

DIE ÜBERGANGSFORMEN VOM WILDHAFER-TYPUS (AVENAE AGRESTES) ZUM SAATHAFER-TYPUS (AVENAE SATIVAE)

von

A. THELLUNG (Zürich).

Zur Klarstellung der uns beschäftigenden Probleme sei zunächst eine kurze historische Übersicht über die Systematik der *Avena*-Arten der Untergattung *Crithe* Rouy¹⁾ (= sect. *Euavena* Griseb. 1844) gegeben. Linné und seine Zeitgenossen und unmittelbaren Nachfolger führten in ihren Werken die uns hier interessierenden Wildhafer-Arten (*A. barbata* Pott, *A. fatua* L., *A. sterilis* L.) und Saathafer-Arten (*A. strigosa* Schreb., *A. brevis* Roth, *A. sativa* L., *A. orientalis* Schreb., *A. nuda* L., *A. byzantina* C. Koch) in bunter Reihe durcheinander auf, ohne sich über phylogenetische Beziehungen bezw. nähere Verwandtschaft zwischen einzelnen dieser Sippen Rechenschaft zu geben. Im Jahre 1854 unternahmen die französischen Botaniker Cosson und Durieu de Maisonneuve²⁾ den ersten Versuch einer natürlichen Gruppierung der genannten Arten, indem sie sie auf 2 Subsektionen ihrer Sektion *Avenatypus* (= subgen. *Crithe*) verteilten; als Einteilungsprinzip dienten dabei die Gliederung der Blüten auf der Ährchenachse und die damit zusammenhängende schiefe bezw. wagrechte Insertion des Blütengrundes:

Subsect. I. Sativae (= Saathafer-Arten): Blüten auf der Ährchenspindel nicht oder nur ganz undeutlich ge-

¹⁾ Fl. France XIV (1913) p. 121.

²⁾ Bull. Soc. bot. France I (1854) pp. 11—17.

gliedert, bei der Reife nur durch gewaltsamen Querbruch der Achse (beim Dreschen) sich ablösend, die Bruchfläche (an der Stelle einer rudimentären Gliederung) ziemlich klein, fast wagrecht, mit unregelmässig gezackten Rändern; Blüten kahl, öfter hellfarbig; Grannen oft verkümmert bis fehlend;

Subsect. II. Agrestes (= Wildhafer-Arten): Blüten (mindestens die unterste eines jeden Ährchens) auf der Achse deutlich gegliedert, bei der Reife sich leicht freiwillig ablösend, mit grösserer, schief gestellter, schalenförmig vertiefter, glatt und wulstig umrandeter Abgliederungsfläche; Blüten meist rauhhaarig, öfter dunkel gefärbt; Grannen kräftig, gekniet und im untern Teil korkzieherartig gedreht.

Damit war eine praktisch-klassifikatorische Einteilung der Untergattung *Crithe* gegeben, nach der sich die bekannten und allenfalls noch neu zu entdeckenden Vertreter leicht in 2¹⁾ Abteilungen bringen liessen, und die mithin den Ansprüchen der ältern, rein klassifikatorisch orientierten Systematik genügte, umso mehr, da die beiden Gruppen auch vom biologisch-okonomischen Gesichtspunkt verschieden sind: die *Sativae* mit ihren festsitzenden Blüten eignen sich als Getreidearten, die *Agrestes* mit ihren leicht freiwillig ausfallenden Blüten sind (teilweise schwer zu bekämpfende) Unkräuter. Gleichwohl muss vom Standpunkte einer natürlichen, die mutmassliche Phylogenie zum Ausdruck bringenden Systematik diese Einteilung, die bis in die neueste Zeit sich der Anerkennung der Systematiker und Floristen erfreut hat, als verfehlt bezeichnet werden. Schon vom Gesichtspunkte des morphologischen Vergleiches erhoben sich notwendig Bedenken gegen diese

¹⁾ Auf die weitere Einteilung der Cosson-Durieu'schen Subsektion *Agrestes* in die beiden Gruppen *Biformes* und *Conformes* soll hier nicht eingetreten werden; vrgl. darüber meine früheren Arbeiten 1911 pp. 295, 312; 1918 p. 451/2.

Gruppierung. Mehr und mehr fiel auf, dass die 3 Hauptarten der Sativae (*A. strigosa*, *A. sativa* und *A. byzantina*), die nach jener Auffassung unter einander zunächst verwandt sein sollten und sogar von vielen Systematikern zu einer einzigen Art vereinigt wurden, sich auch beim Studium eines reichen Materials in ihren trennenden Merkmalen merkwürdig konstant und (trotz der gleichmässigen Kulturbedingungen und des gelegentlich gemischten Auftretens) scharf geschieden erweisen¹⁾), während anderseits immer mehr Zwischenformen von den einzelnen Saathafer-Arten gegen ganz bestimmte Wildhafer-Formen bekannt wurden. So kennen wir heute eine ganze Stufenleiter von Formen, die die beiden auf den ersten Blick so stark verschiedenen erscheinenden Sippen *A. fatua* und *A. sativa* lückenlos verbinden²⁾), so dass eine spezifische Scheidung undurchführbar wird. Über den Wert und die Bedeutung dieser Übergangsformen wird noch zu reden sein; will man sie als Bastarde auffassen, so spricht doch ihre völlige Fruchtbarkeit dafür, dass die Stammarten nicht spezifisch verschieden sind, und es bleibt mindestens höchst merkwürdig, dass sich *A. sativa* in Haferäckern immer nur mit der nach der alten Auffassung von ihr spezifisch verschiedenen (sogar einer andern Subsection angehörigen) *A. fatua* kreuzen soll, nie aber mit der bei oberflächlich-morphologischer Betrachtung ihr sehr ähnlichen, nach der früheren Theorie ihr zunächst verwandten *A. strigosa*, die von man-

¹⁾ Vereinzelt vorkommende Übergangsformen von *A. sativa* und *A. byzantina* können leicht auf Bastardierung zurückgeführt werden; zwischen *A. strigosa* und *A. sativa* fehlen dagegen Zwischenformen völlig, nach E. v. Tschermak und nach Shegaloff (1920) gelingt nicht einmal künstliche Kreuzung.

²⁾ Nach v. Tschermak (bei Zade 1912 p. 75 und Tschermak 1914) treten zuweilen an sonst normalen Pflanzen von *Avena sativa* durch eine Art von Knospenmutation (im Sinne eines Rückschlages) einzelne Blüten vom *fatua*-Typus auf, deren Früchte diese Eigenschaften auf die Nachkommen vererben.

chen Forschern geradezu als ihre wilde Stammform betrachtet wurde. Es ist das Verdienst des deutschen Botanikers C. Haussknecht, vom Jahre 1885 an in einer Reihe von Mitteilungen¹⁾ auf die nahen verwandschaftlichen Beziehungen zwischen *A. sativa* und *A. fatua*, welch letztere wir heute unbedenklich als die eigentliche wilde Stammform der erstern betrachten, nachdrücklich hingewiesen und damit auch die Unhaltbarkeit der Gruppen *Sativae* und *Agrestes* vom Standpunkte einer natürlichen Systematik dargetan zu haben, umso mehr, als es Haussknecht gelang, als erster Forscher auch bei anderen Wildhafer-Arten Übergänge zum *Sativa*-Typus festzustellen. Nachdem der algerische Kulturpflanzen-Forscher Trabut in den Jahren 1909 bis 1911²⁾ gleichfalls auf die polyphyletische Entstehung der „*Sativae*“ hingewiesen und namentlich als erster die Kulturrasse der *A. sterilis* (*A. byzantina*, von Trabut als *A. algeriensis* bezeichnet) scharf von *A. sativa* im engern Sinne (der Kulturrasse von *A. fatua*) unterschieden hatte, habe ich selbst 1911³⁾ auf Grundlage der Haussknecht'schen Prinzipien ein vollständiges System der Kulturhafer-Arten und der zuge-

¹⁾ Haussknecht, C. Über die Abstammung des Saathabers. Mitteil. d. geogr. Gesellsch. (Thür.) Jena III (1885) pp. 231—242 mit Tafel; Mitteil. Thür. bot. Ver. N. F. II (1892) pp. 45—48. — Ferner: Mitteil. N. F. VI (1894) pp. 37—45; N. F. XIII/XIV (1899) pp. 43—51.

²⁾ Trabut, L. Contribution à l'étude de l'origine des Avoines cultivées. C. R. Acad. Sc. Paris CXLIX No. 3 (juillet 1909) pp. 227/9; Bull. Soc. bot. France LII. 1909 Sess. extraord. (1910) p. XLIX; Bull. Agric. Algér. Tunis. 16e année (1910) No. 15 pp. 353—63, 4 Textfig.; Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord 2e année No. 10 (nov. 1910) pp. 150—161; IVe Confér. internat. de génétique [Paris 1911] pp. 336—346 (1913).

³⁾ Thelung, A. Über die Abstammung, den systematischen Wert und die Kulturgeschichte der Saathafer-Arten (*Avenae Sativae Cosson*). Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich LVI (1911) pp. 293—350.

hörigen Wildformen unter Berücksichtigung der damals bekannten Übergangsformen aufgestellt.

Später wurden an den Haferarten Bastardierungsversuche¹⁾, serologische²⁾ und zytologische³⁾ Untersuchungen sowie solche über Immunität gegen parasitische Pilze⁴⁾ angestellt. Ich konnte sodann in einer späteren, zusammen-

¹⁾ Tschermak, E. v. Die Verwertung der Bastardierung für phylogenetische Fragen in der Getreidegruppe. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung II (1914) pp. 291—313; ref. Bot. Centralbl. Bd. 128 Nr. 13 (1915) pp. 339—341 und Zeitschr. f. Bot. IX, H. 10/12 (1917) pp. 604—606. — Shegaloff [Zhegalov], C. I. Observations on oat hybrids. Bull. of the All-Russian Congr. of Plant-breeding in Saratov 1920 (russisch; zitiert nach Vavilov 1926 p. 174 Fussn. 3).

²⁾ Zade, A. Serologische Studien an Leguminosen und Gramineen. Abh. Venia legendi, Jena (1914). — Wichtig sind auch des gleichen Verfassers Arbeiten: Der Flughäfer (*Avena fatua*). Inaug.-Diss. Jena (1909). — Der Flughäfer (*Avena fatua*). Arb. d. Deutsch. Landw.-Ges., H. 229 (1912). — Der Hafer. Eine Monographie auf wissenschaftlicher und praktischer Grundlage (Jena, G. Fischer, 1918).

³⁾ Kihara, H. Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitteilung II. Chromosomenzahlen und Verwandtschaftsverhältnisse unter *Avena*-Arten. The Bot. Magaz. [Tokyo] XXXIII, No. 388 (1919) pp. 95—98. — Cytological and genetic studies bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität der Bastarde. Memoirs of the College of Science, Kyoto Imp. University, Ser. B, No. 1, Art (1924), 200 pp., 5 Taf. — Nikolajeva, A. Zur Kenntnis der Chromosomenzahl in der Gattung *Avena*. Zeitschr. für indukt. Abst.-u. Vererbungslehre Bd. 29, H. 3/4 (1922).

⁴⁾ Vavilov, N. Immunity to Infectious Diseases as a Physiological Test in Genetics and Systematics. Journ. of Genetics 1914. — Immunity to Infectious Diseases. Transact. of the Petrovsk Academy (Moscou 1919). — Studies on the origin of cultivated plants (Bull. of Appl. Bot. and Plant-Breeding XVI. 2. [1926]) pp. 174, 176. — Reed, G. Varietal resistance and susceptibility of oats to powdery mildew, crown rusts and smuts. Univ. of Missouri Coll. of Agric. Research. Bull. 37 (1920). — Resultat: *Avena strigosa* und *brevis* (sowie die davon abstammende Nacktform *nudibrevis*) sind meistens immun gegen Brand-, Rost- und Meltaupilze, von denen *A. sativa* und *byzantina* stark befallen werden.

fassenden Arbeit¹⁾ feststellen, dass hinsichtlich der Abstammung der Saathafer-Arten alle Methoden, die dem Systematiker zur deren Ermittlung zu Gebote stehen (Morphologie, Bastardierung, Serologie, Zytologie, Immunitätsforschung und Planzengeographie) übereinstimmend zu dem Resultate führen: Die Gruppe der Sativae (= Sammelart *A. sativa* mancher Autoren) ist keine systematisch-phylogenetische Einheit, sondern sie stellt ein Gemenge aus heterogenen Formen dar, die nur durch Konvergenz gemeinsame äusserliche (biologische) Anpassungsmerkmale von geringem phylogenetischem Alter in der Kultur angenommen haben. Agrestes (Wildhafer) und Sativae (Saathafer) sind blosse Entwicklungsstufen, die von verschiedenen Einzelstämmen der Hafergattung (= systematische Arten) in völlig analoger Weise, unter dem Einfluss gleichwirkender innerer und äusserer Faktoren, aber ohne Beziehung zu einander, durchlaufen werden, wie das folgende Schema zeigt:

| | | | | | |
|--------------------|---|----------------------|---|---------------------|---------------------------|
| Stufe der Nudae | <i>A. nudibrevis</i> Vavilov | | <i>A. nuda</i> | ? | |
| Stufe der Sativae | <i>A. strigosa</i> (incl. var. <i>brevis</i>) | <i>A. abyssinica</i> | <i>A. sativa</i> (incl. var. <i>orientalis</i>) | <i>A. byzantina</i> | ? <i>A. pseudo-sativa</i> |
| Stufe der Agrestes | <i>A. barbata</i> | <i>A. Wiestii</i> | <i>A. fatua</i> | <i>A. sterilis</i> | <i>A. Ludoviciana</i> |

Nun zu den Übergangsformen der *fatua*-Reihe (*A. fatua* L. sens. ampl., em. Hausskn.). Zwischen dem extrem typischen Flughafer (subsp. *fatua* var. *pilibarbis*) und dem

¹⁾ Thellung, A. Neuere Wege und Ziele der botanischen Systematik, erläutert am Beispiele unserer Getreidearten. Naturw. Wo-chenschr. N. F. XVII (1918) Nr. 32—33 (Avena: pp. 449—466) und Mitteil. Naturw. Ges. Winterthur 12. Heft, 1917/8 (1918) pp. 109—152. — Nuevas orientaciones de la botánica sistemática (Estudio sistemático-filogenético de los cereales). Revista Facult. de Agron. y Veterin. (Buenos Aires) V, entr. III (1926) pp. 315—342 [Spanische Übersetzung der vorgenannten Arbeit durch A. Burkart mit einigen Zusätzen].

extrem typischen Saathafer (subsp. *sativa* var. *glaberrima*) lässt sich die folgende Stufenleiter von Formen oder Varietäten aufstellen.⁴⁾

- 1 Artikulation aller Blüten vollkommen, die Blüten leicht ausfallend; selten (var. 7 bis 10) die Artikulation nur an der untersten Blüte ausgebildet und zwar unvollkommen, dann aber Blüten klein, meist dunkel gefärbt und fast stets behaart und begrannnt..... subsp. *fatua* (L.) Thell.
- 2 Artikulation aller Blüten vollkommen ausgebildet, die Abgleiderungsfäche eiförmig, schief, glatt umrandet. Granne an allen Blüten gut ausgebildet, gekniet und in ihrem untern Teil gedreht. Callus behaart.
- 3 Granne kurz weichhaarig. Blüten stark rauhhaarig.
- 4 Makrotrich (s. folg. Seite Fussn. 1) 1 pilibarbis
- 4* Brachytrich „ „ [2 pseudo-pilibarbis]
- 3* Granne kahl, nur rauh.
- 5 Deckspelzen ± stark borstig behaart.
- 6 Makrotrich 3 pilosissima.

⁴⁾ Vrgl. Thellung l.c. 1911 pp. 319—327 und: Neue Avena-Formen aus der Sektion Euavena. Fedde, Repertorium specierum novarum XIII (1913) pp. 52—55. — Es werden hier nur diejenigen Abarten berücksichtigt, die sich auf die Artikulation und die Behaarung der Blüten und auf die Ausbildung der Granne begründen und als direkte phyletische Übergänge vom *fatua*- zum *sativa*-Typus aufgefasst werden können. Auf die verschiedenen Behaarungs- und Begrannungsgrade der Scheinfrüchte von *A. sativa* macht bereits W. Christie (Untersuchungen über alte norwegische Hafersorten; Fühlings Landw. Zeitung 61, H. 9 [1912] pp. 297—313, speziell pp. 302, 307) aufmerksam. Insbesondere die schwankende Ausbildung der Behaarung der „Kornbasis“ wird hervorgehoben von Fruwirth (Fühlings Landw. Zeitung 1907 p. 298), Böhmer (Über die Systematik d. Hafersorten [Habil.-schrift Giessen 1908] p. 59), Broili (Journ. f. Landw. Bd. 58 [1910] p. 213) und Zade (Der Hafer [1918] pp. 74, 247); diese Autoren unterscheiden nach der Kombination von Länge und Anzahl der Haare 4 bis 5 (unbenannte) Typen. Ich selbst habe sodann (l. c. 1913) auf diese Merkmale eine Anzahl systematischer Formen begründet. Die auf andere Merkmale (Behaarung der Stengelknoten und der Laubblätter, Bau des Halmes, Form des Blütenstandes, Farbe der Scheinfrüchte usw.) begründeten Formen müssen hier wie früher zur Vermeidung einer allzu grossen

- 6* Brachytrich.¹⁾ 4 intermedia.
- 5* Deckspelzen (abgesehen vom Callus) kahl oder nur mit spärlichen (\pm vereinzelten) Borstenhaaren besetzt.
- 7 Makrotrich¹⁾ 5 glabrata.
- 7* Brachytrich.¹⁾ 6 hybrida.
- 2* Artikulation der untern Blüte unvollkommen ausgebildet (intermediär zwischen dem *fatua*- und dem *sativa*-Typus), die Artikulationsfläche klein, rundlich, wenig schief, die Ablösung daher schwer erfolgend; Artikulation der zweiten Blüte rudimentär (nach dem *sativa*-Typus). Zweite Blüte wohl stets kahl und unbegrannnt. Blüten klein und öfter dunkelfarbig, bei var. *transiens* zuweilen beide unbegrannnt.
- 8 Callus am Grunde der untern Blüte behaart.
- 9 Untere Blüte auf dem Rücken der Deckspelze borstig behaart.
- 10 Makrotrich 7 *transiens*.
- 10* Brachytrich..... 8 *pseudo-transiens*.
- 9* Blüten (mit Ausnahme des Callus) kahl.

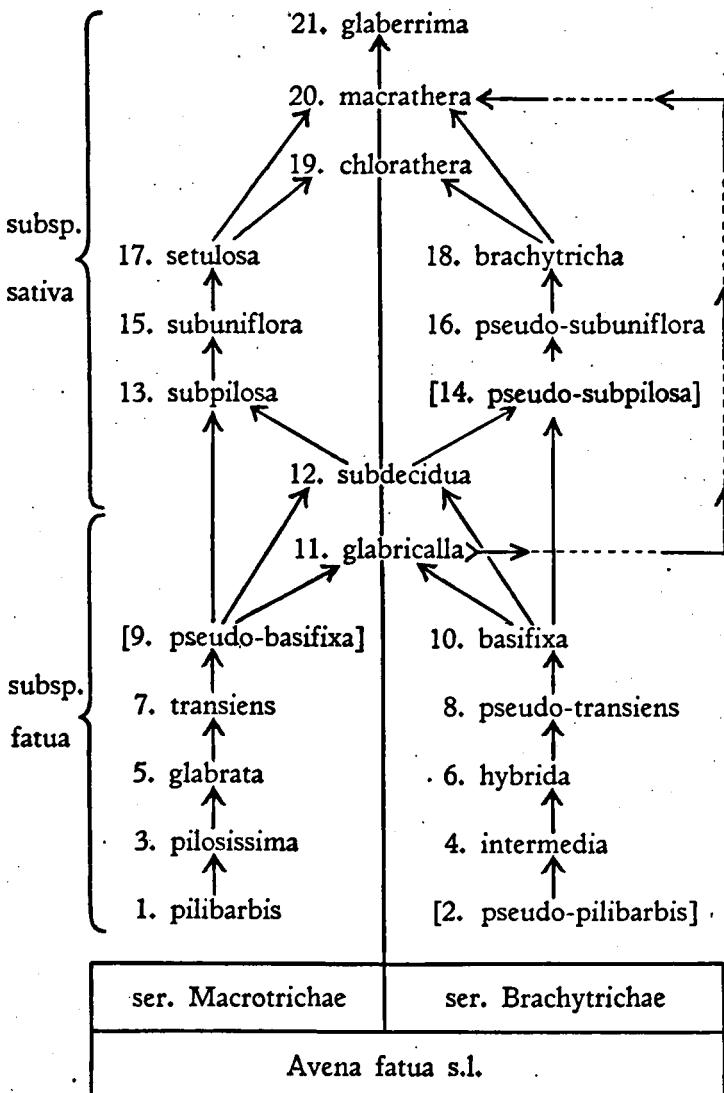
Komplikation übergeangen werden. Die Farbe der bespelzten Scheinfrüchte, die bei der Sorten-Einteilung und in den modernen Vererbungsexperimenten eine grosse Rolle spielt, kann in der Weise berücksichtigt werden, dass man von jeder Varietät oder Form eine f. (bezw. subf.) *nigra* (Schrank Baiersche Fl. I [1789] p. 375 pro var. *A. sativae*) mit braunen bis schwärzlichen Deckspelzen und eine f. *albescens* (Sonder ex Döll Fl. Grossherzg. Baden I [1857] p. 190 pro var. *A. fatuae*) mit hellfarbigen (graulichen oder gelblichen) Deckspelzen unterscheidet.

¹⁾ Innerhalb der *A. fatua* L. sens. lat. lassen sich zwei parallele Entwicklungsreihen aufstellen: 1. ser. *Macrotrichae*: Haare am Grunde der Blüten (auf dem Callus) verhältnismässig lang, meist mindestens 3 mm lang und $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{6}$ so lang als die Deckspelze; 2. ser. *Brachytrichae*: Haare des Callus kurz, den Blütengrund oft kaum überagend, höchstens 2 ($-2\frac{1}{2}$) mm lang und vielmals kürzer als die Deckspelze. In meiner Publikation von 1913 (p. 55), wo ich zum ersten Male die Existenz der beiden Reihen andeutungsweise hervorhob, schrieb ich am Schlusse: „Kulturversuche zur Prüfung der Konstanz in der Vererbung der Länge der Callushaare wären sehr erwünscht.“ Nach A. Malzew (briefl. Mitteilung), der in Leningrad Kultur- und Vererbungsversuche mit den von mir aufgestellten Formen angestellt hat, ist zwar die Intensität der Behaarung der Blüten ein wenig beständiges Merkmal, während die Länge der Haare des Callus sich in weitgehendem Masse konstant vererbt.

- 11 Makrotrich [9 *pseudo-basifixa*].
 11* Brachytrich..... 10 *basifixa*.
 8* Callus beider Blüten kahl (sonst wie
 transiens) 11 *glabricalla*.
 1* Artikulation aller Blüten rudimentär (vrgl. jedoch var. *subdecidua*).
 Blüten gross, meist hellfarbig und kahl (vergl. jedoch einzelne
 abweichende Formen). Fast stets nur die unterste Blüte be-
 grannnt oder auch diese unbegrannnt subsp. *sativa* (L.) Thell.
 12 Blüten frühzeitig ausfallend (wohl stets ± gross und kahl)
 12 *subdecidua*
 12* Blüten auch bei der Vollreife festhaftend.
 13 Callus der untern Blüte behaart.¹⁾
 14 Untere Deckspelze auf dem Rücken ± borstig behaart.
 15 Makrotrich 13 *subpilosa*.
 15* Brachytrich..... [14 *pseudo-subpilosa*].
 14* Blüten mit Ausnahme des Callus kahl.
 16 Granne der untern Blüte gut ausgebildet, der untere (schwärz-
 liche, gedrehte) Teil die Spitze der Deckspelze überragend.
 17 Makrotrich 15 *subuniflora*.
 17* Brachytrich..... 16 *pseudo-subuniflora*.
 16* (vergl. 16**). Granne schwächer ausgebildet (der untere,
 schwärzliche Teil die Spitze der Deckspelze kaum erreichend)
 oder fehlend.
 18 Makrotrich 17 *setulosa*.
 18* Brachytrich..... 18 *brachytricha*.
 16** Granne ganz grün, auf den Spitzenteil reduziert.
 19 *chlorathera* (pr. p.).
 13* Callus aller Blüten kahl.
 19 Analog 16..... 20 *macrathera*.
 19* (vrgl. auch 19**). Analog 16*.... 21 *glaberrima*.
 19** Analog 16**..... 19 *chlorathera* (pr. p.).

Die genetischen Beziehungen zwischen diesen Formen können durch das folgende Schema zum Ausdruck gebracht werden:

¹⁾ J. D. Hooker (Fl. Brit. Ind. VII [1897] p. 275; vrgl. Thellung l. c. 1911 p. 322) beschreibt eine A. *sativa* var. *subsericea*, bei der der Callus beider Blüten seidig-zottig behaart ist (kultiviert im Himalaya; Unkraut in Saatfeldern in Belutschistan und Affghanistan). Ob es sich wirklich um eine Form der subsp. *sativa* (im engern Sinne) handelt, wäre an Hand der Originalexemplare zu prüfen.



Erläuterungen zu den einzelnen Formen (No. 1—11 zu subsp. *fatua*, 12—21 zu subsp. *sativa*):

1. var. vel f. *pilibarbis* Thell. l. c. 1913 p. 54. — Algerien (Biskra, leg. Thellung); verschleppt in der Schweiz bei Basel (leg. Aellen) und in Nord-Frankreich bei Dunkerque (leg. Bouly de Lesdain).

[2. var. vel f. *pseudo-pilibarbis* Thell. var. nov. *hypothetica*: differt a priore pilis calli abbreviatis. Bisher noch nicht in concreto festgestellt.]

3. var. vel f. *pilosissima* S. F. Gray; Thell. l. c. 1911 p. 320. Weitere Synonyme: *A. hirsuta* Aspegrén Blekingsk Fl. (1823) [sec. Lindblom in Bot. Notiser 1843 p. 173] non Mönch; *A. trichophylla* C. Koch in Linnaea XXI (1848) p. 393. — Weit verbreitet.

4. var. vel f. *intermedia* (Lestib.) Lej.; Thell. l. c. 1911 p. 322. Weitere Synonyme: *A. fatua* var. *pilosa* Druce ap. Marquand in Rep. Welsh Plant Breeding Stat. ser. C. No. 2 (1922) p. 8; *A. fatua* var. *dodrans* Körnicke! ined.; *A. hirsuta* Scheuermann! in Archiv Fr. Naturgesch. Mecklenb. No. 62 (1908) p. 117. — West- und Mittel-Europa mehrfach.

5. var. vel f. *glabrata* Peterm.; Thell. l. c. 1911 p. 321. Weiteres Synonym: *A. fatua* var. *A. ambigua* Hausskn. l. c. 1885 p. 241 et fig. II [nec p. 237] — Nicht selten.

6. var. vel f. *hybrida* (Peterm.) Ascherson; Thell. l. c. 1911 p. 322. Weitere Synonyme: *A. fatua* c. *ambigua* Hausskn. l. c. 1885 p. 237 [nec p. 241 nec fig. II, nec *A. ambigua* Schönh.]; *A. fatua* var. *ambigua abbreviata* Hausskn. l. c. 1885 p. 242 fig. III; *Graminastrum du. albofatuum* E. H. L. Krause in Mitteil. Philom. Ges. Els.-Lothr. V, H. 1, 21. Jahrg. (1913) 117 pr. p. — Nicht selten. — Kaum davon verschieden ist *A. fatua* var. *intermixta* Thell. l. c. 1911 p. 325; nach Malzew (briefl. XII. 1925) nicht kulturbeständig, wohl nur ein unreifes Stadium der var. *hybrida*.

7. var. vel f. **transiens** Hausskn.; Thell. l. c. 1911 p. 324. — Weiteres Synonym: A. *fatua* × *sativa* (*Graminastrum albavena* × *fatuum*) E. H. L. Krause in Mitteil. Philomath. Ges. Els.-Lothr. IV, 4, 1911 (1912) p. 559. — Dazu subvar. (vel subforma) **mutica** Thell. ap. Henrard in Nederl. Kruidk. Archief 1917 (1918) p. 188 (syn. probab.: A. *sativa* var. 10. *setosa* Körnicke in Körn. et Werner Handb. d. Getreidebaus I[1885] pp. 207, 211 et in Arch. f. Biontologie [Ges. Naturf. Fr. Berlin] II, H. 8 [1909], Abh. 5, p. 435). Alle Blüten unbegrannt.

8. var. vel f. **pseudo-transiens** Thell. l. c. 1913 p. 55 not. 3 („nov. form. hypothetica“). Ist nun in der Zwischenzeit in concreto in Frankreich aufgefunden worden: Dunkerque, 1925, leg. Dr. Bouly de Lesdain! Durch hellfarbige Blüten der A. *sativa* nahestehend, aber Artikulation der untern Blüte bedeutend deutlicher ausgebildet als bei letzterer.

[9. var. vel f. **pseudo-basifixa** Thell. f. nov. *hypothetica*: differt a sequente pilis calli elongatis. — Noch nicht gefunden.]

10. var. vel f. **basifixa** Malzew in Bull. f. angew. Bot. (Petersburg) 7. Jahrg. No. 5, Mai 1914 [X. 1914] p. 329 cum descr. lat. Bisher nur in Russland (Prov. Orel) gefunden. Vrgl. var. *subdecidua*.

11. var. vel f. 11. **glabricalla** Thell. in Ber. Schweiz. Bot. Ges. XXX/XXXI (1922) p. 78 (cum descr. germ.): differt a var. *transiente* callo floris infimi glaberrimo. — Schweiz.

12. var. vel f. **subdecidua** Thell. nom. nov. Syn.: A. *sativa* × *nigra* Schrank Baiersche Flora I (1789) p. 375 („Mit ganz schwarzbraunen, sehr leicht ausfallenden Saamen; die Granne unter dem Gelenke schwarz“) pr. p.¹⁾) Dass die Artikulationsfläche der Scheinfrüchte von

¹⁾ Der Schrank'sche Name ist für diese Form nicht wohl anwendbar, da er in erster Linie auf die Spelzenfarbe begründet wurde

A. sativa — auch in angebauten Zustande — sehr verschieden gut und wirksam ausgebildet ist, heben bereits Denaiffe et Sirodot¹⁾ hervor; auch Zade („Der Hafer“ [1918] p. 73 und briefl. IX. 1918) bestätigt, dass bei gewissen Sorten (wie Ligowo-Hafer) die Spelzfrüchte unverhältnismässig leicht ausfallen, während sie bei anderen Sorten viel fester sitzen. Kritisch ist die Unterscheidung dieser Form von var. *basifixa* (bezw. in behaartspelzigen Formen, die wohl gelegentlich vorkommen[?], von var. *transiens*). Es handelt sich jedoch bei subdecidua um Kulturformen (auch die var. *nigra* Schrank wird ausdrücklich als kultiviert angegeben), während die Abarten 7 bis 10 ± vereinzelt auftretende Unkrautformen mit wohl durchwegs kleineren Körnern sind.

13. var. vel f. *subpilosa* Thell. in Ber. Schweiz. Bot. Ges. XXVII/XXIX (1920) p. 172 (cum descr. germ.): glumella inferior floris inferioris dorso disperse longe pallideque pilosa et aristata, floris secundi glaberrima et mutica (differt ab *A. fatua* var. *transiente* floribus majoribus albidis et articulatione etiam magis rudimentaria). — Zürich.

[14. var. vel f. *pseudo-subpilosa* Thell. f. nov. hypothetica: differt a praecedente pilis calli brevissimis. — Noch nicht gefunden.]

15. var. vel f. *subuniflora* (Trabut) Thell l.c. 1911 p. 327, 1913 p. 55. — Im verwilderten Zustande nicht selten.

16. var. vel f. *pseudo-subuniflora* Thell. l. c. 1913 p. 55. — Hin und wieder im verwilderten Zustande.

(die im Gegensatz dazu aufgestellte var. *B. vulgaris* ist beschrieben: „Saamen blassgelb, glatt“). Nun ist aber durch neuere Kreuzungs- und Vererbungsversuche (vgl. z.B. Surface in „Genetics“ I [1916] pp. 252—286) festgestellt, dass Artikulation und Spelzenfarbe unabhängig von einander variieren.

¹⁾ Denaiffe et Sirodot, L’Avoine (1901) p. 269. Es ist jedoch hervorzuheben, dass die Autoren in ihren organographischen Beschreibungen auch *A. byzantina* unter *A. „sativa“* mit einbegreifen.

17. var. vel f. *setulosa* Thell. l. c. 1913 p. 55. — In Mitteleuropa hie und da verwildert.

18. var. vel f. *brachytricha* Thell. l. c. 1913 p. 55. — Kultiviert und verwildert.

19. var. vel f. *chlorathera* Thell. in Ber. Schweiz. Bot. Gesellsch. XXVI/XXIX (1920) p. 172 (cum descr. germ.): *arista ad basin usque tenuis et viridis, nec inferne crassior et atrata.* — Schweiz mehrfach.

20. var. vel f. *macrathera* Thell. l. c. 1913 p. 54. — Kultiviert und verwildert.

21. var. vel f. *glaberrima* Thell. l. c. 1913 p. 54. Syn.: *A. sativa* B. *mutica* Lestib. Bot. Belg. II (1827) p. 35 pr. p. Die extrem typische, von *A. fatua* am weitesten entfernte Saathafer-Form.

Es folgen die Übergangsformen innerhalb der Art *A. sterilis* L. Zwischen der subsp. *macrocarpa* (Mönch) Briq. (= grossfrüchtige Wildform) und subsp. *byzantina* (C. Koch) Thell. (= grossfrüchtige Kulturform) sind mir folgende Übergänge bekannt geworden:

I. Subsp. *macrocarpa* (Mönch) Briq. Artikulation der untern Blüte vollkommen (vergl. jedoch var. *solida* mit zwar festsitzenden, aber stark fuchsrot behaarten Blüten).

1 Unterste Blüte vollkommen abgegliedert.

2 Grannen der beiden untern Blüten kräftig, gekniet und im untern Teil gedreht.

3 Deckspelzen der beiden untern Blüten auf dem Rücken behaart.

α . var. vel f. *maxima* (Perez-Lara) Thell. l. c. 1911 p. 315. Grannen in untern Teil weichhaarig. — Häufig im Verbreitungsgebiete der Unterart (Mittelmeergebiet) und ausserdem nicht selten verschleppt.

β . var. vel f. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell. l. c. 1911 p. 315. Grannen kahl (nur rauh). Wie var. α .

γ . var. vel f. *brevipila* Malzew in Bull. f. angew. Bot. (Petersb.) 7. Jahrg. No. 5 (1914) p. 328 (pro var. *A. sterilis*).

Blütenhaare viel kürzer als bei α und β ; Callushaare nur 1—2 mm, die Haare auf dem Rücken der Deckspelzen 2—3 mm lang (bei α und β Callushaare meist 3—4 mm lang und mindestens $1/8$ so lang als die Deckspelze). — Palästina. — Es scheint also auch innerhalb *A. sterilis* (subsp. *macrocarpa*) eine kurzhaarige Reihe (ser. *Brachytrichae*) vorzukommen (im Gegensatz zu der häufigeren Reihe *Macrotrichae*), welcher auch var. *glabriflora* und die (\pm hypothetische) subsp. *byzantina* var. *brachytricha* angehören; doch liegt mir für die Durchführung einer konsequenten Trennung der beiden Reihen zurzeit kein ausreichendes Material vor.

3* Deckspelzen auf dem Rücken kahl.

δ . var. vel f. *calvescens* Trabut et Thell. (l. c. 1911 p. 315). Callus der beiden unteren Blüten lang borstig behaart. — Algerien; verschleppt in Zürich.

s. var. vel f. *glabriflora* Malzew l. c. (1914) p. 328 (pro var. *A. sterilis*). Wie δ , aber Callushaare nur 1—2 mm lang. — Taschkent.

ζ . var. vel f. *pseudo-vilis* (Hausskn. em. Trabut) Thell. (l. c. 1911 p. 315). Nur die untere Blüte am Grunde mit einem Haarbüschen versehen. — Bordighera, Nauplia, Algerien.

2* Grannen schwach ausgebildet, nicht gekniet.¹⁾

„. var. vel f. *segetalis* (Trabut) Thell. (l. c. 1913 p. 52). — Algerien (Sizilien?).

1* Blüten alle festsitzend, die 2 untersten fuchsrot behaart.
„. var. vel f. *solida* (Hausskn.) Thell. (l. c. 1911 p. 316). Von Haussknecht 1889 im Botanischen Garten zu Hamburg beobachtet.

II. Subsp. *byzantina* (C. Koch) Thell. (l. c. 1911 p.

¹⁾ Eine analoge Form der *A. fatua* ist nicht bekannt; bei dieser Art scheint das Merkmal „vollbrüchig“ untrennbar mit „vollbegrannnt“ verbunden (gekoppelt) zu sein, was auch E. v. Tschermak (Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung VI [anno?] p. 207) bestätigt.

316). Weitere Synonyme: *A. sativa* var. *biaristata* Denaiffe et Sirodot, L'Avoine (1901) p. 270; *A. sterilis* subsp. *culta* Marquand in Rep. of the Welsh Plant Breeding Station ser. C. No. 2 (1922) pp. 6 et 35; *A. sterilis algeriensis* Trabut ex Marquand l. c. p. 35 in syn. Artikulation der untern Blüte stark rückgebildet, Scheinfrüchte erst spät (bei der Vollreife) ausfallend oder völlig festsitzend. Blüten kahl oder auf dem Rücken spärlich hell behaart. Grannen fast stets auf den obern Teil reduziert, daher ungekniet und in der ganzen Länge grün (vergl. jedoch var. *hypomelanathera*). Kultiviert im Mittelmeergebiet und in anderen wärmeren (klimatisch analogen) Gebieten der Erde, seltener in Mittel-Europa; vielfach verschleppt.

4. Artikulationsstelle der untersten Blüte deutlich als solche erkennbar, schiefgestellt (das untere, stehenbleibende Stück der Ährchenachse schon vor der Abgliederung durch seine hellere Färbung deutlich von dem obern abgegrenzt); Früchte daher bei der Vollreife spontan ausfallend (an der Artikulationsstelle sich ablösend).

5. Untere Blüte auf dem Rücken behaart.

.. var. *vel f. (nov.) induta* Thell. (*glumella inferior floris primi dorso albido-setosa*). Deckspelze der untern Blüte auf dem Rücken ± reichlich hell borstenhaarig, die der zweiten Blüte ± kahl. — Güterbahnhof Zürich, 1917, leg. Thellung; Pergamino bei Buenos Aires, 1925, leg. L. R. Parodi (nr. 6598).

5* Alle Blüten auf dem Rücken kahl (nur Callus meist behaart).

6. Callus der untern Blüte langborstig (Haare 3—4 mm lang, mindestens $\frac{1}{6}$ so lang als die Deckspelze).

λ. var. *vel f. (nov.) hypomelanathera* Thell. (*arista geniculata, basi atrata*). Grannen deutlich gekniet, der untere Teil leicht gedreht und durch die schwärzliche Farbe vom obern (grünen) stark abstechend. — Güterbahnhof Zürich, 1917, leg. Thellung; Schaffhausen, 1925, leg. Aellen.

κ. var. *vel f. biaristata* (Hackel) Thell. (l. c. 1911 p.

316). Grannen auf den obern, grünlichen Teil reduziert; beide ziemlich lang und die Hüllspelzen deutlich überragend. So besonders als Unkraut auf Kulturland in Algerien, vielleicht auch in Persien.

μ . var. vel f. *culta* Thell. (l. c. 1911 p. 317). Weitere Syn.: „Avoine de Tunisie, de Chypre et des Abruzzes“, Denaiffe et Sirodot, L’Avoine (1901) p. 270; A. orientalis Boiss. Fl. Or. V (1884) 541 (ex descr.) pr. p., non Schreb. Grannen kürzer, meist nur noch die längere (diejenige der untern Blüte) ihre Hüllspelze überragend. Die gewöhnliche Kulturform.

6* Callus der untern Blüte kurzborstig oder (fast) kahl.

. var. vel f. (nov.) *brachytricha* Thell. (differt a varr. praecedentibus pilis calli valde abbreviatis). Von den vorgehenden Varietäten (α bis μ) durch sehr kurze (nur bis 2 oder $2\frac{1}{2}$ mm lange) Haare der Callus, die vielmehr kürzer sind als die Deckspelze, verschieden. Eine noch etwas hypothetische Form, die ich schon angetroffen zu haben glaube, von der mir jedoch zurzeit keine ausgeprägten Belegstücke vorliegen. Vrgl. var. γ und ε .

ξ . var. vel f. (nov.) *hypatricha* Thell. (differt a varr. praecedentibus callo subglaberrimo). Callus der untern Blüte fast völlig kahl (nur mit ganz vereinzelten, $1\frac{1}{2}$ —2 mm langen Haaren). — Albisrieden bei Zürich, ruderal, 1917, leg. Thellung.

4* Artikulationsstelle der untern Blüte völlig rudimentär (zwar noch an der Färbung zu erkennen); Blüten daher auch bei der Vollreife festsitzend, nur durch gewaltsamen Querbruch der Ährchenachse im untern Teil des Internodiums (an nicht präformierter Stelle) sich loslösend.

\circ . var. vel f. *solidissima* Thell. in Naturw. Wochenschr. N. F. XVII No. 32 (1918) p. 455 not. 1 cum descr. germ. (articulatio floris infimi complete rudimentaria; flores inde omnes solidi, fractura irregulari tantum soluti). Bisher nur in der Schweiz (leg. Aeilen) gefunden: Basel 1915,

Langental, Aarau und Romanshorn 1917. Diese Form war von mir schon 1911 (l. c. p. 306) vorausgesagt worden und wurde dann in der Folge tatsächlich festgestellt.

Auch die kleinfrüchtige mediterrane Wildform subsp. *Ludoviciana* (Dur.) Asch. et Gr. der *A. sterilis* bildet eine Übergangsreihe zum Saathafer-Typus:

1: var. *vel f. lasiathera* Thell. l. c. 1911 p. 314 not. Deckspelze und Granne der beiden unteren Blüten behaart.

2. var. *vel f. psilathera* Thell. l. c. Deckspelze auf dem Rücken behaart, Granne kahl (nur rauh).

3. var. *vel f. glabrescens* Dur.; Thell. l. c. Deckspelze auf dem Rücken (und Granne) ± kahl, nur am Grunde (am Callus) behaart.

Als Kulturform gehört möglicherweise zu *A. Ludoviciana* die von mir (l. c. 1913 p. 53) als *A. sterilis* subsp. *byzantina* f. *pseudo-sativa* beschriebene Pflanze. Sollte sich diese angenommene Beziehung als richtig nachweisen lassen, so wäre diese Sippe als *A. (sterilis subsp.) pseudo-sativa* (comb. nov.) zu bezeichnen und hinter subsp. *Ludoviciana* einzureihen.¹⁾

¹⁾ Vavilov (Bull. Appl. Bot. and Plant-Breeding XVI/2 [1926] p. 210) beschreibt unter dem Namen „*Firme-coalitae*“ oder „*Speltiformes*“ eine Gruppe von Saathafer-Formen, die als Unkräuter unter Emmer (*Triticum dicoccum*) im Gebiete der Wolga wachsen und sich vor den in ihrer Gesellschaft befindlichen gewöhnlichen *sativa*-Formen durch ein stark verkürztes, nicht gegliedertes Internodium zwischen der ersten und der zweiten Blüte auszeichnen, so dass beim Dreschen die beiden Blüten gepaart ausfallen (ausserdem lassen sich die Körner besonders schwer von den Spelzen befreien). Man könnte daher an Abkömmlinge von *A. Ludoviciana* denken; aber nach den gegebenen Abbildungen (l. c. p. 93) scheint es sich doch, wie auch der Autor selbst annimmt, um Formen der *A. sativa* mit gleichsam verkrüppelten Internodien der Ährchenachse zu handeln. Es hat hier eine besonders weitgehende Angleichung des Unkrautes bezüglich seiner Verbreitungsvorrichtungen an diejenigen der Nutzpflanze, unter der es wächst, stattgefunden.

Innerhalb der Art *A. strigosa* Schreb. sens. lat. sind zwischen der Wildform subsp. *barbata* (Pott) und der Kulturform subsp. *strigosa* (Schreb.) folgende Übergangsstufen bekannt geworden:

I. subsp. *barbata* (Pott) Thell. l. c. 1911 p. 330. Weitere Syn.: *A. fatua* sous-esp. *A. barbata* Rouy Fl. France XIV (1913) p. 124; *forma barbata* Knoche Fl. Balear. I (1921) p. 301. [Zu streichen ist das Syn. *A. strigosa* Sm., das zu subsp. *strigosa* var. *tricholepis* gehört]. Wildformen; Artikulation aller Blüten gut ausgebildet und normal funktionierend; wenn nicht so (var. *solida*), dann Deckspelzen zottig behaart. — Mittelmeergebiet, anderwärts verschleppt und eingebürgert. — Dazu gehört als Übergangsform zum *sativa*-Typus:

Var. vel f. *solida* Hausskn.; Thell. l. c. 1911 p. 331. Blüten behaart, aber nicht artikuliert; Callus undeutlich. — Italien, Griechenland, Sinai. (Das Verhältnis zu subsp. *strigosa* var. *tricholepis* bleibt zu klären).

II. subsp. *strigosa* (Schreber) Thell. l. c. 1911 p. 331. Teils Ackerunkraut (mit unfreiwillig angezüchteten Kulturpflanzen-Merkmalen; vrgl. Thellung l. c. 1911 pp. 301, 332), teils Kulturpflanze. Artikulation rudimentär; alle Blüten gestielt (auch das Internodium unter der untersten Blüte stielartig verlängert), öfter kahl (mit Ausnahme des Callus). Grannen (im Gegensatz zu den meisten übrigen Kulturhafern) stets gut ausgebildet. — Nach der Behaarung der Deckspelzen kann man mit Marquand (in Rep. Welsh Plant Breeding Station Ser. C. No. 2 [1922] pp. 6—7; Rep. Bot. Exch. Club Brit. Isles for 1921 [1922] pp. 323—325) 3 Formen (bei Marquand „Subspecies“ der *A. strigosa*) unterscheiden:

1. var. vel f. *tricholepis* Holmberg in Bot. Notiser 1926 p. 182 et Skand. Fl. H. 2 (1926) p. 177 [pro var.] (syn.: subsp. *pilosa* Marquand! l. c. pp. 6 et 323). Deckspelze 'der untern Blüte auf dem Rücken vom Grunde

bis etwas über den Grannenansatz hinaus ziemlich stark borstenhaarig. — England, Schweden. — Hierher scheint zu gehören: A. strigosa Smith Fl. Brit. III (1804) p. 1390 et Engl. Bot. tab. 1266 (anno 1804)! non Schreb. sens. strict. (vergl. Thellung l. c. 1911 p. 340 Fussn. 2). Das Verhältnis zu *barbata solida* bleibt zu prüfen; vielleicht sind die beiden Sippen identisch.

2. var. vel f. *orcadensis* (Marquand! l. c. pp. 7, 324) Thell. Untere Deckspelze in der Mitte (in der Zone des Grannenansatzes) mit einem Kranz von Borstenhaaren versehen, unter- und oberwärts kahl. — England.

3. var. vel f. *glabrescens* (Marquand! l. c. pp. 7, 324) Thell. Untere Deckspelze ganz kahl. Die typische Form der A. strigosa.

Von der klein- und kurzblütigen Wildform subsp. *Wiestii* (Steudel) Thell. (l. c. 1911 p. 333) der A. *barbata*, die die wüstenartigen Gebiete von Nord-Afrika und Südwest-Asien bewohnt, führt die folgende Reihe von Übergangsformen zu der Kulturrasse subsp. *abyssinica* (Hochst.) Thell. (l. c. 1911 p. 335):

I. subsp. *Wiestii* (Steudel) Thell. Wildformen mit (bei der typischen Unterart) gegliederten, stark behaarten Blüten. (vergl. jedoch die Abarten). Abweichende Formen:

Var. vel f. *pseudo-abyssinica* Thell. l. c. 1911 p. 334. Die beiden Grannenspitzen an der Spitze der Deckspelzen verkürzt (nur \pm 1 mm lang); Blüten daher in der Gestalt an diejenigen von A. *abyssinica* erinnernd. — Abessinien.

Var. vel f. *glabra* Hausskn.; Thell. l. c. 1911 p. 334. Blüten kahl (aber normal gegliedert).

Var. vel f. *intercedens* Thell. l. c. 1911 p. 334. Deckspelzen (abgesehen von dem ziemlich kurzen Haarkranz am Grunde und einigen Haaren an der Einfügungsstelle der Granne) kahl; Abgliederungsfläche zwar schief und deutlich, aber kleiner als beim Typus und weniger glatt um-

randet, Blüter daher weniger leicht ausfallend. Analog mit *A. fatua basifixa*. — Algerien, als Getreide-Unkraut.

Var. vel f. *solidiflora* Thell. l. c. 1911 p. 335 (var. *solida* Hausskn.). Blüten behaart, aber festsitzend oder nur die untere sich ablösend. — Cyrenaica.

II. subsp. *abyssinica* (Hochst.) Thell. Blüten spärlich behaart bis kahl; Abgliederungsfläche klein, rundlich, wenig schief. Grannenspitzen der Deckspelzen verkürzt, nur 1—2 mm lang. — Unkraut und (angebaute) Futterpflanze in Abessinien und Jemen.

1. var. vel f. *pilosiuscula* Thell. l. c. 1911 p. 336. Syn.: var. *typica* (excl. f. *glaberrima*) Chiovenda in Monogr. e Rapporti coloniali (Roma) No. 24 (Nov. 1912) p. 18. Untere Blüte nicht gestielt. Callus behaart, auch Einfügungsstelle der Granne mit spärlichen Haaren. Artikulationsstelle ziemlich scharf umschrieben, Blüten daher teilweise ablösbar. Übergangsform vom Wild- zum Saathafer-Typus. — Getreide-Unkraut in Abessinien.

2. var. vel f. *glaberrima* Chiovenda; Thell. l. c. 1911 p. 336. Syn.: *A. abyssinica* var. *typica* f. *glaberrima* Chiovenda l. c. 1912. Typischer Saathafer: untere Blüte über den Hüllspelzen schlank gestielt; Blüten mit Ausnahme des Callus kahl; Artikulation rudimentär, Blüten daher festsitzend, nur mit Gewalt durch Querbruch der Achse trennbar; Grannen oft etwas reduziert. — Als Futterpflanze kultiviert in Abessinien.

Zum Schlusse einige Bemerkungen über die phylogenetisch-systematische Bedeutung und den mutmasslichen Ursprung der geschilderten Übergangsformen. In der neueren Litteratur herrscht unter den Abstammungs- und Vererbungsforschern ein lebhafter Streit der Meinungen darüber, ob die Übergänge als (teils progressive, teils retrogressive) Mutationen bzw. Variationen (Haussknecht¹),

¹) A. a. O. 1885 ff. Vrgl. S. 273, Fussn. 1.

Max Fischer¹⁾, Nilsson-Ehle²⁾, Thellung³⁾, Garber⁴⁾) oder als Kreuzungen von Wild- und Saathafern (Zade⁵⁾, Tschermak⁶⁾, Malzew⁷⁾, Heribert-Nilsson⁸⁾) aufzufassen sind. Dass die von den Genetikern vorzugsweise experimentell geprüften Übergangsformen der Reihe A. fatuata-sativa („Atavisten“ nach Nilsson-Ehle 1911; „Fatuoiden“; „Fatuoide“ nach Nilsson-Ehle 1921; „False wild oats“ nach Garber)⁹⁾, die (speziell var. *transiens*¹⁰⁾) heterozygotisch konstituiert sind und in der Nachkommenschaft nach dem Mendel'schen *Pisum*-Schema (1 : 2 : 1) in Flug- und Saathafer aufspalten sollen, in praxi wohl meistens Bastarde sind, kann kaum zweifelhaft sein; vor dem neuerdings besonders von Garber (l. c. 1922) hervorgehobenen Gegengrund, dass bei den Fatuoideen die Veränderungen stets nur 3 (durch einen einzigen Erb-

¹⁾ Fühlings Landw. Zeitschr. 1900 Heft 19, 20, 21 und 1902 Heft 11 (p. 413).

²⁾ Tidskrift för Landmän 1907 Heft 21 und 22 (vrgl. Journal f. Landwirtsch. 1908, H. 3, p. 303); Sveriges Utsädes förenings Tidskrift 1907 p. 227; Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre V, H. 1 (1911) pp. 1—37, Taf. I; Hereditas II (1921) pp. 401—409 (vrgl. Bot. Centralbl. N. F. I [Bd. 143] (1922) p. 174).

³⁾ A. a. O. 1911 p. 324 Fussn. 2.

⁴⁾ Journ. of Heredity XIII (1922) pp. 40—48, 4 Fig. (vrgl. Bot. Centralbl. N. F. Bd. 2 (= Bd. 144) [1923] H. 7 p. 211).

⁵⁾ „Der Flughäfer“ (1909) pp. 36—47; „Der Hafer“ (1918) pp. 217 ff.).

⁶⁾ Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung II (1914) pp. 309/10 und VI (anno? nach 1914) pp. 207/9.

⁷⁾ Bull. f. angew. Bot. [Petersb.] 7. Jahrg. (1914) No. 6, p. 392.

⁸⁾ Zitiert bei Nilsson-Ehle l. c. 1921.

⁹⁾ Nach den Beschreibungen handelt es sich um unsere Formen *glabrata*, *hybrida*, *transiens*, wohl auch *basifixa* und *glabrigalla*; vielleicht auch *subdecidua*.

¹⁰⁾ Nilsson-Ehle (a. a. O. 1911) bezeichnet die Formen vom Typus der var. *glabrata* und *hybrida* als (durch spontane Abänderung entstandene) „Atavisten“, solche vom Typus der var. *transiens* dagegen als „Heterozygoten“ aus Atavisten und typischen Saathafern.

faktor bedingte) Merkmale (Behaarung der Rachis, Artikulation und stärkere Begrannung) betreffen¹⁾), während bei künstlichen Kreuzungen *fatua* × *sativa* auch Ligula, Rispen-typus, Korn usw. Aufspaltung zeigen, werden die Anhänger der Bastardierungshypothese kaum zu kapitulieren geneigt sein. Künstliche Kreuzungen, die nach Zade (l. c. 1909 p. 47) schwer gelingen, wurden auch von Shegaloff²⁾ und Surface³⁾ erhalten. Aber damit ist das ganze Problem der Übergangsserien nicht erschöpft und keineswegs nachgewiesen, dass die Übergangsformen *nur* durch Kreuzung zwischen typischer *A. fatua* und typischer *A. sativa* hervorgegangen sein können.⁴⁾ Vergegenwärtigen wir uns einmal die mutmassliche Entstehung der *A. sativa* aus der Wildform *A. fatua*. Dass der Saathafer mit allen seinen charakteristischen Attributen (nicht abgegliederten, grossen kahlen, hellfarbigen Blüten mit reduzierten Grannen) sprungweise fix und fertig in homozygotisch reinem Zustande durch eine einmalige Mutation aus dem Flughäfer entstanden

¹⁾ Bereits Zade selbst (l. c. 1918 pp. 219, 221) bezeichnet es als auffallend, dass die Nachkommen der Fatuoiden in der Regel nach dem monohybriden Schema aufspalten und polyhybride Aufspaltung selten ist.

²⁾ Nach Malzew in Bull. f. angew. Bot. [Petersb.] 7th year (1914) No. 7 (71) p. 459.

³⁾ Genetica I (1916) pp. 252—286 (vrgl. Bot. Centralbl. Bd. 140 No. 3 [1919] pp. 33—34); Proc. Nat. Acad. Sci. II (1916) pp. 478—484, f. 1—3.

⁴⁾ Der von mir früher (l. c. 1911 p. 324 Fussn. 2) in Anlehnung an Haussknechts Beobachtungen angeführte Beweisgrund gegen die Hybridität, dass „*formae solidae*“ verschiedener Wildhafer in Gegenden vorkommen, wo kein Hafer kultiviert wird, hat an Stichhaltigkeit eingebüßt durch die Feststellung von Vavilov (s. später), dass Haferformen mit — [unbewusst angezüchteten (Th.)] — Saathafer-Merkmalen als Getreideunkräuter (z.B. unter Emmer) weit verbreitet sind, so dass es sich doch um Kreuzungen solcher Formen mit den eigentlichen Wildhafern handeln könnte.

sein soll, erscheint wenig plausibel¹⁾; viel wahrscheinlicher ist die allmähliche Steigerung der Sativa-Merkmale aus kleinen Anfängen heraus durch (teilweise unbewusste) Zuchtwahl. Speziell das Zähwerden der Blütenstandsachsen, das dem Verluste eines natürlichen Verbreitungsmittels der Früchte gleichkommt und sich in analoger Weise nicht nur bei fast allen als Getreide kultivierten Gramineen (*Zea Mays*, *Andropogon Sorghum*, *Setaria italica*, *Oryza sativa*, *Triticum*, *Hordum usw.*), sondern auch bei Körnerfrüchten aus anderen Familien (*Cannabis sativa* und *Fagopyrum sagittatum* nach Vavilov) wieder findet, kann man sich folgendermassen vorstellen (vrgl. Thellung l. c. 1911 p. 298 Fussn. 1): Wenn in einem — angebauten oder auch nur vom Menschen genutzten — Bestande der Wildformen mit zunächst noch sich zergliedernden Blütenstandsachsen einzelne Exemplare mit fester sitzenden Früchten auftraten, so war bei diesen naturgemäß der Körnerverlust bei der Reife geringer; es wurden daher die Körner solcher Individuen bei der Ernte und der Wiederaussaat ganz automatisch quantitativ bevorzugt, und im Laufe der Generationen konnte durch fortgesetzte — unwillkürliche — Zuchtwahl eine konstante Rasse mit erblich fixierten, zähen Blütenstandsachsen erhalten werden. Nun hat allerdings bei *Avena* (wie auch beim Roggen [*Secale cereale*]) der geschilderte Vorgang insofern eine Modifikation erfahren, als, wie Vavilov²⁾ (p. 209—214) hervorhebt, bei diesen Getreidearten höchst wahrscheinlich nicht

¹⁾ Man bedenke, dass es sich durchwegs um Merkmale handelt, die für die Bedürfnisse des Menschen vorteilhaft sind; es dürfte daher jedes für sich durch Zuchtwahl dominant erhalten worden sein. Auch wo diese Merkmale teilweise gekoppelt (oder nach anderer Auffassung durch ein einziges Gen bedingt) sind, ist das Dominieren der günstigen Merkmalskombinationen offenkundig ein Effekt der Selektion.

²⁾ Vavilov, N. I. Studies on the origin of cultivated plants. Bull. of Appl. Bot. and Plant-Breeding (Leningrad) vol. XVI. 2 (1926).

die Wildformen als solche in Kultur genommen wurden. Hafer und Roggen, die als Kulturpflanzen in der Bronzezeit auftauchen, sind, verglichen mit Weizen, Gerste usw. (schon neolithisch!) relativ *junge* Kulturpflanzen; sie fanden sich aber bereits in den Kulturen jener ältesten Getreidearten (*Avena* speziell unter *Triticum dicoccum*, dem Emmer¹⁾) als Unkräuter und konnten — wie ich hinzufügen möchte²⁾ — unter dem unbewusst züchtenden Einfluss des Menschen³⁾ zähe Blütenstandsachsen erwerben. Tatsächlich konnte Vavilov in den (im Verschwinden begriffenen!) Emmer-Kulturen weiter Gebiete von Europa und Asien zahlreiche Hafer-Formen vom Sativa-Typus (aber meist verschieden von den wirklich angebauten Rassen) feststellen, die er für das direkte Ausgangsmaterial für die Haferkultur hält (dies hindert mich jedoch nicht, *A. fatua*, *barbata*, *sterilis* usw. als die eigentlichen, spontanen Wildformen der kultivierten Haferarten zu betrachten; denn jene Feld-

¹⁾ Haussknecht fand seine *A. sterilis* f. *parallela*, die nach den morphologischen Merkmalen der Kulturrasse *A. byzantina* entspricht, in Persien als Unkraut unter Lein (*Linum usitatissimum*), dessen Unkräuter oft „Kulturpflanzen-Eigenschaften“ aufweisen (vgl. Thellung l. c. 1925 pp. 755, 758; Vavilov l. c. 1926 p. 215). — Th. Engelbrecht (Hettner's Geogr. Zeitschr. XXII [1916] p. 333) vermutet, dass der Hafer in West- und Mitteleuropa ursprünglich als Unkraut unter der Pferdebohne (*Vicia Faba*) aufgetreten sei.

²⁾ Vgl. Thellung l. c. 1911 p. 301 Fussn. 3; in Naturw. Wochenschr. N. F. XXI (1922) No. 36 pp. 494/5; „Kulturpflanzen-Eigenschaften bei Unkräutern“ (Veröffentl. Geobot. Inst. Rübel [Zürich] 3. Heft [1925] pp. 745—762).

³⁾ Es handelt sich dabei um eine Angleichung der Unkräuter bezüglich ihrer Ausstrevvorrichtungen an diejenigen der Nutzpflanzen, wie dies besonders W. Hitrovo (Sur la voilure des organes de propagation des plantes messicoles Bull. f. angew. Bot. [Petersb.] V [1912] pp. 103—138) hervorhebt. Diese Angleichung ist für die Unkräuter sehr vorteilhaft; denn je ähnlicher ihre Verbreitungsmittel bzw. ihre Verbreitungseinheiten denjenigen der Nutzpflanze sind, um so leichter und sicherer werden sie mit dieser abgeerntet und gelangen sie in deren Saatgut.

unkräuter mit den Sativa-Merkmalen können nach meiner Meinung nicht mehr als ursprüngliche Wildlinge taxiert werden). Teilweise geschah der Übergang des Unkrauthafers zur Kulturpflanze dadurch, dass beim Vorschieben der Emmerkultur nach Norden die Kulturpflanze selbst nicht mehr gedieh und das Unkraut an ihrer Stelle genutzt wurde; auch *Avena strigosa* hat als Unkraut — teilweise unter *A. sativa* — eine viel grössere Verbreitung denn als Kulturpflanze (angebaut wird sie nur unter bestimmten klimatischen oder edaphischen Verhältnissen, die anderen [ertragreicher] Haferarten nicht zusagen).

Man kann also nach den vorangegangenen Ausführungen wohl als sicher annehmen, dass die Anlagen (Gene, Faktoren) für zähe Blütenstandsachsen in der ganzen Hafergattung (ja sogar in der ganzen Gräserfamilie) vorhanden sind, aber in der Regel in ungenügender quantitativer Vertretung oder in rezessivem bzw. durch ungünstige Faktoren-Koppelung inaktiviertem Zustande. Vielleicht schon durch die normale geschlechtliche Fortpflanzung innerhalb einer genotypisch nicht absolut reinen *fatua*-Rasse,¹⁾ besonders aber durch Rassenkreuzung und die dadurch bewirkten Gen-Änderungen (neue Kombinationen von Fak-

¹⁾ Vavilov (l. c. 1926 p. 146) macht mit Recht darauf aufmerksam, dass man die Wildformen der Getreidearten (mit brüchigen Blütenstandsachsen), so auch *Avena fatua*, durch Generationen hindurch kultivieren kann, ohne dass sie sich bemüsst fühlen, in die Kulturformen überzugehen; dies wird namentlich dann der Fall sein, wenn die Wildformen in reinen Linien gezogen werden. Anderseits beweist dieses Verhalten die Ohnmacht der direkten äusseren Einwirkungen (im Sinne des Lamarckismus) — in diesem Falle der Kulturbedingungen — bei der Entstehung der Kulturrassen. — Dass die sogen. „Landweizen“, die Sortengemische darstellen, ein vorzügliches Ausgangsmaterial für die Gewinnung neuer Züchtungen darstellen, dürfte auch mit der Möglichkeit von Rassenkreuzungen zusammenhängen.

toren, Verschwinden von Hemmungs-Faktoren,¹⁾ Dominanz-Änderungen, Aufhebung von Koppelungen²⁾ oder neue Bildung solcher) können sich die Anlagen für festsitzende Blüten quantitativ anreichern und allmählich aktiv in Erscheinung treten. Auch heterozygotische Formen (wie var. transiens) kann man sich auf diese Weise entstanden denken; nehmen doch manche Vererbungsforscher an, dass „Mutationen“ anfänglich als Heterozygoten auftreten können (vrgl. Nilsson-Ehle l. c. 1921). Ähnlich wie der Rispen-typus des Saathafers (vrgl. Nilsson-Ehle 1909, zitiert bei Thellung l. c. 1911 p. 300), dürfte auch die Alternative zerbrechlicher — zäher Blütenstand plurifaktoriell bedingt sein, wobei durch Kreuzung zweier Sorten, zufolge Kumulierung der betreffenden Erbeinheiten, eine Überschreitung der Elterneigenschaften stattfinden kann. Wenn in der Natur an Wildpflanzen „Solida“-Formen auftreten, so werden sie, da es sich um für die Pflanze (vom biologischen Standpunkt gesprochen) unzweckmässige Bildungen handelt, durch natürliche Selektion sofort ausgemerzt; in der Kultur dagegen besitzen diese gleichen Formen, da sie für die Bedürfnisse des Menschen günstige Eigenschaften aufweisen, positiven Selektionswert und werden — unfreiwillig oder bewusst — für die Nachzucht bevorzugt, wobei es zufolge fortgesetzter Selektion zuletzt zu einer annähernd homozygotisch-reinen Fixierung des Merkmals der zähen Blütenstandsachsen kommen kann (das alternative Merkmal ist dabei zur vollständigen Latenz verurteilt). Ähnlich

¹⁾ Vrgl. z.B.: Nilsson-Ehle in Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre V (1911) H. 5 und XII (1914) pp. 36—55. Dieser Autor betrachtet z.B. den Faktor für gelbe Spelzenfarbe bei A. sativa als „Hemmungsfaktor“ für die Begranzung.

²⁾ E. v. Tschermak (Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung Bd. VI [anno ? 1914 oder später] pp. 207—209) spricht von „Assoziation“ und „Dissoziation“ von Merkmalen und möchte diese Erklärung an die Stelle der „Hemmungsfaktoren“ bezw. ihres Wegfalles (im Sinne von Nilsson-Ehle) gesetzt wissen.

dürften auch die übrigen Sativa-Merkmale (grosse, kahle, hellfarbige, schwachbegrannete Blüten) plurifaktoriell bedingt und durch andauernde Selektion zum Dominieren gebracht worden sein. Man kann sich also sehr wohl vorstellen, dass innerhalb der genetischen Reihe *A. fatua-sativa* ein fortwährendes Oscillieren in pro- und retrogressiver Richtung stattfindet, dass schon durch Rassenkreuzungen innerhalb der gleichen Unterart¹⁾ die Übergangsserien sich — mit grösseren oder kleineren Sprüngen — fortwährend neu bilden, und dass die Zwischenformen, auch wenn dies in praxi bei dem bisher vererbungswissenschaftlich geprüften Material meistens der Fall sein wird, doch nicht notwendig *stets* durch Kreuzung von typischem Flughafer mit typischem Saathafer entstanden zu sein brauchen. Für die Zwecke der vorliegenden, vorzugsweise systematischen Arbeit ist der Streit um die Natur der Übergangsformen insofern belanglos, als es sich in der Hauptsache nur darum handelt, botanische Namen für die Phänotypen zu finden, auch unbekümmert um ihre phylogenetische Entstehung. Man kann aber nach den vorangegangenen Ausführungen geradezu behaupten, dass selbst genotypisch gleich oder ähnlich konstituierte Formen einen verschiedenen Ursprung haben können. Ich stehe daher nicht an, die Übergangsformen als „Varietäten“ oder „Formen“ zu bezeichnen, auch wenn es sich zugestandenermassen teilweise um Blendlinge (d.h. um Kreuzungen innerhalb einer und derselben Art) handelt. Dass *A. fatua* und *A. sativa* (gleich wie die übrigen korrespondierenden Wild- und Saathafer) nicht spezifisch verschieden sind, geht aus der serologischen Identität und der Fruchtbarkeit der (teilweise hybriden) Übergangsformen hervor. Überhaupt liegt nach meinem Gefühl ein Grenzfall vor, der die beiden auf den ersten Blick so extrem verschie-

¹⁾ Solche Kreuzungen können sich, wie Zade (l. c. 1918 p. 221) betont, unter Umständen erst nach viele Generationen phänotypisch bemerkbar machen.

den und unvereinbar erscheinenden Evolutionstheorien: Mutations- und Bastardierungshypothese, zu versöhnen geeignet sein dürfte. Bei der Entstehung der Saathafer und der analogen Kulturformen in anderen Gattungen spielt sicher die Artkreuzung keine Rolle, da sich der Vorgang innerhalb des Rahmens einer und derselben systematischen Spezies (Linnéon) abspielt und in der ganzen Reihe serologische Identität und volle Fruchtbarkeit besteht. Aber auch Mutation in reinen Linien scheint nicht der wirksame Evolutionsfaktor zu sein; vielmehr spricht die grösste Wahrscheinlichkeit dafür, dass die „Mutationen“ als Nachwirkungen von (oft weit zurückliegenden) Rassenkreuzungen auftreten.

P. S. Weitere Litteratur über die „Fatuoiden“: Huskīns, C. Leonh. The origin of fatuoids in cultivated oats. Nature (London) CXIX (1927) No. 2984, p. 49; vrgl. Bot. Centralbl. N. F. 11 [Bd. 153] (1927), H. 11/12, p. 399. Nach dem Verf. entstehen die Fatuoiden aus dem normalen Hafer nicht etwa durch eine Mutation der Gattung oder durch natürliche Kreuzung, sondern durch eine nicht näher bestimmmbare Unregelmässigkeit im Chromosomenverhältnis, die das Gleichgewicht der Chromosomen gestört und die Bildung neuer Merkmale veranlasst hat. Nach meiner Meinung dürfte die wirksamste Ursache für die Entstehung der genannten „Unregelmässigkeit“ eben die Rassenkreuzung sein. Übrigens handelt es sich bei den „Fatuoiden“ keineswegs um beliebig auftretende, prinzipiell *neue* Merkmale, sondern nur um abweichende Kombinationen von in dem Gen-Bestand der Art (*A. fatua* s. l.) bereits enthaltenen, bekannten Merkmalen.