN (1941), STUBBE (1952, 1959), SCHWANITZ (1959), LUDWIG (1959), SCHMALZ (1962).

Die durch Makromutationen entstehenden Merkmale greifen über den allgemein bekannten Variationsbereich hinaus. Anders ausgedrückt, in den gebräuchlichen Systemen überschneiden sich benachbarte höhere Kategorien in ihrer Variabilität, insbesondere bei den Kulturpflanzen, im Sinne des Gesetzes der homologen Reihen VAVILOVS (1922). Die Überschneidungen betreffen im allgemeinen einzelne Merkmale, aber nicht Merkmalskomplexe. Das bedeutet, daß man unsere zweiblütige Mutante zu *Hordeum vulgare* stellen muß und kaum in Zweifel geraten kann, ob sie nicht etwa einer ganz anderen Gattung zugeordnet werden müßte. Sicherlich haben Makromutationen eine große Bedeutung für die Erweiterung unseres Wissens über die Mechanismen der Evolution. In den meisten Fällen erlauben sie jedoch nicht ohne weiteres Rückschlüsse auf die konkreten Wege der phylogenetischen Entwicklung.

Das Merkmal 'Ährchen zweiblütig' wurde bereits mehrmals beschrieben. Dieses Merkmal muß daher durch spontane Mutation schon häufiger entstanden sein, ohne daß es sich bisher durchgesetzt hat. Daher neigen wir dazu, daß man dieses Merkmal vorläufig nicht für die infraspezifische Gliederung von *Hordeum vulgare* heranziehen sollte. Das Merkmal hat, ebenso wie die oben erwähnten „monströsen“ Merkmale, bisher keine Bedeutung für die Evolution der Kulturgersten erlangt.

Dies bedeutet andererseits nicht, daß das immer so bleiben muß. Bei den Kulturpflanzen haben viele Merkmale, die eigentlich teratologische Bildungen sind, große Bedeutung. Monströse Formen können sich im allgemeinen nicht erhalten und durchsetzen, wenn sie der natürlichen Selektion ausgesetzt sind. Haben sie jedoch bestimmte Vorzüge, vermag sie der Mensch zu selektieren und durch Züchtung weiterzuentwickeln. Zweiblütige Formen der Gerste wurden bisher kaum beachtet und waren der natürlichen Selektion ausgesetzt. Es ist aber denkbar, daß die bisher geringe Fertilität der sekundären Blüten durch Einlagerung des betreffenden Gens in ein anderes idiotypisches Milieu erhöht und stabilisiert werden kann. In diesem Zusammenhang sei nur auf die Beispiele der Stabilisierung variabel manifestierter Merkmale bei *Antirrhinum* von STUBBE (1952, 1959, 1963) hingewiesen. Vorläufig läßt sich zwar nicht absehen, ob eine zweiblütige Gerste, auch eine voll fertile, je einen erhöhten Anbauwert haben wird, da dies von sehr verschiedenartigen Faktoren abhängt. Grundsätzlich bestehen aber diese züchterischen Möglichkeiten, denn „Pflanzenzüchtung ist vom Menschen gelenkte Evolution“ (G. BECKER).

Zusammenfassung

Aus dem Gaterslebener Mutantensortiment der Kulturgerste wird eine Reihe von Formen mit zusätzlich ausgebildeten Organen im Bereich der Infloreszenz beschrieben. Einige Mutanten haben verzweigte oder zur Verzweigung neigende Ähren und bilden zusätzliche Ährchen aus, eine weitere Mutante zeigt eine zusätzliche Hüllspelze vor der Vorspelze des Mittelährchens. Zwei Mutanten haben zweiblütige Ährchen, bei einer davon sind die sekundären Blüten an den Seitenährchen zum Teil fertil. Das Merkmal 'Ährchen zweiblütig' greift über den allgemein bekannten Variationsbereich von *Hordeum* hinaus. Einige damit zusammenhängende Fragen der Taxonomie und der Evolution werden besprochen.

Summary

A number of forms with additional inflorescence organs are described. These forms come from the Gatersleben collection of induced mutants in two-rowed or six-rowed spring and winter barley varieties. As far as they have been tested they behave as monogenic recessives (Table 1).

Some of the mutants have spikes with branched rachises. The lateral branches may be either long, about three to ten internodes (Fig. 1), or rather short, about one to three internodes (Fig. 2). Besides that, additional central and lateral spikelets are formed, which in part are fertile („duplication“ or „multiplication“ of spikelets). The term 'Multiflorous' frequently used for this long known character appears incorrect.

In Mut. 1415, out of a six-rowed winter barley, there is one additional glume (sometimes also a double one) before the palea of the central spikelet, usually in the apical half of the spike only (Fig. 3). This character seems to correspond to the 'Third inner glume' (*tg*) by WALKER et al. (1958, 1963).

Nearly all the central and lateral spikelets of Mut. 1326 which likewise originated from a six-rowed

winter barley are two-flowered. The rachilla of the primary floret is reduced to a very short „pedicel“, which bears a secondary floret consisting of lemma and palea with rachilla. Some of the secondary florets are fertile and form kernels of nearly normal size, however, always in lateral spikelets only. Up to thirteen secondary kernels in one spike were observed. Sometimes, the primary rachillae are transformed into lemma- or awn-like structures (Figs. 4 and 5). — In another mutant, only about ten percent of all spikelets are two-flowered, the secondary florets always being sterile.

The character 'Spikelets two-flowered' is beyond the generally known variation spectrum of the genus *Hordeum* and hitherto appeared to be unknown for barley but marks other genera of the Gramineae. However, truly two-flowered spikelets in barley have been actually reported but the reports did not receive any attention. VEIDEMAN (1927) and NYBOM (1954) described two-flowered spikelets with sterile secondary florets. AUFHAMMER (1931) found diverse transformations of the rachilla, in rare cases even fertile secondary florets, in the Australian variety 'Reka'. DIDUŠ (1938) selected 360 spontaneous mutants out of about one and a half million plants and found among them a two-flowered form, which is two-rowed but otherwise seemed quite similar to our Mut. 1326. — In some other cases cited, no truly two-flowered or multi-flowered spikelets exist.

Some aspects of the taxonomy and evolution of the mutant forms are discussed. Many morphological mutants, including most of those mentioned in this paper, may be considered as "monsters" or "freaks". However, in the course of evolution, the mutant characters reached no agricultural importance and may, therefore, be neglected in classification. This was valid until now for the character 'Spikelets two-flowered', even though it is not to be considered as a monster character.

Literatur

1. AUFHAMMER, G.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Basalborste bei *Hordeum polystichum*. Pflanzenbau 7, 231–237 (1931). — 2. BOWDEN, W. M.: An experimental taxonomist examines the classification of grasses. Revue Canad. Biol. 19, 279–292 (1960). — 3. BURGEFF, H.: Progressive Mutationen bei der Lebermoos-Gattung *Marchantia*. Biol. Zentralbl. 61, 337–360 (1941). — 4. COVAS, G.: Taxonomic observations on the North American species of *Hordeum*. Madroño 10, 1–21 (1949). — 5. DIDUŠ, V. I.: Spontane Mutationen in „reinen Linien“ als eine Quelle neuer Sorten von selbstbefruchtenden Pflanzen (russisch). Selekcija i Semenov. 8, fasc. 5, 30–34 (1938). — 6. GRILLOT, G.: La classification des orges cultivées (*Hordeum sativum* Jessen) et nouvelles variétés d'orge. Ann. Inst. Nat. Rech. Agron. (Paris), Sér. B, Ann. Amél. Plant. 9, 445–552 (1959). — 7. GUSTAFSSON, Å.: Mutations in agricultural plants. Hereditas 33, 1–100 (1947). — 8. GUSTAFSSON, Å., and E. ÅBERG: Two extreme X-ray mutations of morphological interest. Hereditas 26, 257–261 (1940). — 9. HARLAN, H. V.: One Man's Life With Barley. New York 1957. — 10. HOFFMANN, W.: Ergebnisse der Mutationszüchtung. In: Vorträge über Pflanzenzüchtung 1951, herausg. vom Land- und Forstwirtschaftl. Forschungsrat e. V. Bonn, 36–53 (1952). — 11. IVANOVA, K. V.: A new character in barley, „third outer glume“. Its inheritance and linkage with colour of the flowering glumes (Russian with English summary). Trudy prikl. Bot. Sel. (Bull. Appl. Bot. Pl. Breed.) 7, 339–353 (1937). — 12. KÖRNICKE, F.: Monographie der Saatgerste. Z. f. d. gesamte Brauwesen 5 (1882). — 13. KÖRNICKE, F.: Die Arten und Varietäten

- des Getreides. In: F. KÖRNICKE und H. WERNER (Herausg.), Handb. d. Getreidebaues, Bd. 1. Berlin 1885. — 14. KÖRNICKE, F.: Die hauptsächlichsten Formen der Saatgerste. Bonn 1895. — 15. KRAUS, C.: Zweifruchtige Ährchen bei der zweizeiligen Gerste. Botan. Centralbl. 59, 129–130 (1894). — 16. LARIONOW, D.: Zur Frage über den phylogenetischen Zusammenhang zwischen zweizeiliger und vielzeiliger Gerste (*Hordeum sat. distichum* L. und *H. v. polystichum* Döll.). Angew. Bot. 11, 274–285 (1929). — 17. LAWRENCE, T.: The production of mutations by the irradiation of Montcalm barley. Canad. J. Bot. 33, 515–530 (1955). — 18. LUDWIG, W.: Die Selektionstheorie. In: G. HEBERER (Herausg.), Die Evolution der Organismen, 2. Aufl., 662–712. Stuttgart 1959. — 19. MANSFELD, R.: Das morphologische System der Saatgerste, *Hordeum vulgare* L. s. l. Der Züchter 20, 8–24 (1950). — 20. MARTINI, M. L., and H. V. HARLAN: Barley freaks. J. Heredity 33, 338–343 (1942). — 21. MOËS, A.: Les mutations induites par les rayons X chez l'orge distique. Bull. Inst. Agron. et Stat. Rech. Gembloux 26, 335–361; 27, 167–219 (1958/59). — 22. NILAN, R. A.: The Cytology and Genetics of Barley 1951–1962. Monographic Supplement No. 3, Research Studies Washington State University Vol. 32, No. 1, Pullman, Wash., 1964. — 23. NYBOM, N.: Mutation types in barley. Acta Agric. Scand. 4, 430–456 (1954). — 24. ORLOV, A. A.: *Hordeum*. In: Flora of Cultivated Plants USSR, vol. 2, 97–332 (russisch). Leningrad 1936. — 25. PENZIG, O.: Pflanzen-Teratologie, Bd. 3, 2. Aufl., S. 470–473. Berlin 1922. — 26. PILGER, R.: Das System der Gramineae unter Ausschluss der Bambusoideae. Botan. Jahrb. 76, 281–384 (1954). — 27. SCHMALZ, H.: Makromutationen bei Sommergerste und Sommerweizen. Der Züchter 32, 133–146 (1962). — 28. SCHOLZ, F., und CHR. O. LEHMANN: Die Gaterslebener Mutanten der Saatgerste in Beziehung zur Formenmannigfaltigkeit der Art *Hordeum vulgare* L. s. l. I, II, III, IV. Kulturpflanze 6, 123–166 (1958); 7, 218 bis 255 (1959); 9, 230–272 (1961); 10, 312–334 (1962). — 29. SCHWANITZ, F.: Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen. In: G. HEBERER (Herausg.), Die Evolution der Organismen, 2. Aufl., 425–551. Stuttgart 1959. — 30. SMITH, L.: Cytology and genetics of barley. Botan. Rev. 17, 1–51, 133–202, 285–355 (1951). — 31. STEBBINS, G. L.: Cytogenetics and evolution of the grass family. Amer. J. Bot. 43, 890–905 (1956). — 32. STEBBINS, G. L., and B. CRAMPTON: A suggested classification of grass genera of North America based on modern criteria. Proc. Intern. Botan. Congr. Montreal 2, 378–379 (1959). — 33. STUBBE, H.: Über einige theoretische und praktische Fragen der Mutationsforschung. Abhandl. Sächs. Akad. Wiss. Leipzig, math.-naturwiss. Kl., 47, Heft 1, 23 + XI S. Berlin 1952. — 34. STUBBE, H.: Considerations on the genetical and evolutionary aspects of some mutants of *Hordeum*, *Glycine*, *Lycopersicon* and *Antirrhinum*. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24, 31–40 (1959). — 35. STUBBE, H.: Über die Stabilisierung des sich variabel manifestierenden Merkmals „Polycotylie“ von *Antirrhinum majus* L. Kulturpflanze 11, 250–263 (1963). — 36. STUBBE, H., und G. BANDLOW: Mutationsversuche an Kulturpflanzen. I. Röntgenbestrahlungen von Winter- und Sommergersten. Der Züchter 17/18, 365–374 (1947). — 37. STUBBE, H., und F. VON WERTSTEIN: Über die Bedeutung von Klein- und Großmutationen in der Evolution. Biol. Zentralbl. 61, 265–297 (1941). — 38. VAVILOV, N. I.: The law of homologous series in variation. J. Genet. 12, 47–89 (1922). — 39. VAVILOV, N. I., und D. D. BUKINICH: Agricultural Afghanistan. Leningrad 1929. Neudruck in: VAVILOV, N. I., Izbrannye Trudy (Ausgewählte Werke), vol. 1 (russisch). Moskva/Leningrad 1959. — 40. VEIDEMAN, M. G.: A contribution to the genetics and the morphology of barley. On the genetic nature of the lateral spikelets of barley (Russian with English summary). Trudy prikl. Bot. Sel. (Bull. Appl. Bot. Pl. Breed.) 17, fasc. 2, 3–70 (1927). — 41. WALKER, G. W. R., J. DIETRICH, R. MILLER and K. KASHA: Recent barley mutants and their linkages. II. Genetic data for further mutants. Canad. J. Genet. Cytol. 5, 200–219 (1963). — 42. WALKER, G. W. R., K. KASHA and R. A. MILLER: Recombination studies in barley. Proc. Genet. Soc. Canada 3, 41–43 (1958).