© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Spontanes Wegfallen eines Farbenfaktors beim Hafer.

Von **H. Nilsson-Ehle** Svalöf, Schweden.

(Mit vier Figuren.)

Schon vor Jahren habe ich Beobachtungen über das anscheinend spontane Erscheinen von Individuen mit abweichenden erblichen Farbenmerkmalen in bisher konstanten Getreiderassen gemacht. Eine nähere Auseinandersetzung dieser Fälle schien aber schwierig oder gar unmöglich zu sein, so lange nicht das Verhalten der Farbenmerkmale sowie anderer Merkmale bei künstlichen, nach der Mendelschen Methode systematisch untersuchten Kreuzungen möglichst genau ermittelt worden wäre. Nur auf Grund der dadurch gewonnenen Erfahrung schien es möglich sicher festzustellen, inwieweit das wiederholte und gar nicht seltene Entstehen von Individuen mit abweichender Spelzenfarbe beim Hafer Spaltungen infolge irgendwo stattgefundener natürlicher Kreuzungen oder wirklich spontane Abänderungen darstelle. Bei der Auslese s. g. „spontaner Variationen", oder nach der neuesten Terminologie Mutationen, in der praktischen Züchtung wird meistens wenig Gewicht darauf gelegt, ob diese der einen oder der anderen Kategorie zugehören, was auch von Fruwirth[1]) bei der Aufzählung solcher Fälle beim Weizen hervorgehoben wird, und die meisten Literaturangaben sind deshalb zur Beleuchtung der Frage, inwieweit wirklich spontane Abänderungen bei den Getreidearten stattfinden, wenig verwertbar. Vom theoretischen Gesichtspunkte ist aber selbstverständlich eine genaue Trennung der beiden Kategorien außerordentlich wichtig.

Der Inhalt dieser Abhandlung soll in erster Linie eine Besprechung des Entstehens von Individuen mit abweichender, weißer oder grauer Spelzenfarbe bei Schwarzhafersorten sein. Hier liegen die Verhältnisse relativ einfach. Meine empirischen Beobachtungen über diesen

[1]) Die Züchtung d. landw. Kulturpflanzen. Bd. IV. 2. Aufl. 1910, S. 157—158.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Gegenstand habe ich 1907 teilweise dargelegt[1]) damals aber die Frage nach der Entstehungsweise noch nicht definitiv beantwortet, jedoch als wahrscheinliche Möglichkeiten sowohl natürliche Kreuzungen als wirklich spontane Abänderungen angedeutet und eine nähere Auseinandersetzung dieser Frage als notwendig und wichtig erklärt. Seitdem aber jetzt die Resultate einer langen Reihe künstlicher Kreuzungen klar geworden und auch zum Teil zusammengestellt worden sind[2]), scheint der Zeitpunkt angezeigt, auch die genannte Frage näher ins Auge zu fassen. Wenn die gewonnenen Erfahrungen zusammengefaßt und in die Beleuchtung der Kreuzungsergebnisse gestellt werden, dann zeigt sich unzweideutig, daß in diesem Falle sowohl natürliche Kreuzungen als auch ganz spontane Abänderung die Ursache der erblich abweichenden Individuen sein müssen, in voller Bestätigung meiner 1907 vorläufig ausgesprochenen Auffassung.

Das Vorkommen von Farbenabweichungen in schwedischen Hafersorten ist schon lange her von Atterberg[3]) eingehend studiert worden, der an das konstatierte Verhältnis auch mehrere interessante Bemerkungen knüpft. Nach ihm scheint der in Schwarzhaferwaren häufig eingemischte Grauhafer durch Degeneration des echten Typus entstanden, also gar nicht zufällige Beimischung fremder Varietäten zu sein. Der Grauhafer ähnelt nämlich dem gewöhnlichen Typus in Ausbildung, hat somit dieselbe Kornform u. s. w.

Durch besondere Kulturversuche habe ich seit 1900 diesen Vergleich zwischen den Individuen mit abweichender Farbe und den typischen Individuen auf sämtliche äußeren Eigenschaften der Pflanze ausgedehnt. Meine Untersuchungen beziehen sich ferner auf reine Linien, deren Konstanz in bezug auf Farbe die ersten Jahre nach der Vermehrung aus einer einzelnen Pflanze vollständig sicher festgestellt worden ist.

In sämtlichen von mir untersuchten schwarzspelzigen reinen Linien treten, sobald diese in genügend großem Maßstabe vermehrt werden, regelmäßig vereinzelte weiße oder graue Individuen

---

[1]) Om hafresorters konstans. Sveriges Utsädesförenings Tidskrift 1907, S. 228. Ref. in Journal für Landw. 1908, S. 303.

[2]) H. Nilsson-Ehle: Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen. Botaniska Notiser 1908, S. 257. — Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lunds Universitets Årsskrift 1909.

[3]) Skandinaviens och Finlands hafrevarieteter. Kalmar 1889.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

auf. Während die abweichenden Pflanzen im Felde schwer zu entdecken sind, treten in der gedroschenen Ware die weißen oder grauen Körner deutlich hervor. Schwarzer Glockenhafer zeigte nach mehrjährigem praktischem Anbau im Jahre 1907 40—70 weiße Körner per *kg*. Schwarzer Großmogulhafer unter gleichen Verhältnissen 50—125 graue und weiße Körner per *kg*. Nach möglichst genauem Entfernen der abweichenden Körner wurde der Gehalt derselben in der Nachkommenschaft bis auf 10—30 Körner per *kg* herabgebracht. Vollständig reine Partien von den Schwarzhafersorten ist es aber bis jetzt nicht gelungen hervorzubringen.

Daß die genannten Abweichungen in Schwarzhafersorten nicht oder nur zum geringsten Teil mechanische Beimischungen anderer Varietäten sind, wurde, wie schon gesagt, schon von Atterberg klar erkannt und hervorgehoben. Solche Beimischungen sind selbstverständlich schwer ganz zu vermeiden, kommen auch tatsächlich vor, sind aber im Vergleich zu den sicheren Nicht-Beimischungen von ganz untergeordneter Bedeutung. Unter keinen Umständen können die Grauhaferabweichungen mechanische Beimischungen sein, denn Grauhafer wird in den betreffenden Gebieten Schwedens gar nicht angebaut, und der in gewissen inneren Teilen Smålands noch angebaute Grauhafer, „Spethafer", trägt einen leicht erkennbaren Charakter ganz anderer Art als die hier zu besprechenden Abweichungen.

Natürliche Kreuzungen mit Grauhafervarietäten sind aus denselben Gründen im großen Betriebe als ganz ausgeschlossen zu betrachten. Auch in den Versuchsfeldern waren, praktisch genommen, nur geringe Möglichkeiten zu natürlicher Kreuzung mit Grauhaferformen, da nur ganz wenige solche angebaut wurden. Jedenfalls müssen Kreuzungen mit Grauhafer viel seltener vorkommen als Kreuzungen mit Weißhafer. Dagegen haben meine Kreuzungsuntersuchungen eine Reihe verschiedener Fälle gezeigt, wo aus Kreuzung schwarzspelziger Varietäten mit weißspelzigen, grauspelzige Individuen in bestimmter Anzahl in F_2 entstehen, und zwar, wie es die Untersuchungen sicher zeigen, weil die schwarzkörnige Varietät nebst dem Faktor für schwarz (*S*) auch den selbständigen Faktor für grau (*Gr.*) enthält. Die graue Farbe wird von der schwarzen verdeckt, unsichtbar gemacht, muß aber bei Kreuzung mit weißen Sorten losgemacht werden:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Schwarz × Weiß
S Gr. × *s gr.*
F_1 : *S s Gr. gr.*
Gameten : *S Gr.*, *S gr.*, *s Gr.*, *s gr.*

In F_2 werden von den 16 Gametenverbindungen 3 (*s Gr.* × *s Gr.*, *s Gr.* × *s gr.* und *s gr.* × *s Gr.*) grau ergeben, sofern grau über weiß dominiert, was jedoch nur unvollständig der Fall ist; die homozygotische Verbindung *s Gr.* × *s Gr.* wird jedenfalls immer deutlich grau.

Auch durch natürliche Kreuzungen mit Weißhafersorten müssen somit, sobald die schwarze Sorte auch die graue Farbe besitzt, graukörnige Individuen nebst weißkörnigen entstehen. Durch spontanes Wegfallen des Faktors für schwarz von einer solchen schwarzen Sorte, mit der Konstitution *S Gr.*, wird die Farbe selbstverständlich grau (*s Gr.*), und erst wenn auch der Faktor für grau wegfällt, wird die Farbe weiß (*s gr.*)

Hierin haben wir aber gleich eine Möglichkeit einigermaßen zu beurteilen, ob in einem bestimmten Falle natürliche Kreuzung mit Weißhafer oder spontanes Wegfallen des Schwarzfaktors die Ursache des Entstehens grauer Individuen aus einer schwarzen *S Gr.*-Linie ist. Im ersten Falle muß ein Teil der abweichenden Individuen weiß werden, und zwar wenigstens ein Viertel (oder noch mehr, wenn die graue Farbe an den Heterozygoten nicht immer deutlich ersichtlich ist). Im letzteren Falle können zwar weiße Individuen durch spontanes Wegfallen des Graufaktors entstehen, aber sie müssen unter der Voraussetzung, daß der Graufaktor nicht öfter wegfällt als der Schwarzfaktor, ungemein seltener sein als nach Kreuzung mit Weißhafersorten.

Gerade von diesem Gesichtspunkte aus habe ich 1909 die sämtlichen bei genauer Durchmusterung der Ernte von einer auf etwa 0·3 Hektar angebauten Vermehrung der schwarzspelzigen reinen Linie *61004* (Fyrishafer) [1]) gefundenen Abweichungen näher untersucht.

---

[1]) Pedigreesorte aus schwed. schwarz. Landeshafer (Roslagshafer). 01004 war in den ersten Jahren nach der Vermehrung aus einer einzelnen Pflanze (1906—1907) konstant schwarzkörnig. Ueber die Ernte des dritten Vermehrungsjahres (1908) fehlen Angaben. 01004 ist mittelst Kreuzungen mit Weißhafer vorläufig nicht analysiert worden. Es ist aber nach dem Folgenden offenbar, daß sie die graue Farbe nebst der schwarzen besitzt, in derselben Weise wie eine Reihe anderer, bei Kreuzungen untersuchter Schwarzhaferlinien (0660, 0668, 0670, 0691, 0450; vgl. Kreuzungsuntersuchungen, S. 25—29, 45).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Von 700 *kg* wurden 2891 Körner ohne schwarze Farbe ausgetrennt. Von diesen abweichenden Körnern waren die bei weitem meisten, oder 2774, grau, nur 115 weiß; außerdem wurden 2 gelbe Körner gefunden. Die weißen waren somit bedeutend seltener, als was sie nach natürlicher Kreuzung mit Weißhafer hätten sein sollen. Es läßt sich schon daraus schließen, daß die grauen Körner nur zum geringen Teil durch natürliche Kreuzung mit Weißhafersorten entstanden sein können, sondern größtenteils aus spontanem Wegfallen des Schwarzfaktors hervorgegangen sein müssen. Dies zeigt sich auch noch an der Beschaffenheit der grauen Körner (wenigstens deren Hauptmasse), die in allen Einzelheiten, mit Ausnahme der Farbe, die charakteristischen Merkmale der Sorte 01004 in bezug auf Größe, Form, Begrannung und Behaarung zeigen [1]), was durch die folgende Tabelle teilweise beleuchtet wird.

Größe der Körner	typische schwarze Körner von 01004	graue abweichende Körner
Gewicht per 500 Körner, Wägung	a) 14·74 *g*	14·50 *g*
„ „ „ „ „	b) 14·85 „	14·85 „
„ „ „ „ „	c) 14·54 „	14·78 „
„ „ „ „ „	d) 14·84 „	14·64 „
Mittl. Gewicht per 500 Körner	14·74 *g*	14·69 *g*
„ „ „ 1000 „	29·48 „	29·38 „

Begrannung	typische schwarze Körner von 01004	graue abweichende Körner
Von 200 Außenkörnern waren begrannt	7	4
„ „ „ „ „	4	9
„ „ „ „ „	7	10
„ „ „ „ „	6	9
„ „ „ „ „	8	7
Von 1000 Außenkörnern begrannt	32	39
Begrannungsfrequenz	3·2 %	3·9 %

Sowohl an Korngröße als Begrannungsfrequenz zeigen somit die grauen Körner die allernächste Uebereinstimmung mit den typischen schwarzen.

[1]) Für diesbezügliche Untersuchungen ist *Avena sativa* ein besonders günstiges Objekt, weil so viele gut unterscheidende Merkmale schon an den Aehrchen vorkommen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Auch in bezug auf Form und Behaarung ist die Uebereinstimmung eine vollständige. 01004 (Fig. 1) ist durch kurze Spelzen ausgezeichnet; die größte Breite und Tiefe des Korns liegt im allgemeinen etwas unterhalb der Mitte; von ganz derselben Form sind die grauen Körner. Bei den schwarzen und den grauen Körnern ist die Rachis in ähnlicher Weise regelmäßig kurz behaart, der Callus mit mehr oder weniger kräftigen Büscheln von halblangen Haaren versehen.

Fig. 1. 01004.

Die Nachkommenschaft der jetzt beschriebenen ausgetrennten Körner ist noch nicht untersucht worden. Dagegen wurden einige graue Körner, in einer früheren Vermehrung von 01004 gefunden, im Jahre 1908 ausgesät. Die von diesen Körnern aufgegangenen Pflanzen zeigten in allen Teilen, Habitus, Rispencharakter, sowie auch in bezug auf die Beschaffenheit der Körner, mit Ausnahme der Farbe, vollständige Uebereinstimmung mit 01004.

Die weißen Körner von der 1909-Ernte sind dagegen, wenigstens teilweise, von anderer Form, größer, plumper; ferner sind sie häufiger begrannt (von 80 Außenkörnern 22 begrannt; Begrannungsfrequenz 27,5%, d. h. entschieden höher als bei den schwarzen und grauen). Die Rachis ist vollständig kahl. Infolge dieser Unterschiede sind die weißen Körner wahrscheinlich, wenigstens zum Teil, Beimischungen, da in einer so äußerst geringen Menge solche kaum zu vermeiden sind. Ebenso dürften die gelben Körner, die auch größer und an der Rachis unbehaart sind, Beimischungen sein.

Es ist wohl auch nicht ganz ausgeschlossen, daß natürliche Kreuzungen bei der Bildung der Abweichungen mitgewirkt haben. Infolge sämtlicher angeführten Umstände, besonders der Uebereinstimmung der grauen Abweichungen mit 01004 in allen anderen Hinsichten als der Farbe, kann aber als sichergestellt angesehen werden, daß in diesem Falle natürliche Kreuzungen mit Weißhafer eine sehr unbedeutende Rolle beim Entstehen der grauen Abweichungen gespielt haben, und daß spontanes Wegfallen des Schwarzfaktors die Hauptursache der Abweichungen gewesen ist.

Eine noch nicht berücksichtigte Möglichkeit wäre allerdings Kreuzung mit einer schwarzen Sorte, die im Besitze eines anderen Faktors für schwarz nebst dem Graufaktor wäre, d. h.

$$S_1\ s_2\ Gr. \times s_1\ S_2\ Gr.$$

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Es müßten dann in F_2, anscheinend spontan, graue Individuen (s_1 s_2 *Gr.*) entstehen, ebenso wie bei Kreuzung zweier rotkörnigen Weizensorten in F_2 weißkörnige Individuen entstehen können.[1]) Vorläufig habe ich keine tatsächlichen solchen Fälle beim Hafer gefunden. Denkbar sind sie aber allerdings, da verschiedene Schwarzfaktoren beim Hafer konstatiert worden sind. Gegen diese Annahme spricht wiederum das vollständige Uebereinstimmen der grauen Individuen mit den typischen, was nicht der Fall hätte sein können, wenn Kreuzung mit einer anderen Schwarzhafersorte stattgefunden hätte. Als einzige Annahme bleibt also in diesem Falle zur Deutung der Hauptmasse der Abweichungen das ganz spontane Ausfallen des Schwarzfaktors übrig.

Da die Anzahl der grauen Körner 2774 betrug und 700 *kg* bei einem Gewichte von 29·4 *g* per 1000 Körner 23,809.524 Körner enthalten sollten, ergibt sich ein graues Korn auf 8583 schwarze = 0·012 %.

Ganz sichergestellt scheint mir auch das spontane Wegfallen des Schwarzfaktors bei der jetzt zu beschreibenden schwarzspelzigen Linie *01051*[2]). Hier ist das Verhältnis in gewisser Hinsicht genauer untersucht worden. In der dritten Absaat nach einer einzelnen Pflanze, jedoch nur einen Teil der Nachkommenschaft derselben umfassend, wurde 1901 eine grauspelzige Pflanze gefunden, nachdem die betreffende Linie die zwei ersten Jahre nach der Vermehrung aus einer einzelnen Pflanze ganz sicher konstant schwarzspelzig geblieben war.[3]) Neben der Muttersorte im folgenden Jahre, 1902, ausgesät, zeigte diese Pflanze in ihrer Nachkommenschaft, mit Ausnahme der Farbe, in allen Einzelheiten vollständige Uebereinstimmung mit der Muttersorte, indem die sämtlichen charakteristischen Eigentümlichkeiten derselben bewahrt wurden. Der Halme waren somit mehrere auf jeder Pflanze, lang, fein, wenig steif, die Rispen waren ausgebreitet mit

---

[1]) Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 29, 1911, S. 65.

[2]) Rispenhafersorte aus Schwarz. Tartar. Fahnenhafer getrennt. 01051 ist auch nicht bei Kreuzung analysiert worden, muß aber nach dem Folgenden den Graufaktor nebst dem Schwarzfaktor besitzen.

[3]) 1899 wuchs die erste Nachkommenschaft einer einzelnen Pflanze; 1900 wurden von dieser Nachkommenschaft 600 Körner auf einer s. g.-Kontrollparzelle ausgesät; 1901 wurden von der Ernte dieser Kontrollparzelle wieder 600 Körner ausgesät und unter den daraus entstandenen Pflanzen eine grauspelzige gefunden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

schlaff abstehenden Aesten gerade wie bei 01051. Ebenso waren die Aehrchen vom Typus der 01051 (Fig. 2), in gleicher Weise begrannt und behaart, mit derselben Größe und Form des Korns; die Zeit des Erscheinens der Rispen und die Reifezeit wurden für ganz dieselben Tage annotiert usw. In keiner Hinsicht außer der Farbe bestand ein merkbarer Unterschied. Die graue Linie schien außerdem ebenso konstant zu sein wie die schwarze Muttersorte.

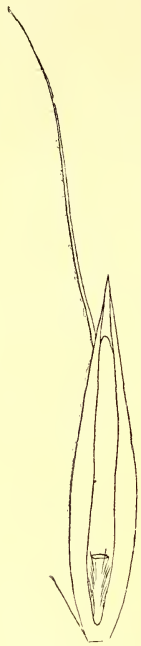

Fig. 2. 01051.

Um die Sache noch genauer zu untersuchen, wurden einige Jahre später (1908) vier Pflanzen der grauen Linie auf separaten Beeten großgezogen. Es zeigte sich dann, daß die daraus entstammenden Parzellen in allen Hinsichten mit einander und, mit Ausnahme der Farbe, auch mit der Muttersorte übereinstimmten. An Durchschnittsproben von den Parzellen wurde die Begrannungsfrequenz und die Mittellänge der Deckspelzen der untersten Blüte bestimmt, wobei die folgenden Zahlen ermittelt wurden:

	Begrannungsfrequenz % (100 Aehrchen gezählt)		Mittlere Länge der untersten Deckspelze *mm* (100 Spelzen gemessen)	
	Zählung a	Zählung b	Messung a	Messung b
01051, Linie 1 . .	74	72	15·8	15·9
„ „ 2 . .	76	82	15·8	15·7
graue Linie 1 . .	76	74	15·5	15·6
„ „ 2 . .	80	82	15·6	15·6
„ „ 3 . .	81	80	15·7	15·7
„ „ 4 . .	82	75	15·7	15·5

Die Zahlen bestätigen im Wesentlichen die rein okulär beobachtete Uebereinstimmung der Parzellen. Jedenfalls ist aus den kleinen Zahlendifferenzen eine Verschiedenheit der Parzellen nicht mit Sicherheit abzuleiten.

Es kann nur noch hinzugefügt werden, daß die äußerlich beobachtete Uebereinstimmung sowohl den allgemeinen Habitus, Höhe der Pflanzen, Breite, Stellung, Farbenuance der Blätter, Rispentypus usw. als auch Entwicklungszeit, Halmfestigkeit u. d. umfasste.

Es läßt sich aus diesen Ergebnissen des Jahres 1908 noch sicherer schließen, daß bei der grauen Parzelle des Jahres 1902

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

keine Spaltung vorlag, d. h. daß die graue Pflanze nach ihrem ersten Entstehen konstant blieb.

Bei spontanem Wegfallen des Schwarzfaktors ist das sofortige Konstantbleiben des neuerscheinenden rezessiven Merkmales selbstverständlich, wie nicht näher ausgeführt zu werden braucht. Wenn der Schwarzfaktor aus einer Gamete wegfällt, muß sich diese Gamete mit einer typischen schwarzen vereinigen, und das erste Resultat wird eine schwarze F_1-Pflanze, die erst in der nächsten Generation nichtschwarze Pflanzen erzeugen kann; diese müssen dann konstant bleiben. Der Umstand, daß die Veränderung nur diesen einzigen Punkt betrifft, also monohybrider Natur ist, da die grauen Individuen die übrigen Eigenschaften der Muttersorte konstant behalten, kann nur mit spontanem Wegfallen in Einklang gebracht werden. Wenn natürliche Kreuzung mit Weißhafer das Erscheinen des grauen Individuums verursacht hätte, dann wäre es schon eigentümlich, daß gerade das homozygot graue Individuum, das unter den nichtschwarzen Individuen nur einmal auf vier gebildet werden kann (*s Gr.* × *s Gr.*), gefunden wurde. Wie schon bemerkt, ist aber bei Kreuzung verschiedener Linien die Spaltung stets so kompliziert, daß es kaum jemals gelingt, schon in F_2 die Elternkombinationen ganz unverändert zurückzukriegen. In diesem Falle aber trägt und vererbt konstant die einzige gefundene Pflanze den Charakter der Elternsorte 01051 (mit Ausnahme der Farbe). Die Unmöglichkeit einer Erklärung durch Kreuzung mit Weißhafer versteht sich dann von selbst.

Aus den letztgenannten Gründen ist auch Kreuzung mit Grauhafer als Ursache ausgeschlossen. Gerade in diesem Falle wäre eine solche Annahme sonst nicht unwahrscheinlich, da eine Grauhaferlinie, 01054, in der Nähe von 01051 angebaut wurde. 01054 ist aber durch fast ganz grannenlose, viel kürzere Spelzen von tiefer grauer Farbe, kleineres Korn, frühere Reife u. s. w. charakterisiert. Im Falle natürlicher Kreuzung wäre die in 01051 gefundene graue Pflanze eine F_2-Pflanze und die Konstanz der grauen Farbe derselben dann zwar selbstverständlich; vollständig unwahrscheinlich wäre aber, daß gerade die einzige gefundene F_2-Pflanze auch in übrigen Eigenschaften konstant sein und mit 01051 übereinstimmen sollte, da 01051 und 01054 sich in vielen, immer kompliziert sich aufspaltenden Merkmalen unterscheiden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Als alleinige Annahme bleibt also in diesem Falle das spontane Wegfallen des Schwarzfaktors übrig.

Auch bei den mehrere Jahre im Großen angebauten Pedigreesorten *0401* Schwarzer Glockenhafer und 0450 Schwarzer Großmogulhafer [1]) müssen die jetzt in der Großkultur vorfindlichen Farbenabweichungen ihrem Charakter nach hauptsächlich spontanen Veränderungen ihr Entstehen verdanken. Im Jahre 1908 prüfte ich die Nachkommenschaft einer Anzahl aus Mustern von großen Feldern gepflückter weißer oder grauer Körner. 0401 besitzt nach mehreren übereinstimmenden künstlichen Kreuzungen mit Weißhafer nur den Schwarzfaktor. In Uebereinstimmung damit sind die abweichenden Körner nicht, wie in den vorigen Fällen, grau sondern weiß. Ebenso wie bei 01004, sobald diese von einer einzelnen Pflanze aus in genügendem Maßstabe vermehrt wurde, graue Abweichungen sich einstellten, ebenso regelmäßig kommen bei 0401 in sämtlichen Vermehrungen, die im Laufe der Jahre von einzelnen Pflanzen aus gezogen worden sind, nur weiße Abweichungen vor (von Beimischungen abgesehen).

Dieser Umstand verdient auch bemerkt zu werden. Hätten natürliche Kreuzungen mit Grauhafer irgend welche Bedeutung für das Entstehen der Abweichungen gehabt, dann läge kein Grund vor, weshalb die eine Sorte immer graue, die andere weiße ergeben sollte, denn die Möglichkeiten für Kreuzung mit Grauhafer sind im allgemeinen etwa dieselben gewesen; man hätte dann auch bisweilen graue Körner in 0401 finden müssen, was aber trotz Untersuchung zahlreicher Muster nie gelungen ist. Selbstverständlich ist es aber, daß natürliche Kreuzungen mit Weißhafer in den Fällen wo der Graufaktor fehlt, wie bei 0401, nur weiße Abweichungen hervorrufen können, wogegen schwarze Sorten, die den Graufaktor nebst dem schwarzen besitzen, durch Kreuzungen mit Weißhafer regelmäßig graue Abweichungen (nebst weißen) liefern müssen. Die Regelmäßigkeit der verschiedenen Sorten, graue bezw. weiße Abweichungen zu geben, widerlegt also nicht an sich die Annahme von natürlichen Kreuzungen.

Von den ausgesäten etwa 30 weißen Körnern aus 0401 ergab nur eines eine Pflanze, die eine deutliche Beimischung einer anderen in der Großkultur angebauten Sorte (Hvitling) darstellte. Ein gefundenes gelbes Korn erwies sich als Beimischung

---

[1]) Beide Rispenhafersorten, aus Schwarz. Tartar. Fahnenhafer getrennt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

von Goldregenhafer. Hvitling und Goldregen sind beide an den Spelzen gänzlich unbegrannt und unbehaart und waren sowohl dadurch als auch durch größeres, volleres, anders geformtes Korn, anders gebaute Rispe, breitere Blätter, früher erscheinende Rispen u. s. w. leicht von den übrigen Pflanzen unterscheidbar. Die Mehrzahl dieser letzteren zeigte dagegen die allernächste Uebereinstimmung mit der nebenan angebauten 0401, mit Hinsicht auf alle die charakteristischen Eigentümlichkeiten derselben. Im Gegensatz zu den meisten Weißhafern gehen die Rispen bei 0401 ziemlich spät aus, die Reife ist aber trotzdem relativ früh. Die Rispe ist ausgebreitet mit schief aufstehenden — horizontalen, steifen Aesten, jedoch etwas lockerer als bei den meisten bei Svalöf angebauten weißen Steifrispensorten. Die Hüllspelzen sind glockenförmig abstehend. Die unteren Deckspelzen sind ziemlich allgemein begrannt, am Callus kurz und schwach behaart; die Rachis ist nur mit sehr spärlichen kurzen Haaren versehen oder ganz kahl (Fig. 3). Die Uebereinstimmung dehnte sich jedoch nicht nur auf alle diese Merkmale aus, sondern auch auf eine Reihe anderer, wie Farbenton, Breite, Stellung der Blätter, Größe und Form der Körner, was alles allerdings schwierig näher zu beschreiben ist. An der Mehrzahl der Pflanzen waren, mit Ausnahme der Farbe, keinerlei Differenzen von 0401 zu konstatieren. Diese vollständige Uebereinstimmung umfaßte aber nicht alle Pflanzen. Eine war durch mehr zusammengezogene Rispe deutlich verschieden; einige andere wichen durch schwächere Begrannung oder längeres Korn ab; noch eine andere war allen übrigen deutlich ungleich durch langbehaarten Callus wie bei der folgenden Sorte. Eine sichere Grenze zwischen den mit 0401 vollständig übereinstimmenden Pflanzen und den übrigen läßt sich allerdings nicht ziehen; es mag aber festgehalten werden, daß die meisten Pflanzen nach weißen Körnern, mit Ausnahme der Farbe, 0401 so ähnlich sind, daß sie, wenn sie die schwarze Farbe besessen hätten, ohne Bedenken mit 0401 hätten identifiziert werden müssen.

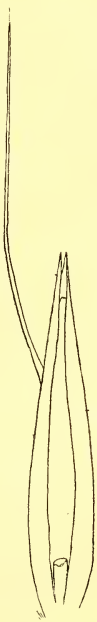

Fig. 3. 0401

Bei der Sorte *0450* sind die Abweichungen größtenteils grau. Eine Untersuchung der Nachkommenschaft abweichender Körner ergab noch sicherere Uebereinstimmung mit der Muttersorte als

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

bei 0401. 0450 ist eine sehr charakteristische, leicht erkenntliche Sorte. Die Halme sind hoch, die Blätter schmal, die Hüllspelzen ebenso die Deckspelzen ausgezogen schmal lang gespitzt; der Callus ist lang behaart, die Rachis kräftig behaart (Fig. 4). Eine von einem weißen Korn stammende Pflanze erwies sich als deutliche Beimischung (Ligowo); 15 Abkömmlinge grauer Körner waren in keiner Hinsicht außer der Farbe von 0450 zu trennen, nur eine wich von 0450 noch ab durch vollständigen Mangel an Behaarung am Callus, fast unbehaarte Rachis und erheblich schwächere Begrannung, besaß aber sonst den Typus von 0450, die langen schmalen Spelzen derselben usw.

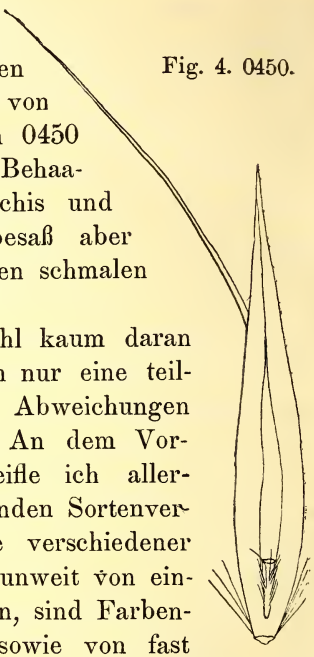

Fig. 4. 0450.

Nach dem Angeführten ist es wohl kaum daran zu zweifeln, daß natürliche Kreuzungen nur eine teilweise Rolle beim Zustandekommen der Abweichungen bei 0401 und 0450 gespielt haben. An dem Vorkommen natürlicher Kreuzungen zweifle ich allerdings gar nicht. Von den vergleichenden Sortenversuchen bei Svalöf, wo eine Reihe verschiedener schwarzen, weißen und gelben Sorten unweit von einander Jahr nach Jahr angebaut werden, sind Farbenabweichungen von 0401 und 0450 sowie von fast allen Sorten getrennt worden, welche außer allem Zweifel natürlichen Kreuzungen ihr Entstehen verdanken. Eine nähere Beschreibung von diesen wäre jedoch von geringem Interesse. Kennzeichnend für die Resultate natürlicher Kreuzungen ist freilich nicht immer Spaltung, denn beim fortgesetzten Anbau können allmählich konstante oder annähernd konstante Individuenkombinationen entstehen; eher schon daß die gefundenen Individuen nicht nur an Farbe sondern gleichzeitig in anderen Hinsichten von der Muttersorte abweichen. Unter allen Umständen wäre es in solchen Fällen ganz verfrüht, von spontanem Entstehen der Farbenabweichungen zu reden.

Wenn die Sorten aber in den Großbetrieb kommen, sind die Möglichkeiten zu natürlicher Kreuzung mit anderen Sorten erheblich geringer. Es ist dann leicht verständlich, vor allem wenn die Aussaat der schwarzkörnigen Sorte von Weißhafer nach und nach gereinigt wird, daß die grauen oder weißen Körner

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

zuletzt überwiegend aus neuentstandenen spontanen Abweichungen bestehen müssen, welche, solange die Veränderung nur den Schwarzfarbenfaktor betroffen hat, in anderen Hinsichten mit der Muttersorte übereinstimmen müssen.

Aus einer in den Versuchsfeldern 1907 gewachsenen Vermehrung der Sorte *0670* [1]), welche nach Kreuzungsuntersuchungen den Graufaktor nebst dem Schwarzfaktor besitzt, wurden graue und weiße Körner ausgepflückt und ihre Nachkommenschaft untersucht. Es ergab sich dabei erhebliche Ungleichförmigkeit, indem die Pflanzen zum Teil, obwohl in einigen Merkmalen mit 0670 deutlich verwandt, in anderen Hinsichten sehr deutlich von derselben abwichen. [2]) Allem Anscheine nach spielte natürliche Kreuzung hier die Hauptrolle; ob spontane Veränderung daneben vorkam, konnte bei dem geringen Material nicht entschieden werden.

Es mag nur noch kurz erwähnt werden, daß auch bei allen anderen anfangs konstanten Schwarzhaferlinien, die in genügendem Maßstabe vermehrt und von mir untersucht worden sind, weiße oder graue Abweichungen sich gezeigt haben. Aus den Annotationen geht oft die nahe Uebereinstimmung der gefundenen Körner mit der Muttersorte, was andere Merkmale betrifft, hervor; näher untersucht wurden aber die Abweichungen in diesen Fällen nicht.

Aus den vorliegenden Tatsachen läßt sich zwar nur auf Umwegen beweisen, daß bei der Bildung nichtschwarzer Abweichungen aus schwarzen Sorten spontanes Wegfallen des Schwarzfaktors mitspiele. Um den vollständigen Beweis zu führen, wäre es allerdings notwendig, die Möglichkeiten für Fremdbefruchtung vollständig auszuschließen, eine Aufgabe, die jedoch ebenso leicht zu stellen als in diesem Falle, wo es sich stets um große Individuenanzahl handelt, schwer zu erfüllen ist.

Auch ist es mir vorläufig nicht gelungen, dem Entstehen dieser spontanen Abweichungen in der Weise zu folgen, wie es bei den Fällen spontanen Wegfallens eines Hemmungsfaktors beim Hafer möglich war. [3]) Im letzteren Falle konnten die Abweichungen im ersten Stadium, als primäre Heterozygoten, gefunden werden, weil diese von den typischen Pflanzen meistens deutlich abwichen.

---

[1]) Pedigreelinie von Deutsch. Moorhafer.

[2]) Dieser Fall wurde schon in meinen Kreuzungsuntersuchungen S. 29 kurz erwähnt.

[3]) Ueber Fälle spontanen Wegfallens eines Hemmungsfaktors beim Hafer. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. V, 1911, S. 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Diese primären Heterozygoten spalteten in der Nachkommenschaft in gewöhnlicher Mendelscher Weise die drei Kategorien aus: a) mit dem Faktor homozygotisch, b) mit dem Faktor heterozygotisch und c) ohne den Faktor, und zwar im Verhältnisse 1 : 2 : 1. Die nächstliegende Annahme war deshalb, daß der betreffende Faktor aus einer Gamete wegfalle, daß aber diese Gamete sich mit einer typischen vereinigen müsse, woraus die primäre Heterozygote entstehe.

Ob auch die vermuteten spontanen Farbenabweichungen diese Entstehungsweise haben, muß vorläufig unbeantwortet bleiben. Die Schwierigkeit, sofern das heterozygotische Stadium zuerst gebildet wird, liegt hier darin, daß die primären Heterozygoten infolge Dominanz der Farbe von den typischen Pflanzen nicht unterschieden werden können. Vielleicht wird es doch auch hier einmal gelingen, dem Entstehen der Abweichungen näher zu folgen.

Trotz dieser Unvollständigkeit der bisher gewonnenen Ergebnisse scheint mir jedoch eine Darstellung derselben berechtigt, zumal man aus angedeuteten Gründen hier überhaupt nur schwierig weiter als zu indirekten Beweisen gelangen kann.

Der wichtigste indirekte Beweis, daß spontanes Wegfallen des Schwarzfaktors eine Ursache der Bildung weißer und grauer Abweichungen in den besprochenen Schwarzhafersorten ist, kann folgendermaßen kurz formuliert werden:

1. Kreuzungen mit anderen Sorten resultieren nach der Erfahrung stets in eine sehr komplizierte Aufspaltung, es wird eine Unmenge von Kombinationen gebildet, unter denen man sogar bei großem Versuchsmaterial kaum oder wenigstens nur selten die echten Elternkombinationen wieder findet; bei Kreuzung z. B. von 0401 Schwarzem Glockenhafer mit weißen Sorten wie Ligowo bekommt man nicht oder nur selten echten „weißen Glockenhafer“.

2. In den hier beschriebenen Fällen, wo von spontaner Veränderung als Ursache überhaupt die Rede war, gleicht aber ganz umgekehrt die Hauptmasse der weißen oder grauen Abweichungen der schwarzen Muttersorte (mit Ausnahme der Farbe) so vollständig, daß dieselben als ihr weißes oder graues Gegenstück angesehen werden können.

Dieser Gegensatz ist so auffallend, daß man, ohne die Rolle natürlicher Kreuzungen zu unterschätzen, unbedingt zu der An-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

nahme gelangen muß, daß spontanes Wegfallen des Schwarzfaktors eine wichtige Rolle beim Entstehen der weißen und grauen Abweichungen in Schwarzhafersorten spielt. Nur mit dieser Annahme lassen sich sämtliche Tatsachen in Einklang bringen.

Allem Anschein nach ist spontanes Wegfallen des Schwarzfaktors eine zwar seltene, wohl nur einmal auf viele Tausende von Individuen eintreffende, aber nicht desto weniger ganz regelmäßige Erscheinung, welche alle anfangs konstanten Schwarzhafersorten kennzeichnet, sobald diese in genügendem Umfang kultiviert werden.

Im schroffen Gegensatz zu den jetzt besprochenen, teilweise sicher spontanen weißen oder grauen Abweichungen in Schwarzhafersorten stehen die schwarz gefärbten Abweichungen, die in Weiß- und Gelbhafersorten gefunden werden.

Erstens sind diese in der großen Praxis überall viel seltener. Während in den anfangs konstanten Schwarzhaferlinien, wie oben gesagt, der Gehalt an weißen — grauen Körnern in der Großkultur in wenigen Jahren auf 50—100 Körner per *kg* steigen kann, wodurch der gemischte Charakter des Saatguts ziemlich auffallend wird, ist ein entsprechend gemischter Charakter bei keiner einzigen im Großen gebauten, anfangs konstanten Weißhaferlinie zu bemerken. Der Gehalt ist höchstens ein oder ein paar schwarze Körner per *kg*, und in vielen Fällen wird man bei Durchmusterung mehrerer *kg* überhaupt keine schwarzen Körner finden. Dies findet zum Teil, wie ich 1907 hervorgehoben habe, seine Erklärung darin, daß die von natürlichen Kreuzungen herrührenden Farbenabweichungen — im Gegensatz zum Verhältnisse bei den Schwarzhafersorten — leicht zu entfernen sind, weil die Heterozygoten schwarz sind: vollständige Reinigung des Saatguts von schwarzen Körnern wird auf einmal auch alle Heterozygoten entfernen, und in der Nachkommenschaft wird es keine schwarzen Körner mehr geben, sofern keine neuen Kreuzungen oder spontane Bildung schwarzer Individuen stattfinden.

Die relative Seltenheit der schwarzen Abweichungen in Weißhafer kann aber nicht nur davon herrühren. Es können Weißhafersorten — ohne Reinigung von schwarzen Körnern — erfahrungsgemäß jahrelang angebaut werden, ohne daß das geringste Zunehmen des Schwarzhafergehalts konstatiert werden kann.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Dies deutet entweder darauf hin, daß die schwarzen Abweichungen lauter Folgen natürlicher Kreuzungen sind, die ja nur unter besonderen geeigneten Umständen eintreffen können, oder auch daß spontane Abänderung von weiß zu schwarz, wenn sie überhaupt vorkommt, viel seltener ist als von schwarz zu weiß.

Mit dieser auf nur praktischer Erfahrung gegründeten Auffassung stehen die näher untersuchten Tatsachen in vollster Uebereinstimmung. Ebenso leicht wie natürliche Kreuzungen als die Ursache der schwarzen Abweichungen konstatiert werden können, ebenso zweifelhaft ist dagegen bis jetzt spontanes Entstehen schwarzer Individuen in weißen Sorten.

In den Sortenversuchen, wo schwarze, weiße und gelbe Sorten in der Nähe von einander gebaut werden, treten Produkte natürlicher Kreuzungen, wie bekannterweise schon Rimpau[1]) zeigte, nicht selten auf. Es ist mir von den Svalöfer Versuchsfeldern sogar keine einzige weiße oder gelbe Sorte bekannt, die unter solchen Umständen schwarze Individuen nicht erzeugt hat.[2]) Diese schwarzen Pflanzen ergeben in der Nachkommenschaft eine äußerst komplizierte Spaltung, ganz wie künstliche Kreuzungen. In gelben Sorten gefundene schwarze Individuen spalten in der Nachkommenschaft in schwarz, gelb, weiß in zu erwartender Weise[3]) auf; wo Fahnenhafer und Rispenhafer gekreuzt werden können, entsteht Spaltung in Fahnen- und Rispentypen. Ferner entsteht durch komplizierte Aufspaltung oft sehr starke Variation an Begrannung, Länge der Spelzen, Behaarung und überhaupt an sämtlichen trennenden Merkmalen. Bei den schwarzen Abweichungen ist es mir bis jetzt in keinem Falle gelungen, den entsprechenden Sortencharakter im übrigen ganz zu behalten, z. B. „schwarzen Ligowo“ oder „schwarzen Hvitling“ zu züchten,

---

[1]) Kreuzungsprodukte landw. Kulturpflanzen. Landw. Jahrbüch. 1891.

[2]) In früheren Jahren wurden bei Svalöf jährlich Hunderte von Parzellen, solchen natürlichen Kreuzungen beim Hafer zugehörend, angebaut (vgl. Sveriges Utsädesförenings Tidskr., jährliche Feldkataloge 1898—1902). Seitdem werden aber, statt Verwertung zufälliger natürlicher Kreuzungen, künstliche, zielbewußte Kreuzungen ausschließlich benutzt.

[3]) Nicht nur in schwarz, gelb, wie der Fall hätte sein müssen, wenn bei einer gelben Sorte der Schwarzfaktor spontan zukäme. Kreuzungen von gelben Sorten mit schwarzen ohne den Gelbfaktor ($sG \times Sg$) müssen dagegen in F_2 immer weiße Individuen ($sg \times sg$) nebst gelben und schwarzen ausspalten; eine Reihe solcher Fälle sind in meinen „Kreuzungsuntersuchungen“ S. 42—51 beschrieben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

während, wie oben ausgeführt wurde, „weißer Glockenhafer", „grauer Stormogul" von den betreffenden schwarzen Sorten leicht zu trennen sind. Auch die in der Großkultur gefundenen und von mir untersuchten schwarzen Abweichungen zeigen ein entsprechendes Verhalten. Aus Ligowo wurde z. B. eine braune charakteristische, mit keiner früher bekannten Sorte identische Form isoliert (0490). Diese weicht aber in vielen anderen Hinsichten als der Farbe vom echten Ligowo ab, in Blattbreite, Wachstumsmodus, Rispentypus, Begrannung, Reifezeit u. s. w., ist eine andere Kombination, die nur teilweise die charakteristischen Züge des Ligowohafers besitzt.

Aehnliche Beispiele könnten viele angeführt werden.

Die von mir bisher untersuchten schwarzen Abweichungen in Weißhafersorten sind immer neue, in mehreren Hinsichten abweichende Kombinationen, von ganz demselben Charakter wie die durch künstliche Kreuzungen entstandenen, und stehen daher in scharfem Gegensatz zu den spontanen[1]), durch Wegfallen des Schwarzfaktors entstandenen weißen oder grauen Abweichungen in Schwarzhafersorten, die mit Ausnahme der Farbe mit der Muttersorte übereinstimmen.

Hiermit soll nun nicht die Möglichkeit von spontanem Zukommen des Schwarzfaktors in der einen oder anderen Weise bei einer weißen Linie bestritten werden. Nur ist der experimentelle Nachweis eines solchen spontanen Zukommens des Schwarzfaktors mir wenigstens bis jetzt noch nicht gelungen, was vor allem in Betracht des kolossalen Umfanges, in welchem die Getreidearten angebaut werden, besonders auffallen muß. Mit Sicherheit mag behauptet werden, daß, wenn Fälle spontanen Zukommens des Farbenfaktors überhaupt vorkommen, diese noch sehr viel seltener als die Fälle von Wegfallen sein müssen.

Dies scheint aber mit Hinsicht auf spontane Veränderungen bei den Pflanzen überhaupt eine immer allgemeinere Auffassung

---

[1]) Mit „spontanen" Variationen wird hier selbstverständlich nur gemeint, daß sie in keinem Zusammenhange mit Kreuzungen stehen, sondern aus anderen, unbekannten Ursachen herrühren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

zu werden, welche von Baur[1]) in folgender Weise ausgedrückt wird: „Merkwürdig, und vorläufig nicht recht verständlich, ist aber der Umstand, daß von den wirklich sicher festgestellten Mutationen die große Mehrzahl, — wenn nicht überhaupt alle! — Verlustmutationen sind, d. h. die neu entstandenen Sippen verhalten sich bei Kreuzung mit der Stammrasse immer so, daß wir den Unterschied ungezwungen auf das Fehlen einer einzigen Erbeinheit zurückführen können".

Eine nähere Auseinandersetzung, inwieweit Faktoren spontan zukommen, soweit auch ob, beim Wegfallen bezw. Zukommen von Faktoren, neue bisher nicht bekannte Merkmalspaare, neue Differenzpunkte entstehen, dürfte aber künftig gerade eine der wichtigsten Aufgaben der experimentellen Genetik werden.

Für solche Untersuchungen ist eine genaue Kenntnis der Faktoren die notwendige Voraussetzung. Erst Mendels Entdeckungen haben demnach die Grundlage geschaffen, auf welcher dieser Kernpunkt der Entwicklungslehre allmählich erforscht werden kann.

Figurenerklärung.

Fig. 1. 01004, Fyrishafer, unterste Blüte des Aehrchens, von der Bauchseite.

Fig. 2. 01051, unterste Blüte des Aehrchens, von der Bauchseite.

Fig. 3. 0401, Schwarz. Glockenhafer, unterste Blüte des Aehrchens, von der Bauchseite.

Fig. 4. 0450, Schwarz. Großmogulhafer, unterste Blüte des Aehrchens, von der Bauchseite.

---

[1]) Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911, S. 197. — Vgl. auch Hagedoorn: Autokatalytical substances the determinants for the inheritable charakters. Vorträge und Aufsätze über Entw. mechanik d. Organismen, herausgegeben von W. Roux. Heft 12. Leipzig 1911.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 49

Autor(en)/Author(s): Nilsson-Ehle Hermann

Artikel/Article: Spontanes Wegfallen eines Farbenfaktors beim Hafer 139-156