FID Biodiversitätsforschung

Decheniana

Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der Rheinlande und Westfalens

Kulturpflanzenmerkmale - eine kritische Betrachtung von Bromus Sect. Bromus

Bomble, F. Wolfgang

2011

Decheniana (Bonn) 164, 33–39 (2011)

Kulturpflanzenmerkmale – eine kritische Betrachtung von *Bromus* Sect. Bromus

Characters of Cultivated Plants – a Critical Investigation of *Bromus* Sect. Bromus

F. Wolfgang Bomble

(Manuskripteingang: 28. Dezember 2010)

Kurzfassung: Die Kulturpflanzenmerkmale Kornverdickung, Korn- und Deckspelzenkrümmung sowie eine freiliegende Rhachilla von *Bromus* Sect. *Bromus* werden als ein von der Korndicke abhängiger Merkmalskomplex nachgewiesen. Hieraus ergibt sich eine Merkmalsentstehung ohne Samen-Mimikry und die Möglichkeit zur Konvergenz allein durch Standortwechsel hin zu Agrarstandorten. Ein maßgeblicher Einfluss einer Co-Evolution mit dem Getreide wird verworfen.

Schlagworte: Adaption, Exaption, Evolution, *Bromus secalinus*, *commutatus*, *decipiens*

Abstract: Thickened caryopsis, grain and lemma curvature and revealed rhachilla, which are characters of cultivated plants of *Bromus* Sect. *Bromus*, are proven as a complex of characters, which depends on caryopsis thickness. It is followed, that the origin of these characters has nothing to do with seed mimicry and that there is a multiple convergence only caused by a changed ecology. A substantial influence of a co-evolution with cereals is rejected.

Keywords: Adaptation, exaptation, evolution, *Bromus secalinus*, *commutatus*, *decipiens*

1. Einleitung

Reichholff (1992) hat die Bedeutung des Körperbaus bei der Analyse evolutiver Veränderungen herausgestellt. Wenn man Anpassungen verstehen möchte, ist es seiner Ansicht nach wichtig, den Organismus und seine Geschichte mit einzubeziehen. Auf diesem Wege lassen sich ansonsten schwer verständliche Evolutionsvorgänge oft überraschend einfach erklären, wie Reichholff (1992) anhand vieler Beispiele darlegt. Speziell wird die Entwicklung der hohen Laufgeschwindigkeit von Gepard und Gazellen über den Körperbau (Körpergröße, Wanderfähigkeit, Zusammensetzung der Nahrung) anstatt über eine Co-Evolution von Räuber und Beute erklärt.

Kulturpflanzenmerkmale kommen bei echten Wildpflanzen nicht vor. Sie sind im Zusammenhang mit der Kultur durch den Menschen im Laufe der Zeit entstanden. Kulturpflanzenmerkmale sind jedoch nicht auf eigentliche Kulturpflanzen beschränkt, sondern können genauso bei steten Kulturbegleitern – meist Unkräuter genannt – vorkommen. Ein typisches Beispiel für ein Kulturmerkmal sind die getreidekornähnlichen Karyopsen von *Bromus secalinus* L. Meist wird die Entstehung der Kulturmerkmale des *B. secalinus* im Rahmen einer gerichteten Entwicklung hin zu einer größeren Ähnlichkeit mit dem kultivierten Getreide erklärt, wobei speziell die Verbreitungseinheiten (Karyopsen) den Getreidekörnern immer ähnlicher wurden, so dass sie einer Saatgutreinigung durch den Menschen entgehen konnten und somit eine Wiederaussaat mit dem Getreide wahrscheinlicher wurde. Hier wird auch von Co-Evolution gesprochen.

In dieser Arbeit wird Frage untersucht, ob es eine solche Co-Evolution gemeinsam mit dem kultivierten Getreide bei der Entstehung des *Bromus secalinus* gegeben hat oder nicht vielmehr analog zu Gepard und Gazelle eine andere Erklärung realistischer ist, um die Phänomene zu erklären. Dabei werden ähnliche Ansätze wie bei Reichholff (1992) verfolgt.

2. Adaption und Exaption

Gould & Vrba (1982) stellen dem bekannten Verständnis der Adaption (adaptation) das der Exaption (exaptation) entgegen. Beide Begriffe werden hier im Folgenden erklärt. Bei einer Internet-Recherche ergab sich, dass ab und zu auch im Deutschen der Begriff „Exaptation“ verwendet wird. In Anlehnung an Adaption wird hier stattdessen „Exaption“ benutzt.

2.1. Adaption (adaptation)

Ein Merkmal ist adaptiv zu seiner Funktion, falls die evolutive Entstehung des Merkmals ursächlich mit dieser Funktion verknüpft ist. Ein Beispiel ist die Verwendung der Beine bei den landlebenden Wirbeltieren zum Laufen, da sich die Beine aus Flossen beim Landgang fischartiger Vorfahren zu diesem Zweck entwickelt haben.

2.2. Exaption (exaptation)

Ein Merkmal ist exaptiv zu seiner Funktion, falls die evolutive Entstehung des Merkmals nicht ursächlich mit dieser Funktion verknüpft ist. Nimmt man ein Beispiel von Gould & Vrba (1982), so ist die Evolution der Feder zu ihrem Nutzen beim Flug der Vögel nicht adaptiv, sondern exaptiv: die Federn sind heute zwar wesentlich für die Existenz des Vogelflugs, haben sich aber sehr wahrscheinlich nicht zu diesem Zweck entwickelt, sondern zur Wärmedämmung.

3. Die kulturabhängigen Merkmale des *Bromus secalinus* s. str. und ihre Entstehung

3.1. Die Merkmale

Bromus secalinus besitzt eine Reihe von Kulturmerkmalen. Einige sind nicht innerhalb der gesamten Art anzutreffen wie kahle untere Blattscheiden oder verkümmerte Grannen. Andere Merkmale sind allgemein vorhanden und werden als wesentliche Eigenschaften dieser Art genannt. Eines davon ist die fehlende Brüchigkeit der Ährchenspindel. Erst hierdurch konnte *Bromus secalinus* zum obligat speirochoren Unkraut werden, das mit dem Getreide geerntet und wieder ausgesät wird.

Es bleiben daneben noch einige Merkmale übrig, die ebenfalls charakteristisch für *Bromus secalinus* sind und allgemein im Sinne einer Anpassung an das Aussehen von Getreidekörnern gedeutet werden: eine verdickte, U- bis V-förmig gebogene Karyopse, Deckspelzen mit um das Korn eingerollten Rändern sowie eine zwischen den Deckspelzen freiliegende Ährchenachse.

3.2. Die traditionelle Erklärung der Entstehung der Merkmale

Scholz (1996, S. 114) beschreibt die übliche Hypothese zur Entstehung der Unkräuter vom „konvergenten Entwicklungstyp", indem „auf Ackerstandorten durch unbewußte, gerichtete und stabilisierende Selektion bei der Kultivierung und Ernte der genutzten Pflanzen mehr oder weniger große Ähnlichkeiten im Habitus, in der Phänologie und eventuell in Diasporeneigenschaften bei Kulturpflanzen und Unkräutern" entstanden. Dabei hätten eine gemeinsame „Evolution (co-evolution) und gleichartig wirkende Selektionsdrücke […] zu partiell konvergenter Merkmalsausprägung" geführt, „so daß sich gleichsam durch ‚Nachahmung' von Kulturpflanzeneigenschaften, durch Kulturpflanzen-Mimikry (crop mimicry) Schutzanpassungen gegenüber Unkrautbekämpfungsmaßnahmen des Menschen, mimetische Unkräuter (mimetic weeds) herausbildeten."

Scholz & Mos (1994, S. 219) führen spezieller zur Sippengenese von *Bromus secalinus* aus, dass seine Vorfahren „nach selektionstheoretischer Vorstellung durch unbewußte Auslese bei der Ernte dieser Getreide allmählich in den Kulturzustand überführt wurden" und *Bromus secalinus* vor einer Inkulturnahme „ein mimetisches Unkraut der Getreidefelder war (‚Frucht-Mimikry'[…])".

Es stellt sich die Frage, ob sich diese Merkmale wirklich immer stärker im Laufe der Zeit im Sinne einer zielgerichteten, adaptiven Evolution angepasst haben, indem die weniger kornähnlichen Früchte deutlich geringere Chancen hatten, zur Wiederaussaat zu gelangen.

3.3. Alternative Erklärungsansätze und offene Fragen: das Thema dieser Arbeit

Scholz & Mos (1994, S. 219) gehen davon aus („Hypothese"), dass *Bromus secalinus* „eine ‚primäre Kulturpflanze' (primary crop, cultigene Art s. str.)" ist, „die ihre Domestikationsmerkmale direkt in Abänderung der wilden Stammform, ohne den Umweg über ein Unkrautstadium, erworben hat und erst sekundär eine ökologische Nische in den Getreidefeldern fand". Nach Scholz & Mos (1994, S. 219–220) sprechen für diese Hypothese „die mit *B. mango* vielen morphologisch-biologischen gemeinsamen, cultigenen Adaptionen", wobei es im „Entstehungsgebiet des *B. mango* in Südamerika […] außer dem Mais (*Zea mays* L., der hier außer Betracht bleiben kann) keine Getreideart" gab, „an die sich eine *Bromus*-Wildart durch unbewußte Auslese bei der Ernte mimetisch angepaßt haben könnte."

Bei Scholz & Mos (1994) deutet sich ein deutlicher Wandel des Erklärungsansatzes der Entstehung der Kulturmerkmale des *Bromus se-*

calinus (und vieler anderer Arten) an, der in dieser Arbeit vervollständigt werden soll: die traditionellen Erklärungen über die Adaptivität einer Getreidekornähnlichkeit, der Samen-Mimikry und ihre Entstehung im Rahmen einer Co-Evolution mit den begleitenden Getreiden wird verworfen, da bei dem analogen Fall des *Bromus mango* mit entsprechenden Merkmalen diese Erklärungsansätze nicht angewandt werden können.

Dieser Argumentationswechsel von SCHOLZ & MOS (1994) wird hier voll und ganz unterstützt. Dabei geht es nicht so sehr um die Frage, ob *Bromus secalinus* eine primäre Kulturpflanze ist oder nicht, sondern um die Ansicht, dass es aus Analogiegründen eine Erklärung der Merkmalsursprünge geben muss, die keine Adaptivität einer Getreidekornähnlichkeit, keine Samen-Mimikry und keine Co-Evolution benötigt. Ein Problem ist hierbei, dass die Vorstellungen im Rahmen einer adaptiven Annäherung der Karyopsenform an ein Getreidekorn eine vollständige Erklärung geliefert haben, warum die Merkmale entstanden sind. Lässt man die traditionellen Erklärungen fallen, so bleibt die Frage des „Warum?" ungeklärt. Intention dieser Arbeit ist es, für die Merkmalsentstehung Erklärungsansätze anzubieten, die ohne Co-Evolution etc. auskommen.

SCHOLZ (1996, S. 114) stellt in Frage, ob bei der Sippengenese von *Bromus secalinus* und anderen mimetischen Unkräutern „ausschließlich gradualistisch-zielgerichtete Selektionsprozesse bei der Mimikry-Evolution entscheidend waren und nicht vielleicht auch andere Ereignisse („exaptations" im Sinne von GOULD &VRBA 1982 […])". Auch auf diese Frage soll im Rahmen dieser Arbeit eine Antwort gegeben werden, speziell ob es Phänomene der Exaption (exaptation) im Rahmen der Entstehung der Kulturpflanzenmerkmale des *B. secalinus* gegeben hat.

4. Ein Experiment

Einen anderen Blickwinkel auf die Situation soll ein kleines Experiment eröffnen, das leicht wiederholt werden kann. Zur Motivation zeigt Abb. 1 Querschnitte durch reife Körner von *Bromus secalinus* s. str., *Bromus secalinus* subsp. *decipiens* BOMBLE & H. SCHOLZ und *Bromus commutatus* L. s. str. Man sieht die unterschiedlich verdickten und gerollten Körner mit anliegender Deckspelze.

Hiervon abgeleitet wird das folgende Experiment durchgeführt (vgl. Abb. 2): Ein Gefrierbeutel wird auf einer Seite mit Paketklebeband beklebt. Der Gefrierbeutel dient zur Simulation der Karyopse, das Klebeband zur Simulation der Deckspelze. Um die „Zentralnaht" der Karyopse nachzuempfinden, wird nun eine Klebebandrolle mit außen liegender Klebefläche von oben nach unten in den Gefrierbeutel geklebt, wobei ganz unten eine Verbindung der beiden Fächer offen bleibt.

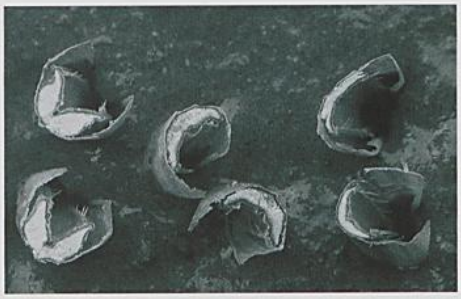

Abbildung 1. Querschnitte durch reife Körner: links – *Bromus secalinus* s. str., 23.07.2005, Lamersdorf/Inde, F. W. BOMBLE; Mitte – *B. secalinus* subsp. *decipiens*, 17.7.1997, östlich Aachen-Orsbach, F. W. BOMBLE; rechts – *B. commutatus* s. str., 26.6.1997, Beckum-Holtmar, G. H. LOOS.

Figure 1. Cross-sections through ripe grains collected in North Rhine-Westphalia: left – *Bromus secalinus* s. str., 23.07.2005, Lamersdorf/Inde, F. W. BOMBLE; middle – *B. secalinus* subsp. *decipiens*, 17.7.1997, east of Aachen-Orsbach, F. W. BOMBLE; right – *B. commutatus* s. str., 26.6.1997, Beckum-Holtmar, G. H. LOOS.

Nun wird die Tüte in der zusammengeklebten Mitte des oberen Randes gehalten und schrittweise Wasser eingefüllt. Man kann beobachten, dass die Form des Konstrukts sich bei geringer Füllmenge kaum ändert und insbesondere die Tüte flach bleibt (Abb. 2 links). Dies ändert sich jedoch bei stärkerer Wasserfüllung. Nun dehnen sich die beiden „Kammern" des Gefrierbeutels an der nicht beklebten Seite nach außen aus. Diese verdickten Seiten biegen sich aufeinander zu (Abb. 2 rechts).

5. Der Kornverdickungs-Merkmalskomplex

Analog dazu kann man davon ausgehen, dass es entsprechende Kräfte in der noch weichen Karyopse sind, die bei zunehmender Verdickung ein Einrollen bewirken: eine Verdickung des Korns zerstört das ausgeglichene Kräfteverhält-

Abbildung 2. Experiment zur Kornkrümmung: eine einseitig verstärkte und in zwei Kammern aufgeteilte Plastiktüte wird gleichmäßig mit Wasser gefüllt (Pfeile zeigen den Wasserstand an). Links: bei geringer Wasserfüllung bleibt die Tüte fast flach. Rechts: Bei zunehmender Wasserfüllung biegen sich die beiden größer werdenden Kammern nach innen.

Figure 2. Experiment about grain curvature (arrows are showing the water level): a plastic bag is reinforced at one side and divided into two parts. It is filled even with water. Left: If filled with less water, the bag keeps nearly flat. Right: If filled with more water, the two parts get thicker and turn towards each other.

nis im ursprünglich flachen Korn. Allen entstehenden Kräften in Richtung der festen Deckspelze steht eine Gegenkraft der nach außen unbiegsamen Deckspelze entgegen. Da die dünne Vorspelze nachgibt, biegt sich das Korn nach innen.

Aus dem Experiment geht somit hervor, dass die Korneinkrümmung gar keines langen evolutiven Prozesses einer langsamen Merkmalsanpassung bedarf, sondern es einen physikalisch begründeten Zusammenhang zwischen der Korndicke und der Krümmung des Korns gibt.

Dieser bewirkt, dass ein dickeres Korn stärker gekrümmt ist als ein dünneres.

Ebenso kann die Einkrümmung der Deckspelze nicht isoliert davon betrachtet werden. Man kann selbst bei Vertretern der *Bromus hordeaceus*-Gruppe ohne jede speirochoren Eigenschaften feststellen, dass sich die Deckspelzen einkrümmen, wenn die Möglichkeit dazu besteht – z. B. bei den oberen Blüten eines Ährchen oder bei fehlender Fruchtbildung. Wenn eine sich einkrümmende Karyopse den Weg freimacht, folgt die Deckspelze und krümmt sich ihrerseits um die Karyopse. Auch hier ist kein evolutiver Anpassungsprozess nötig, um den Merkmalsursprung zu erklären. Die sich einkrümmenden Deckspelzen bewirken, dass die Ährchenachse sichtbar wird.

Zusammenfassend kann man von einem Kornverdickungs-Merkmalskomplex sprechen. Entscheidend ist die Dicke des Korns. Davon hängt der Grad der Einkrümmung des Korns ab, der den Grad der Einkrümmung der Deckspelze und schließlich die Ausbildung einer sichtbaren Ährchenachse bestimmt.

Es spielen hier auch noch andere Faktoren hinein. So dürfte es an der abweichenden Deckspelzenform und -größenrelation liegen, dass die Ährchenachse bei *Bromus secalinus* stärker sichtbar ist als bei *Bromus grossus*. Dies ändert aber nichts an den grundsätzlichen Zusammenhängen in dem beschriebenen Merkmalskomplex.

5.1. Selektiv wirksame Mechanismen

Die Dicke der Karyopsen hängt eng zusammen mit der Ausbreitungsmöglichkeit, insbesondere der Fernausbreitung. Ein geringeres Gewicht unterstützt ein Haften an Tieren ebenso wie eine Windausbreitung. Beides wird durch ein größeres Gewicht zunehmend erschwert. Somit ist davon auszugehen, dass die Notwendigkeit einer guten Fernausbreitung einen selektiven Druck gegen einer Verdickung der Karyopsen erzeugt. Fällt (teilweise) eine Notwendigkeit zur Fernausbreitung weg, so entfällt auch (teilweise) selektiver Druck gegen die Kornverdickung. Gibt der Standort genügend Energie zur Verdickung der Karyopsen her, wie das auf gedüngten Kulturflächen in der Regel der Fall ist, steht einer Verdickung der Karyopsen nichts mehr im Wege.

Die Verdickung des Korns führt zu einer besseren Ernährung des Keimlings. Wenn eine Auslese gegen schwerere Verbreitungseinheiten nicht mehr greift, entsteht ein selektiv wirksamer Druck in Richtung einer besseren Erstversorgung der Keimpflanze und somit zur Kornverdickung.

Verschiedene Evolutionswege der Entstehung von Kulturpflanzenmerkmalen, speziell des Kornverdickungs-Merkmalskomplexes, werden im Folgenden mit Hilfe dieser selektiv wirksamen Mechanismen präzisiert.

5.1.1. Kulturpflanzen und speirochore Unkräuter

Bei einer Kulturpflanze oder einem speirochoren Unkraut ist (zumindest bei früheren Verfahren der Saatgutreinigung) die Wiederaussaat durch den Menschen weitgehend gesichert. Dünne Karyopsen zur Fernausbreitung sind nicht notwendig. Somit dürfte es bei guter Nährstoffversorgung unter diesen Voraussetzungen fast zwangsläufig zu einer weitestgehenden Kornverdickung kommen, die eine optimale Versorgung der Keimpflanze sichert. Auch weitere Eigenschaften der Wildpflanzen *Bromus commutatus* und *B. racemosus* können deswegen bei *B. secalinus* entfallen, wie eine voll ausgebildete Granne. Bei *B. bromoideus* hat sich sogar die typische Form der Deckspelze aufgelöst hin zu „Auswüchsen" am Deckspelzenrand (grannenartig an der Spitze der Deckspelze und eingeschnitten am Rand).

Vorrausetzung der extremen Änderungen ist die Miternte, im Fall von *Bromus secalinus* insbesondere durch die fehlende Brüchigkeit der Ährchenachse. Erst hierdurch entfällt der selektive Druck zu einer Selbstausbreitung vollkommen, und es wird ein weitgehender Gestaltwandel möglich. Dies lässt sich auch an den deutlichen Änderungen anderer Kulturpflanzen und speirochorer Unkräuter bestätigen.

5.1.2. Verwilderungsprodukte von Kulturpflanzen und speirochoren Unkräutern

Entfällt bei einem speirochoren Unkraut (partiell) die Miterntefähigkeit, wird (teilweise) der selektive Druck zugunsten besserer Fernausbreitung reaktiviert. Entsprechend werden die Karyopsen wieder dünner, was eine Abschwächung der sekundären Merkmale des Kornkrümmungs-Merkmalskomplexes zur Folge hat. Im Sinne des von SCHOLZ (1996) hervorgehobenen genetischen Rückschlags entstehen wieder Sippen mit Merkmalen, die denen der Vorfahren der Kulturpflanzen und speirochoren Unkräuter ähneln.

Abbildung 3. Reife Ährchen der Aachener Sippe von *Bromus secalinus* L. subsp. *decipiens* BOMBLE & H. SCHOLZ (vorläufig benannt als *B. aquisgranensis* BOMBLE & PATZKE ined.). F. W. BOMBLE, 21.07.2005.

Figure 3. Ripe spikelets of the taxon of *Bromus secalinus* L. subsp. *decipiens* BOMBLE & H. SCHOLZ, which grows near Aachen/North Rhine-Westphalia (= *B. aquisgranensis* BOMBLE & PATZKE ined.). F. W. BOMBLE, 21.07.2005.

5.1.3. Besiedlung heutiger Agrarstandorte

Ähnliche Morphotypen können aber auch auf dem umgekehrten Weg entstehen. Bei heutiger agrarischer Nutzung ist eine Fernausbreitung durch Verschleppung durch Mensch und Maschine oft gesichert. Für eine Nahausbreitung reicht ein Ausstreuen der Verbreitungseinheiten aus. Durch maschinelle Bearbeitung mit schweren Maschinen werden diese noch weiter verteilt. Hierdurch ist der selektive Druck zugunsten besserer Fernausbreitung auf Agrarstandorten heute verringert. Auf den gut gedüngten Flächen steht damit einer (geringen bis mäßigen) Vergrößerung der Verbreitungseinheiten, speziell einer Verdickung der Karyopsen nichts mehr im Wege. Die sekundären Merkmale des Kornkrümmungs-Merkmalskomplexes werden damit automatisch verstärkt.

5.2. Adaptivität und Exaptivität

Das Experiment und seine Auswertung ändern deutlich die evolutive Sicht auf die Entstehung von Merkmalen bei *Bromus* Sect. *Bromus*. Die Ähnlichkeit des Kornes der speirochoren Unkräuter (und der Kulturpflanze *Bromus mango* aus der Sect. *Ceratochloa*) mit Getreidekörnern liegt nicht an einem adaptiven Prozess im Sinne einer Co-Evolution, sondern am gleichartigen Aufbau der beteiligten Karyopsen.

Somit ist die Ähnlichkeit mit dem Getreidekorn nicht adaptiv, sondern exaptiv im Sinne von GOULD & VRBA (1982). Der selektive Vorteil der Ähnlichkeit mit einem Getreidekorn ist bei diesen speirochoren Unkräutern nicht der Grund für die Entstehung des Merkmals. Die Ähnlichkeit hat sich unabhängig davon entwickelt, konnte jedoch, sobald sie vorlag, als selektiver Vorteil nützlich sein.

6. Evolution kulturbeeinflusster Merkmale bei *Bromus* Sect. *Bromus*

Es bestätigt sich, dass die am stärksten verdickten Körner und andere deutliche Kulturmerkmale bei *Bromus* Sect. *Bromus* sämtlich bei speirochoren Unkräutern/Kulturpflanzen ausgebildet sind: *Bromus secalinus* s. str., *B. bromoideus*, *B. grossus*, *B. pseudosecalinus* s. str. und *B. arvensis* subsp. *segetalis*.

Etwas verdickte Körner treten bei den *decipiens*-Typen auf, die zuerst von BOMBLE & SCHOLZ (1999) als *Bromus secalinus* subsp. *decipiens* BOMBLE & H. SCHOLZ (vgl. Abb. 3) beschrieben und später von SCHOLZ (2003) als *B. commutatus* subsp. *decipiens* (BOMBLE & H. SCHOLZ) H. SCHOLZ in neuer Umgrenzung neu kombiniert wurden. Nach Ansicht von Prof. Dr. E. PATZKE und dem Verfasser (ausführliche Darstellung in Vorbereitung) lassen sich bei den Pflanzen des *decipiens*-Typs deutlich zwei Arten unterscheiden. Einerseits gibt es die in Aachen, aber auch in anderen Teilen des Rheinlandes gefundene Sippe, die in einigen Merkmalen *B. secalinus* genähert ist und wesentlich den ursprünglichen Ansichten von BOMBLE & SCHOLZ (1999) zugrunde lag. Diese als *B. aquisgranensis* BOMBLE & PATZKE ined. vorläufig benannte Sippe zeigt eindeutig Merkmalseinfluss von *Bromus secalinus* s. str. und dürfte nach Ansicht des Verfassers ein Verwilderungsprodukt dieser Art darstellen. Die SCHOLZ (2003) bei der Neukombination von *B. commutatus* subsp. *decipiens* im Wesentlichen zugrunde liegenden süddeutschen Populationen stehen dagegen *B. commutatus* s. str. wesentlich näher und lassen eine Neuentstehung der *decipiens*-Merkmale durch Wechsel auf Agrarstandorte vermuten.

7. Diskussion

7.1. Saatgutreinigungsmethoden, speziell das Worfeln

WILLERDING (1986) erwähnt für mehrere Unkräuter die Größen-/Gewichts-Zunahme der Verbreitungseinheiten, oft begründet mit der Saatgutreinigungs-Methode des Worfelns, das die Ausbildung schwerer Verbreitungseinheiten fördert.

Es ist möglich, dass die von WILLERDING (1986) beschriebenen Mechanismen der Saatgutreinigung in historischer Zeit die zunehmende Schwere der Verbreitungseinheiten vorangetrieben haben, auch bei *Bromus secalinus* (WILLERDING 1986, p. 77): „Es liegt der Verdacht nahe, daß es durch die Verfahren der Erntereinigung allmählich zu einer Anreicherung besonders großfrüchtiger Formen gekommen ist.".

B. pseudosecalinus s. str. ist ein erst in jüngerer Zeit entstandener Begleiter von *Lolium*-Kulturen, so dass ein Einfluss der Saatgutreinigung des Worfelns auf die Entstehung seiner Kulturmerkmale sehr unwahrscheinlich ist. Das Worfeln könnte somit zwar einen verstärkenden Einfluss auf die Ausbildung von Kulturmerkmalen bei *Bromus* Sect. *Bromus* und anderen Verwandtschaftskreisen gehabt haben, ist aber nicht essentiell für ihre Entstehung.

7.2. Kulturpflanzen und speirochore Unkräuter

Bei der Gegenüberstellung von Kulturpflanzen und speirochoren Unkräutern ergibt sich grundsätzlich die Frage, ob hier wirklich ein Gegensatz vorliegt und dieser Unterschied nicht nur davon abhängt, ob eine Art genutzt wird oder nicht. Man kann sich nicht nur bei *Secale cereale* und *Lepidium sativum* (vgl. SCHOLZ 1996), sondern auch bei anderen Kulturpflanzen fragen, ob sie nicht zu Beginn ihrer Existenz als speirochore Sippen in Kulturen anderer Arten entstanden sind. Es ist davon auszugehen, dass in den meisten Fällen der Wegfall der Eigenschaften, die ein Ausfallen der Früchte verhindern, anfänglich nur eine zufällige Mutation war, die sich aber schnell etablieren konnte, sobald sie entstanden ist.

Danksagung

Herzlich danke ich Dr. NICOLE JOUßEN (Jena) für die Durchsicht des Textes, Dr. habil. GEROLD HÜGIN (Denzlingen) für Duplikate von Herbarbelegen und Saatgut der süddeutschen Populationen von *Bromus commutatus* subsp. *decipiens* und Prof. Dr. ERWIN PATZKE (Aachen) für gemeinsame Untersuchungen im „*Bromus secalinus-decipiens-commutatus*-Umfeld".

Literatur

BOMBLE, W. & SCHOLZ, H. (1999): Eine neue Unterart des *Bromus secalinus* (*Gramineae*) – ein sekundäres Unkraut. – Feddes Repertorium (Berlin) **110**, 425–438

GOULD, ST. J. & VRBA, E. S. (1982): Exaptation – a missing term in the science of form. – Paleobiol. (Ithaka) **8**, 4–15

SCHOLZ, H. (1996): Das Archäophytenproblem in neuer Sicht. – Schriftenreihe Vegetationsk. (Bonn) **27**: 431–439

SCHOLZ, H. (2003): Die Ackersippe der Verwechselten Trespe (*Bromus commutatus*). – Botanik und Naturschutz in Hessen (Frankfurt am Main) **16**, 17–22

SCHOLZ, H. & MOS, U. (1994): Status und kurze Geschichte des ausgestorbenen Kulturgetreides *Bromus mango* E. DESV. – und die Genese des *Bromus secalinus* L. – Flora (Jena) **189**, 215–222

REICHHOLFF, J. H. (1992): Erfolgsprinzip Fortpflanzung. Die Evolution des Laufens, Fliegens, Schwimmens und Grabens. – Stuttgart (Verlag Eugen Ulmer), 186 S.

WILLERDING, U. (1986): Zur Geschichte der Unkräuter Mitteleuropas. – Neumünster (Karl Wachholtz Verlag), 382 S.

Anschrift des Autors:
Dr. F. WOLFGANG BOMBLE, Seffenter Weg 37, D-52074 Aachen