

Studier öfver släktet *Atropis*. 1—2.

Af OTTO R. HOLMBERG.

1. *Atropis suecica* nomen novum.

Cæspitosa. Culmi erecti vel decumbentes, satis molles. Panicula laxa, ramis capillaribus patentibus, fructiferis deflexis. Spiculæ subteretes, quadruplo longiores quam latiores, sparsæ, laxifloræ, e floribus 5—7 compositæ. Glumæ acuminatæ. Palea inferior in apicem obtusiusculum attenuata, 3—3½ mm. longa. Antheræ vix 1 mm. longæ. Achenium paleis plane inclusum.

Syn.: Festuca capillaris Liljeblad, Utk. till Sv. Fl. ed. II (1798) pag. 48 (quæ formam reductam speciei sistit); *Molinia capillaris* Hartman, Flora ed. I (1820) pag. 56; *Glyceria capillaris* C. J. Lindeb. in sched., non Wahlb. Fl. Gothob. (1820) pag. 17, nec *Atropis capillaris* Schur, (Index ad) Enum. Pl. Transsilv. (1866) pag. 889.

Från *A. maritima*-gruppen skiljes denna art bl. a. genom frånvaron af mångbladiga, perennerande skott, genom mjukare blad och strån och genom kortare antherer. Dess skilnad från den mera närstående *A. distans* framgår af nedanstående beskrifning, grundad på väl utbildade exemplar från Lomma.

Strå 40—60 cm. högt med 3—4 ledknutar. Blad rännformiga, särskildt de nedre ofta senare platta och slaka, långt tillspetsade, med huflik spets, 8—12 cm. långa, 3—4 mm. breda, på senare utvecklade skott smalare. Snärp tvärhugget, något upprispadt (hos *A. distans* mera afrundadt). Vippa — från nedersta förgreningen räknadt — normalt 15—25 cm. lång med nedtill 3—6 grenar tillsammans, de större 7—10 cm. långa, ofta dubbelt förgrenade, efter blomningen vinkelrätt utspärrade, i fruktstadiet till bakaslagna och vippan därigenom afbruten. Småax glesare sittande än hos *A. distans*, ej så hopade mot grenspetsarna, i fruktstadiet nästan trinda, 7—9 mm. långa, 1½—2½ mm.

breda, glest 5—7-blommiga (hos *A. distans* 5—6 × 2—2½ mm., tätblommiga), grågröna med svag violett anstrykning. Skärmjäll kortspetsade (hos *A. distans* rundtrubbiga, oftast snedt urnupna). Yttre blomfjäll 3—3½ mm. långt (hos *A. distans* 2—2½ mm.), något tillspetsadt, i den trubbiga spetsen svagt fransadt, i nedre hälften klädt med spridda, nästan tilltryckta hår, blott närmast under spetsen violett. Ståndare knappt 1 mm. långa, tjockare än hos *A. distans*. Frukt längre och smalare, innesluten inom de i spetsen vanligen tätt hopslutna blomfjällen, omkr. 1¾ mm. lång.

Förekommer på dyiga hafsstränder, ungefär i vattenlinjen, stundom ute i vattnet och går här längre ut än *A. distans* och *A. maritima*; äfven finnes den vid vattensamlingar eller fuktigare ställen inne på strandängarna. Artens utbredningsområde sträcker sig från midten af *Skånes* västkust öfver *Blekings* och *Smålands* kuster till *Öland* och *Gotland*; dessutom en enstaka lokal i *Halland*. Huruvida den också finnes på andra sidan Östersjön och Öresund, har jag ej kunnat öfvertyga mig om, emedan dessa traktors flora i allmänhet är synnerligen klent representerad i våra allmänna herbarier. Riksmuseets och Lunds Bot. Museums extraskandinaviska herbarier innehålla inga hit hänförliga exemplar.

Lokaler: *Skåne:* Barsebäck, Bjerred, Lomma (riklig), Malmö (där den nu på grund af utfyllning af stränderna sannolikt försvunnit), Limhamn, Trelleborg (1823, E. Fries, i Upsala B. M:s herb.), Simrishamn. *Bleking:* Karlskrona, Kungshall, Stumholmen, Torruns udde. *Småland:* Kalmar (på mudderfyllning, Aug. 1878, K. J. Lönnroth). *Öland:* Borgholm, Näsby i Ås s:n, Ottenby (särskildt från sistnämnda lokal innehålla herbarierna många exemplar, vanligen under namn af *Glyceria festuceæformis* eller *Gl. distans* v. *capillaris*). *Gotland:* Gothem, Hammars Norrlanda s:n, Klinta, Ljugarn, Skenholmen, Tjelders Boge s:n, Västergarns holme. I Upsala B. M:s herbarium ligger dessutom ett ex. från *Halland:* »Varberg 1842. Herb. E. Fries.» (nom. *G. distans*).

Ehuru *Atropis suecica* för bortåt ett sekel sedan varit urskild och rätt tydligt beskrifven, har jag dock ansett det nödigt här lemna en utförligare beskrifning på densamma, emedan den snart åter fallit i glömska, därigenom att den förblandats med former af öfriga *Atropis*-arter; förväxling med hybriden *A. distans* \times *maritima* och dess många former torde också ha bidragit till, att man blifvit tveksam om växtens arträtt.

Första gång denna växt urskilts synes ha varit i Liljeblands Flora, 1:a uppl. (1792), där den upptages som varietet A) af *Festuca* (= *Glyceria*) *fluitans*. I de tvänne följande upplagorna af samma arbete har förf. fört släktena *Glyceria* och *Atropis* till *Poa*. Däremot har han här ej blott upptagit den öländska växten som särskild art, utan ock — egenomligt nog — hänfört den till ett annat släkte, *Festuca*. I andra upplagan (1798), liksom i tredje upplagan (1816) heter det sålunda:

»*Festuca capillaris* (Hår-Svingel). Bl. vippan lutande; småaxen trinda, utan borst; strået nedtill kulliggande (med utbredda grenar). Blad tagellika. 4 V. på Öland nära hafsstranden r. Är ganska liten nästan som *Carex capillaris*, hvilken den med sina små bl. ax och smala bl. skaff liknar. Med Mannagräset har den annars någon likhet; men bladen äro trinda, bl. axen 4, högst 5-blommiga. Bör med *F. fluitans* icke sammanblandas.»

Något autentiskt ex. af *Festuca capillaris* Liljeb. har jag vid genomseende af museiherbarierna i Upsala, Stockholm och Lund icke lyckats finna. Af beskrifningen i och för sig är det ej lätt att sluta sig till, hvilken art förf. afsett, men de nämnda herbarierna innehålla (under namn af *Festuca capillaris* eller *Glyceria festucaiformis*) åtskilliga ex. af en liten, reducerad form af *Atropis suecica* från Öland, hvilken synnerligen väl öfverensstämmer med Liljeblands ofvanstående beskrifning, och det är därför intet tvifvel om, att *Festuca capillaris* Liljeb. verkligen tillhör denna art.

En för den tiden rätt god beskrifning af växten åter-

finna vi i första upplagan af Hartmans Flora (1820). Här heter det:

»*Molinia capillaris* Hn. vippan jemnt spridd, mångblommig; med utdragna hårskala nedböjda grenar; små-axen jemnbreda 7-blommiga med nästan spetsiga kronskal; strået uppstigande, slakt. (Ö. Rosén och Ahlqvist!). Alshögt mjukt strå, med 5—7 tums lång, 3—4 tums bred, glesblommig vippa. — *Festuca capillaris* Lilj.»

Denna beskrifning, som afser fullt utbildade, kraftiga exemplar från öländska lokaler, är mycket tydlig, och den åsyftade växten kan ej sammanblandas med hans *M. distans* och ännu mindre med hans *M. maritima*. Hartmans original-exemplar i Upsala Bot. Museums herbarium är också tydlig *Atropis suecica*.

För omkring ett sekel sedan hade man sålunda växten tydligt och klart urskild från närstående arter. Tyvärr börjar emellertid redan 2:a uppl. af Hartmans Flora (1832) att rubba grundvalarne för kännedomen om växten och dess arträtt. »*Molinia capillaris*» har naturligtvis blifvit eftersökt på andra ställen, man har trott sig finna likvärdiga former, hvilka dock icke kunnat fullt säkert skiljas från *Molinia distans*, till hvars formserier dessa naturligtvis i flertalet fall hört. Själfva namnet *capillaris*, om ock betecknande och utmärkt väl passande för den öländska arten, har understödt förväxlingen, i det man gjort denna karakter till hufvudsak och därför uppfattat *gracila former af M. distans* som liktydiga med *M. capillaris*. Följden har blifvit, att Hartmans Flora 2:a uppl. (liksom ock 3:e uppl., 1838) upptagit följande korta beskrifning, som tydligt angifver, att förväxlingen är gjord:

»(*Molinia distans*) β *capillaris* kronskalen spetsigare; vippans grenar hårskala nedböjda. (Öl. Ottenby schäferi-äng, Göteborg etc. N. Christiania). — *M. capillaris* Ed. 1.»

Än värre har emellertid förbistringen blifvit, sedan man hos oss godkänt den i utlandet gjorda identifieringen af *Festuca capillaris* med utländska nyare arter ur *Atropis-*

gruppen. Exemplar, som man ansett kunna tydas som *Glyceria festucaformis* (Host) Heynh., har man därvid funnit vid Varberg, och med den tveksamhet, som efter hand fått insteg rörande den öländska formens tydning, har man äfven sökt sammanställa denna med ofvannämnda art. En ganska karaktäristisk »öfvergångsformulering» finna vi i Hartmans Flora 4:de uppl. (1843), där det heter:

»(*Molinia maritima*) β *festucaformis* spädare till stjelk och blad; småaxen dubbelt mindre, blekgröna. (Hall. vid Varberg. Öl.) — *M. capillaris* Handb. ed. 1 från Öland öfverensstämmer med β i de lancetl. mer spetsiga kronorna, hvarföre den snarare hör hit, än till *M. distans*; imellertid afviker β nog mycket från hufvudarten».

Derefter hafva de följande upplagorna af floran nedanstående stereotypa formulering:

»(*Glyceria maritima*) **festuciformis* Heynh. vippan smal af få och korta grenar; bladen trådsmala. (Hall. Varberg. Öl.?). — *Molinia capillaris* Handb. ed. 1 från Öland synes höra till *G. festuciformis*».

Från 7:de uppl. hafva lokalerna ökats till: »Hall. Varberg. Boh. Koön. Öl. Ottenby och Näsby i Ås s:n». Under *Glyceria distans* har i 5:te och följande upplagor tillkommit:

»(*Glyceria distans*) β *capillaris* vippan slak af hårfina grenar».

Ingendera af dessa två former motsvarar emellertid till beskrifningen den i 1:a uppl. upptagna *Molinia capillaris*. De öländska lokalerna angifvas dock riktigt, och anmärkningen efter *G. festuciformis* liksom ock? efter Öl. visa, att exemplaren härifrån ej ansetts fullt identiska med exemplaren från västkusten.

I den helt omarbetade 11:te uppl. af Hartmans Flora (1879) har *f. capillaris* antagligen ansetts för en alltför obetydlig variation af *Glyceria distans* och därför uteslutits; för *Glyceria marit. v. festucaformis* äro inga lokaler angifna, hvilket antyder, att äfven denna varietet sannolikt ansetts vara af lägre valör. Hartmans utmärkta *Molinia capillaris*

från 1:a uppl. har sålunda i följande upplagor af floran efter åtskilliga raderingar till slut alldeles utplånats.

En annan äldre publikation, der Liljeblds *Festuca capillaris* omnämnes (såsom synonym) är P. F. Wahlberg Flora Gothoburgensis (1820). Här heter det sid. 17:

»*Glyceria capillaris*. — *Festuca capillaris* Liljebld. In littore marino arenoso, frequens. — Radix fibrosa. Culmi adscendentes vel subprostrati, cum foliis laxiores. Ligula ut *G. dist.* breviuscula, obtusa. Panicula ramis longioribus post florescentiam reflexis. Calyx 7- ad 9 florus. Gramen pallidius, post anthesin flavescens, in hisce oris vix pedale, panicula pollicari».

Detta namn har i senare tid af C. J. Lindeberg användts vid bestämningar af herbarieexemplar från Öland och andra fyndorter för *Atropis suecica*.¹⁾ Ehuru jag ej sett något autentiskt exemplar, synes mig dock åtskilligt tala för, att Wahlbergs växt *icke* är identisk med »*Festuca capillaris*.» Uttrycket »culmi subprostrati» leder tanken otvifvelaktigt på *Atropis maritima*-gruppens krypande skott. Uttrycket »in hisce oris» etc. visar tydligt, att W. här sökt identifiera den i Hartmans nyutkomna flora beskrifna öländska *Molinia capillaris* och ansett skilnaden obetydlig. Då Wahlbergs växt i Göteborgstrakten förekommer »in littore — — frequens,» borde emellertid otvifvelaktigt åtminstone något exemplar af växten från denna lokal finnas i herbarierna, men något ex. af *A. suecica* från nämnda trakt har jag ej lyckats få se. Uttrycket »post anthesin flavescens» ingifver snarare misstankar om, att man i Wahlbergs *Glyceria capillaris* bör se antingen former af *A. distans* × *maritima*, hvars på grund af steriliteten länge kvarsittande småax vanligen i »fruktstadiet» antaga en ovanligt klar gul

¹⁾ Lindeberg synes vid sitt arbete med *Atropis*-gruppen ej ha kommit riktigt underfund med arten, att döma af hans anteckningar på herbarieexemplar, där han ofta förväxlat *A. suecica* med *A. distans*.

färgton, eller ock *Atropis baltica* (= *Glyceria baltica* Lindeb.) i dess blekare västkustform.

Att Wahlberg själf ej varit så särdeles öfvertygad om sin växts artberättigande, synes för öfrigt framgå af hans »Anvisning till Svenska Foderväxternas kännedom» (1835), der han kallar *Glyceria capillaris* Wahlb. för »en yppigare varietet» af »*Molinia*» *distans*; och det är där till på köpet fråga om vegetationen på Ottenby schäferiäng, från hvilken lokal *A. suecica* redan af gammalt är mest känd.

I G. Wahlenberg: »Flora Suecica» (1831) sättes *Gl. capillaris* Wahlb. som en form af *Gl. distans* med karakteren: »pedunculis capillaribus,» medan *Festuca capillaris* Liljeb. upptages som synonym (forma minima) till *Gl. distans* β *arenaria*. I anmärkningen under *Gl. distans* säges bl. a.: »in litore limoso (ex gr. in Ottenby-schäferi-äng Oelandiæ, ubi *G. capillaris* Wahlb. nec Liljeb.) spiculæ tantum majores fiunt». — Egendomligt är här att se, att den från Öland beskrifna *Festuca capillaris* Liljeb. icke anses tillhöra den för nämnda lokal karakteristiska »formen,» medan deremot Wahlbergs från västkusten beskrifna art utan vidare identifieras med Ottenby-växten, oaktadt den, såsom jag ofvan visat, ej gärna kan vara identisk.

I N. J. Anderssons: Skandinaviens Gramineer (1852) upptages *Festuca capillaris* Liljeb. som synonym till *Glyc. distans* v. *pulvinata*, medan *Glyc. capillacea* Wahlb. Fl. Gothob. (feltryck i st. f. *capillaris*!) säges vara en »formförändring» af *G. distans* med »alldeles hårfina, nästan upprätta blomskaft, bildande en tätare vippa, uppkommen af ännu fetare växtställe.» Denna uppfattning af Wahlbergs *G. capillaris* är tydligen felaktig, och ännu mindre kan man häri spåra någon antydan om den verkliga *Atropis suecica*.

I Neuman: Sveriges Flora (1901) finnes ingen antydan om ifrågavarande växt. Till *Glyceria distans* \times *maritima* fogas visserligen som synonym: *G. festuciformis* auct. p. p., men hans begränsning af hybridens utbredning (i *kattegattensis* Neum. är troligen identisk med *G. capillaris* Wahlb.)

till bohusländska och halländska lokaler visar, att han ej hit fört den af gammalt kända öländska formen, hvarom uppgifter alldeles saknas. Hans öländska *G. baltica* och *G. baltica* × *distans* höra nämligen icke hit.

Efter denna framställning af de växlande öden, som växten inom vår svenska botaniska litteratur fått genomgå, vill jag i korthet nämna några exempel på, huru den utländska litteraturen förhållit sig till växten eller rättare till dess namn. Som jag ofvan nämnt, har jag icke i Riksmuseets eller i Lunds Botan. Museums samlingar lyckats finna något utländskt exemplar, som kan tydas såsom identiskt med *A. suecica*.

Reichenbach skriver i sin »Flora Germanica» (1830—32) under *Glyceria festucæformis* (som angifves endast från Medelhafstrakten): »Huc minime *Gl. capillaris* Wahlb. quod putarunt cl. M. et K. auctor autem illius in herbario meo correxit.» — Längre ned under *Gl. distans* heter det: »Variat tenuior: *G. capillaris* Wahlb.» — I densammes »Agrostographia Germanica (Icones, 1834) afbildas under N:o 1610 ett ex. af »*Glyceria capillaris* Wahlb.» med anmärkningen: »Das Exemplar sonderte Herr Prof. Wahlberg in meinem Herbario von *Glyc. festucæformis* und bestätigte dessen Bestimmung.» Exemplaret är ungt, vippan ännu ej utvuxen ur slidan, någon ståndare ej afbildad och afbildningen öfverhufvud svår att identifiera. *A. suecica* synes det knappast kunna vara; snarast är det väl en ung *Gl. festucæformis* eller en hybrid mellan denna och någon annan art från dess utbredningsområde.

K. Richter upptager i »Plantæ Europææ» (1890) *Molinia capillaris* Hartm. ed. 1 som synonym till *Atropis distans*, medan *Festuca capillaris* Liljeb. fl. suec. ed. 2 sättes som synonym till *Atropis festucæformis* (Host) Richter; detta senare oaktadt växtens utbredningsområde begränsas till »Regio mediterranea.»

I Ascherson & Graebner: »Synopsis der Mitteleur. Flora» är *Festuca capillaris* Liljeb. satt som synonym till

Festuca distans (L.) Kunth *C. capillaris* Marss. (Flora von Neu-Vorpommern) d. v. s. hvad hos oss kallats *v. pulvinata*; *Glyceria capillaris* M. & K. sättes däremot riktigt som synonym till *Festuca palustris* Seenus (= *Atropis festucaeformis* (Host) Richter).

Atropis festucaeformis är emellertid enligt talrika ex. som jag sett liksom ock enligt beskrifningar i utländska floror en till *A. maritima*-gruppen hörande och således från *A. suecica* betydligt skild art. Ur Asch. & Gr:s beskrifning vill jag framhålla några karakterer, som tydligt skilja den från den senare:

»*Festuca palustris*: Blätter zusammengefaltet. Stengel ziemlich straff aufrecht, engröhrig. Rispenäste mitunter etwas verlängert und etwas abstehend. Ährchen meist violett überlaufen. Antheren 1.75—2 mm. lang.»

Dessa i utlandet vanliga sammanställningar af *A. suecicas* synonymer antingen med *A. distans* (i typisk eller reducerad form) eller med en art ur *A. maritima*-gruppen tyda också på sannolikheten af det antagandet, att *A. suecica* icke igenfinnes på Tysklands Östersjökust eller åtminstone icke där har någon större utbredning.

*

Af ofvanstående framgår sålunda:

1) att *Atropis suecica* är en från den närmast stående *A. distans* väl skild art;

2) att dess utbredningsområde är mycket begränsadt i jämförelse med den öfver hela Skandinavien och för öfrigt nästan hela Europa utbredda *A. distans*;

3) att *Atropis suecica* (= *Festuca* resp. *Molinia capillaris*) icke är att förväxla med den sydeuropeiska *A. festucaeformis* (= *Festuca palustris*), ehuru dessa båda såväl hos oss som i utlandet ofta uppfattats som synonymer;

4) att *Glyceria capillaris* Wahlb. icke är identisk med *Atropis suecica*.

Inom släktet *Glyceria* har sålunda artnamnet »*capillaris*» för denna växt förlorat sin prioritetsrätt, och så är äfven

förhållandet inom släktet *Atropis*. Vi ha nämligen redan en *Atropis capillaris* Schur, Enum. Pl. Transsilvaniae (1866). Prioritetsrätten för detta namn kan kanske uppfattas som något tvivelaktig, då namnkombinationen endast förekommer i registret (pag. 889) till nämnda arbete; där hänvisas emellertid till pag. 779, hvarest under *Atropis distans* äfven *Glyceria capillaris* Schur är upptagen. Namnet »*Atropis capillaris* Schur» är senare upptaget i Index Kewensis, där det hänföres till kollektivarten *Glyceria distans*.

Då sålunda det enda artnamn, som hittills rätteligen användts för vår art, af prioritetsskäl ej kan antagas, har jag måst gifva den ett nytt artnamn och därvid valt *Atropis suecica*, emedan arten, såsom af det ofvan sagda framgår, synes vara endemisk i vårt land. Omöjligt är dock ingalunda, att arten äfven skulle kunna uppletas på stränderna af de danska öarna och i Östersjöprovinserna, där det vore skäl eftersöka densamma.

*

Atropis suecica är rätt variabel. Bland dess former märkas:

f. gigantea: *culmus crassior, 60—80 cm. altus; folia latiora; panicula 25—30 cm. longa, 25—35 cm. lata.* — Skåne: Lomma.

var. angustifolia: *culmus elongatus, tenuis; folia c:a 1 mm. lata, elongata; spiculæ 3—4-floræ.* — Skåne: Lomma på strandängarna.

var. capillaris (Liljeb1. Sv. Fl. ed. II pro spec. sub Festuca; Hartm. Fl. ed. II pro var. Moliniæ distantis p. p.) *pumila, tenuis; folia canaliculata, setacea; panicula parva; rami paniculæ gracillimi, spiculis singulis vel perpaucis, 3—5-floris.* — Öland: Ottenby. Denna var. synes utgöra Liljeb1. ursprungliga *Festuca capillaris* och har i senare tid vanligen gått under namnet *Glyceria festucæformis*.

* * *

2. *Atropis distans* (L.) Griseb. \times *suecica* Holmb.*A. elata* Holmb.

Planta sterilis, inter parentes intermedia. Rami paniculae post anthesin reflexi vel patentis. Glumae breviter acuminatae vel subobtusae. Palea inferior $2\frac{1}{2}$ —3 mm. longa, apice angustior, rotundato-obtusae. Antherae angustae, polline evoluta destitutae.

Tätt tuftvad, vanligen 40—70 cm. hög. Vippa stor, något tätaxig, med nedböjda — utstående grenar. Småax omkr. 5 ggr så långa som breda (7—9 mm. långa, omkr. $1\frac{1}{2}$ mm. breda), trinda, något glest 6—8-blommiga, efter blomningen vanligen smutsigt violettfärgade, slutligen brun- eller ljusgula, länge kvarsittande, sterila.

Förekommer riklig bland stamarterna vid Lomma¹⁾; äfven vid Malmö och Bjerred. — C. J. Lindebergs *Glyceria distans* »f. *elata*» (in sched.) hör också hit enligt af Lindeb. bestämda exemplar i Riksmuseets och Upsala Botan. Museums herbarier från »Småland, Kalmar, Ängö, ^{12/7} 1897, leg. K. F. Dusén.»

Af hybriderna har jag funnit följande mera anmärkningsvärda former:

f. *expansa* (= *Glyceria distans* \times *maritima* f. *expansa* Holmb. in sched. 1904): *culmus altus, crassus; folia latiora; panicula valida, ramis crassiusculis, polystachyis, retrorsis; spiculae magnae, densius congestae, 7-florae.* — Vid Lomma, 1904 riklig på föregående års uppmuddring. Stod ännu kvar i enstaka tuftvor år 1908, ehuru lokalen för den ej synes vara lämplig. *A. suecica*, som naturligtvis samtidigt medföljt muddret, synes ej ha kunnat hålla sig kvar här. *A. distans* fanns däremot i riklig mängd.

¹⁾ De af mig insamlade och efter granskning och godkännande af auktor i växtbyte utlämnade exemplaren af *Glyceria distans* \times *maritima* f. *kattgatensis* Neum. från »Scania: Lomma in limo siccato e litore egesto, 15. VIII. 1904» torde samtliga höra till kombinationen *A. distans* \times *suecica*. Den förändrade växtplatsen (mudder) syntes mig då kunna fullt förklara möjligheten af en så förändrad typ af f. *kattgatensis*, och *A. suecica* kände jag då ej till.

f. gracillima: 20—40 cm. alta; culmus tenuis; folia angusta, canaliculata; rami paniculae gracillimi, subsimplices, etiam post anthesin erecto-patentes, spiculis paucis, 3—5-floris, plerumque obscure violaceis. — Vid Lomma och Malmö på torrare ställen, äfven på mudder.

Vetenskapsakademien d. 25 nov. Hälften af Wallmarkska belöningen, 1200 kr., tilldelades prof. H. Euler för hans arbete »Växtkemi, dess grunder och resultat. — Prof. Jak. Eriksson förevisade fotografier af ett antal med Klumprotsvampen (*Plasmodiophora Brassicæ*) artificiellt smittade växter samt redogjorde i korthet för svampens natur och historia.

Den 5 dec. Till intagande i Handlingarne antogs en afhandling af A. G. Nathorst: Palæobotanische Mitteilungen, 7.

Wettstein, R. v., Handbuch der Systematischen Botanik. II Bd. 2 Theil. Zweite Hälfte. s. 395—578. Wien 1908. Franz Deutike. 8 Mark.

Med detta häfte, som börjar med Synpetalerna, är arbetet afslutadt efter samma plan, som de föregående häftena. Bland de 700 figurerna i häftet äro många original.

Anemone Hepatica f. marmorata T. Moor, som omtalas i föregående häfte af denna tidskrift (s. 223), och uppgifvits för Skåne, Blekinge, Öland och Omberg, är ej sällsynt i södra Uppland i Stockholms närhet, där den t. ex. finnes i Danderyd och Österåkers socknar enligt flera års iakttagelser.

G. Lmn.

Reseanslag. Riksstatens större resestipendium för nästa år har tilldelats doc. B. Lidforss för att i Zürich praktiskt studera metoderna för särskiljande och bestämmande af i växterna uppträdande ägghviteämnen m. m. och eventuellt äfven i Wien eller Marburg idka bakteriologiska och mykologiska studier.

Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen.

VON HERMAN NILSSON-EHLE.

Auf Grund meiner Untersuchungen über die s. g. Vielförmigkeit alter Rassen bei selbstbestäubenden Getreidearten habe ich die Auffassung ausgesprochen¹⁾, dass die vielen erblichen Kleinformen (»Lebenstypen,» »Linien,» »Elementararten,» »Pedigreesorten,» oder wie man sie nennen mag), welche durch Reinzüchtung nach einzelnen Individuen bei solchen Getreidearten isoliert und als selbständige »systematische Einheiten« neben einander gehalten werden können, nur einen Spezialfall der erblichen (nicht von äusseren Umständen bewirkten) individuellen »Kreuzungs-Variabilität« bei den fremdbestäubenden Pflanzen und Tieren bezeichnen, indem sie als die konstanten Ueberbleibsel²⁾ der Spaltungsprodukte freiwilliger Kreuzungen (die ja auch bei normal selbstbestäubenden Getreidearten nicht völlig fehlen) betrachtet werden können, obwohl, da Fremdbestäubung zu geringem Prozent bei diesen Selbstbestäubern immer fortwährend stattfindet, stetig fortgesetzte Spaltungen auch bei diesen nicht ganz ausgeschlossen sind. Teils sind nämlich die Kleinformen nur lauter verschiedene Kombinationen einer Anzahl von Eigenschaften und Eigenschaftsabstufungen, teils wird man nach einer Kreuzung zwischen nur zwei solchen Kleinformen oder Elementararten tatsächlich ein Formengemisch von ganz derselben Art, wie es eine alte Landesrasse kennzeichnet, bekommen. Der einzige Unterschied ist, dass bei einer alten Rasse die Formen schon

¹⁾ Om lifstyper och individuell variation (Ueber Lebenstypen und individuelle Variation). Botan. Notiser 1907, p. 113. Ref. in Journ. f. Landwirtsch. 1908, p. 294.

²⁾ Dass die spaltenden Individuen bei fortgesetzter Selbstbestäubung nach einer Kreuzung in der Nachkommenschaft mehr und mehr prozentlich abnehmen und zuletzt von einem gewissen Areal verschwinden müssen, ist ja nämlich leicht zu zeigen.

grösstenteils konstant geworden sind (so weit dies beurteilt werden kann), während nach einer Kreuzung die konstanten Spaltungsprodukte allmählich, so zu sagen vor unseren Augen, gebildet werden.¹⁾

Nach der Mendelschen Entdeckung der Elementareigenschaften hat man aber ein ganz anderes Verständniss für die grosse Vielförmigkeit alter Rassen gewonnen, da die zahllosen Kleinformen nur als verschiedene Kombinationen einer relativ geringen Zahl einmal entstandener Elementareigenschaften betrachtet werden können. Auch lassen sich die vielen erblichen Abstufungen allerlei quantitativer Eigenschaften, welche verschiedene Kleinformen kennzeichnen und dieselben oft in eine ganz kontinuierliche Reihe stellen, z. B. die zahlreichen erblichen Abstufungen an Korngrösse, Halmlänge, Ähren- und Rispenotypus, Frühreife, Winterfestigkeit, Resistenz gegen Gelbrost u. s. w., einfach als nur verschiedene Kombinationen einer relativ geringen Anzahl von Einheiten erklären, welche durch ihr verschiedenes Zusammentreten vielfach mehrere Abstufungen als die Einheiten selbst bewirken.²⁾

Eine wichtige Voraussetzung dieser ganzen Betrachtungsweise ist jedoch, dass die s. g. »Merkmalspaare« vom Vorhandensein und Fehlen der Elementareigenschaft gebildet werden. Entweder besitzt die betreffende Form eine Elementareigenschaft oder nicht. Die Formendifferenzen werden nach dieser Auffassung also einfach davon bedingt, ob mehrere oder weniger Einheiten bei der Form vorhanden sind. Jede Einheit bildet mit dem entsprechenden Fehlen derselben ein Merkmalspaar. Auf die Weise kann man sagen, dass, wenn bei einer alten Rasse z B. 10 Ein-

¹⁾ Om nordskandinaviska och andra tidiga hafresorter och försök till deras förbättrande genom individualförädling och korsning. Sver. Utsädesfören. Tidskr. 1907, p. 209. Ref. in Journ f. Landwirtsch. 1908, pag. 306.

²⁾ Om nordskandinaviska hafresorter etc. I. c. — Något om nuvarande principer vid höstveteförädlingen på Svalöf. Sver. Utsädesfören. Tidskr. 1908, p. 165.

heiten vorkommen, welche nicht bei allen Formen der Rasse vorhanden sind sondern bei gewissen Formen fehlen, 1024 Kombinationen (= 1024 konstante Formen = Elementararten) bei dieser Rasse möglich sind.¹⁾

Es sind wohl die Untersuchungen von Correns welche den ersten Grund der Theorie vom Vorhandensein und Fehlen der Einheiten bei Pflanzenkreuzungen bilden²⁾. Bateson and Saunders haben denselben Erklärungsgrund zuerst bei gewissen Hühnerkreuzungen aufgestellt³⁾, wobei der Name »Presence and Absence Hypothesis« zuerst eingeführt wird, dann bei *Lathyrus odoratus*- und *Matthiola*-Kreuzungen⁴⁾, ferner Lock bei Erbsenkreuzungen, Wheldale bei *Antirrhinum*-Kreuzungen⁵⁾. Punnett spricht in seinem Buche »Mendelism«⁷⁾ aus, dass diese Presence and Absence Hypothesis nicht in Widerspruch mit der grossen Mehrzahl bisher konstaterter Fälle steht, und dass künftige Untersuchungen zeigen dürften, ob die wenigen Beispiele, die jetzt widersprechend scheinen, auch auf dieselbe Weise erklärt werden können. Lock⁸⁾ spricht aus, dass »in many cases the pair is represented by the presence and absence respectively of a certain definite feature.«

Meinestils glaube ich, dass diese Theorie einfach eins

¹⁾ Selbstverständlich muss man ja voraussetzen, dass viele Einheiten allen Formen der »Rasse,« der Art, der Gattung u. s. w. *gemeinsam* sind.

²⁾ Ueber Bastardirungsversuche mit *Mirabilis*-Sippen. — Zur Kenntniss der scheinbar neuen Merkmale der Bastarde. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. XX, 1902, p. 594; XXIII, 1905, p. 70.

³⁾ A suggestion as to the nature of the walnut comb in fowls. Proceed. Cambridge Phil. Soc. XIII, 3, 1905, p. 165.

⁴⁾ Bateson, Saunders and Punnett, Further experiments on inheritance in sweet peas and stocks. Prelim. account. Proceed. Roy. Soc. B. XXVII, 1906, p. 236. — Reports to the evolution committee of the Royal Society. Report III, London 1906.

⁵⁾ On the inheritance of certain invisible characters in peas. Proceed. Roy. Soc. B. LXXIX, 1907, p. 28.

⁶⁾ The inheritance of flower colour in *Antirrhinum majus*. Proceed. Roy. Soc. B. LXXIX, 1907, p. 288.

⁷⁾ 2 Edit. Cambridge 1907, p. 43.

⁸⁾ Recent progress in the study of variation, heredity and evolution, p. 265. London 1907.

der wichtigsten Prinzipien für die fortgesetzte Bastardforschung bildet.

Bei den Getreidearten, mit welchen Verf. seit dem Jahre 1900 gearbeitet hat, d. i. Weizen und Hafer, scheint sich nichts der Annahme entgegenzustellen, dass die Merkmalspaare wirklich das Vorhandensein und Fehlen der Elementareigenschaften bezeichnen und also nicht nur ein Latent- oder Aktivwerden (im Sinne de Vries') der einmal durch s. g. progressive Mutation neu entstandenen Elementareigenschaften.

Mit der Annahme von »Vorhandensein und Fehlen« bezeichnen Mutationen entweder spontanes Auftreten von Einheiten, die bei der Form vorher fehlen, oder spontanes Verschwinden von Einheiten, die vorhanden sind. Ob im vorigen Falle die Einheiten wirklich »neu« sind oder nicht, wer kann das eigentlich bestimmt behaupten? Bei den Getreidearten ist kein Auftreten von solchen Eigenschaften, die bei der betreffenden Getreideart nicht vorher bekannt waren, meiner Meinung nach bisher konstatiert worden, und auch wenn man solche Eigenschaften finden sollte, wie kann man eigentlich mit völliger Sicherheit sagen, dass sie nicht irgendwo bei der Art oder Gattung u. s. w. schon vorkommen oder einmal früher entstanden aber wieder verschwunden sind?

Man muss sich wohl also gegenwärtig damit begnügen zu sagen, ob die Einheiten bei den Formen vorhanden sind oder nicht.

Das oft behauptete sofortige Konstantwerden von Mutationen bei z. B. Weizen ist nämlich nach meinen Erfahrungen ¹⁾ ein Irrtum. Wenn z. B. die braune Ährenfarbe bei einem Individuum einer weissährigen Sorte auftaucht, so wird dies Individuum — wenn es nämlich in dem Jahre, wo es sich erst zeigt, d. h. als erste Generation, gefunden wird — immer, wie gewöhnlich bei Kreuzungen zwischen

¹⁾ Något om korsningar etc. Sver. Utsädesfören. Tidskr. 1906, p. 309. Ref. in Journal f. Landwirtsch. 1908, p. 299.

braun- und weissährigen Sorten, braune und weisse Abkömmlinge abspalten, Eine weissährige Abweichung in einer braunährigen Sorte wird aber erst in der zweiten Generation gefunden (weil die erste Generation braunährig ist) und muss folglich, auch wenn sie aus einer freiwilligen Kreuzung mit einer gelegentlich in der Nähe wachsenden weissährigen Sorte stammt, gleich nach ihrem »Entstehen« konstant sein. Dasselbe ist auch bei anderen Eigenschaften der Fall. Die Konstanz oder Spaltung der auftauchenden Abweichungen solcher Eigenschaften beweist nichts betreffend die Frage, ob diese Abweichungen Resultate von freiwilligen Kreuzungen oder spontane Mutationen sind. Hat ja doch de Vries den genialen Gedanken ausgesprochen, dass die Mutationen als Bastarde entstehen müssen oder können.

Aber auch wenn die erwähnten Abweichungen zum Teil wirkliche spontane Mutationen bezeichnen, was gar nicht unwahrscheinlich, aber noch nicht endgültig festgestellt worden ist, so geben jedoch die Erfahrungen bei den Getreidearten gar keinen Grund, weshalb man annehmen sollte, dass die Eigenschaften, wenn sie *zuerst* entstanden, (d. h. als progressive Mutationen) sich damals anders verhalten hätten, als wenn sie in der Gegenwart auftauchen. Besonders wichtig ist auch hervorzuheben, dass alle Eigenschaften, welche die Formendifferenzen bei den genannten Getreidearten bilden, tatsächlich spalten.¹⁾

Aus diesem Gesichtspunkte wird sich also nichts der Annahme entgegenstellen, dass die Merkmalspaare aus Vorhandensein und Fehlen der Einheiten gebildet werden.

Bei den *Kornfarbendifferenzen des Hafers*²⁾ liegen die Verhältnisse sehr einfach, und die Theorie von Vorhandensein und Fehlen ergibt sich hier so zu sagen von selbst,

¹⁾ Freilich giebt es ja Ausnahmen, aber es ist sicher erwiesen worden, dass solche Ausnahmen nur scheinbar sein können. Vergl. unten.

²⁾ Mit »Kornfarbe« wird hier natürlich die Farbe der Hüllspelzen verstanden.

wenn man die Resultate verschiedener Kreuzungen überblickt. Die Annahme von Latenz der Merkmale oder von Hybridmutationen, die man zuerst geneigt wäre aufzustellen, fällt weg, sobald die Regelmässigkeit in dem Auftreten der »neuen« Merkmale konstatiert worden ist.

Bei Kreuzungen zwischen schwarz- und gelbkörnigen Hafersorten, von denen ich seit dem Jahre 1900 sieben verschiedene (d. h. zwischen verschiedenen Sorten) gemacht und in die zweite-dritte u. s. w. Generationen verfolgt habe, spalten sich immer und in regelmässiger Zahl weisskörnige Individuen in der zweiten Generation ab. Dass die weisse Farbe nicht latent oder atavistisch ist, sondern einfach entstehen *muss*, wenn man die Annahme von den Merkmalspaaren als Vorhandensein und Fehlen der Einheiten festhält, ist ja leicht zu zeigen. Die schwarze und die gelbe Farbe bilden also kein Merkmalspaar, sondern bezeichnen jede eine Einheit. Schwarz (S) bildet ein Merkmalspaar mit seinem Fehlen (s), und gelb (G) mit seinem Fehlen (g). Es wird sich also folgendes Schema aufstellen lassen, wenn die schwarzkörnige Sorte die schwarze Einheit besitzt aber der gelben entbehrt.

$$\begin{array}{rcl}
 \text{schwarzkörnige} & & \text{gelbkörnige} \\
 \text{Muttersorte} & & \text{Vatersorte} \\
 \text{schwarz (S)} & \times & 0 \text{ schwarz (s)} \\
 0 \text{ gelb (g)} & & \text{gelb (G)}
 \end{array}$$

Es werden also ausser den Elternkombinationen schwarz + 0 gelb und 0 schwarz + gelb zwei neue konstante Kombinationen gebildet, nämlich schwarz + gelb (schwarzkörnig und mit der Muttersorte scheinbar identisch, weil die gelbe Farbe von der schwarzen gedeckt wird) und 0 schwarz + 0 gelb = weiss, welche letztere Kombination also als Neuheit auftritt.

Es ist also in der Tat eine dihybride Kreuzung. Die Spaltung in der zweiten Generation wird aus folgender Übersicht ersichtbar.

SG × SG schwarz	Sg × SG schwarz
» × Sg »	» × Sg »
» × sG »	» × sG »
» × sg »	» × sg »
sG × SG »	sg × SG »
» × Sg »	» × Sg »
» × sG gelb	» × sG gelb (gelblich)
» × sg » (gelblich)	» × sg weiss

Das Verhältniss in der zweiten Generation wird also 12 schwarz: 3 gelb (— gelblich): 1 weiss. Dieses Verhältniss hat sich auch bei den Kreuzungen, wo die Spaltungen in die dritte Generation verfolgt wurden, deutlich herausgestellt. Z. B. bei Kreuzung 0375, gelbkörnige Pedigreesorte aus Propsteier, × 0401, Schwarzer Glockenhafer, wurden folgende Zahlen gefunden:

Individuen der zweiten Generation: 155 schwarz, 43 gelb-gelblich, 15 weiss.

Parzellen der dritten Generation: 20 konstant gelb, 23 Spaltung gelb—weiss, 15 konstant weiss.

Gefund. Verhältniss der 2 Gener: 9.6 schwarz: 2.6 gelb-gelblich: 1 weiss = 2.7 schwarz: 1 gelb-gelblich + weiss.

Die Zahlen 2.6 und 9.6 sind allerdings etwas zu niedrig. Ebenso grosse Schwankungen des Verhältnisses 3:1 zeigen aber gewöhnliche Kreuzungen zwischen schwarz- und weisskörnigen Sorten, und es kann deshalb gar nicht bezweifelt werden, dass die betreffende Kreuzung dem dihybriden Schema wirklich folgt.

Ferner kann eine schwarzkörnige Sorte zugleich z. B. die graue Farbe als besondere Einheit besitzen, aber die graue Farbe wird von der schwarzen gedeckt. Bei Kreuzung mit einer weisskörnigen Sorte werden dann nach dem Schema

weisskörnige Muttersorte	schwarzkörnige Vatersorte
0 schwarz (s)	schwarz (S)
0 grau (gr.)	grau (Gr.)

folgende konstante Kombinationen gebildet: SGr. (schwarz-körnig = Vatersorte) Sgr. (schwarzkörnig und mit der Vatersorte scheinbar identisch, entbehrt aber der grauen Einheit), sGr. (graukörnig, tritt als Neuheit hervor), sgr. (weisskörnig = Muttersorte). Die Spaltung in der zweiten Generation wird, da schwarz und grau über ihr resp. Fehlen prävalieren und die graue Farbe von der schwarzen gedeckt wird, das Verhältniss 12 schwarz: 3 grau: 1 weiss zeigen.

Dieses Beispiel zeigt u. a. eine Kreuzung 0315, weisskörnig, \times 0670, schwarzkörnig, aus deutsch. Moorhafer. Zweite Generation zeigte:

187 schwarz, 38 grau (stärker oder schwächer), 17 weiss (ganz ohne sichtbares grau).

Verhältniss 11 schwarz : 2,2 grau : 1 weiss.

» 3,5 » : 1 grau + weiss.

Es kann also kein Zweifel bestehen, dass auch diese Kreuzung dem dihybriden Schema folgt, obwohl die weisskörnigen etwas zu zahlreich im Verhältniss zu den grau-körnigen sind. Es ist doch möglich, dass unter den 17 weisskörnigen einzelne Individuen mit sehr schwacher grauer Farbe sich vorfinden, denn bei den Bastardindividuen zwischen grau und weiss wird die graue Farbe (ebenso wie die gelbe bei Kreuzung zwischen gelb und weiss) bisweilen stark abgeschwächt und wenig sichtbar.

Eine dritte Möglichkeit besteht darin, dass eine schwarzkörnige Sorte zugleich sowohl die gelbe als die graue Farbe besitzt. Dann sollen folglich nach Kreuzung mit einer weisskörnigen Sorte nebst schwarzen und weissen Formen auch gelbe, graue und gelb + graue Formen abgespaltet werden. Oder wenn man eine schwarzkörnige Sorte, die zugleich grau besitzt, wie die oben erwähnte 0670, mit einer gelbkörnigen Sorte kreuzt, dann wird man als »Neuheiten« grau- und weisskörnige Formen bekommen. Das ist auch bei einer Kreuzung 0670 \times 0386, Goldregenhafer, eingetroffen, obwohl die nähere Ausführung der gewonnenen Zahlen einer ausführlicheren Darstellung vorbehalten werden muss.

Bei Kreuzung zwischen gelb- und graukörnigen Sorten erhält man selbstverständlich (wie auch von mir ausgeführte Kreuzungen zeigen) weisskörnige Formen (g gr.) nach dem folgenden Schema.

$$\begin{array}{r} \text{gelb (G)} \\ 0 \text{ grau (gr.)} \end{array} \times \begin{array}{r} 0 \text{ gelb (g)} \\ \text{grau (G)} \end{array}$$

Wenn aber eine schwarzkörnige Sorte, die zugleich die gelbe (oder graue) Farbe besitzt, mit einer gelbkörnigen (resp. graukörnigen) gekreuzt wird, dann bilden die schwarze und gelbe (resp. graue) Farbe scheinbar ein Merkmalspaar, wie aus folgendem Schema hervorgeht.

$$\begin{array}{r} \text{schwarz (S)} \\ \text{gelb (G)} \end{array} \times \begin{array}{r} 0 \text{ schwarz (s)} \\ \text{gelb (G)} \end{array}$$

Die Spaltung wird hier 3 schwarz: 1 gelb geben, und man könnte also glauben, dass schwarz und gelb ein Merkmalspaar bilden und dass schwarz über gelb dominiert. Wird aber dieselbe schwarzkörnige Sorte mit einer weisskörnigen gekreuzt, dann tritt das wahre Verhältniss hervor.

$$\begin{array}{r} \text{schwarz (S)} \\ \text{gelb (G.)} \end{array} \times \begin{array}{r} 0 \text{ schwarz (s)} \\ 0 \text{ gelb (g)} \end{array}$$

Es treten ja nämlich auch jetzt gelbkörnige Formen (Gs) auf und zeigen, dass die schwarzkörnige Sorte die gelbe Farbe neben der schwarzen besitzt. U. s. w.

Weitere Beispiele sind nicht nötig um zu zeigen, wie einfach die Kornfarben-Verhältnisse beim Hafer sein können.

Es ist also konstatiert worden, dass eine schwarzkörnige Sorte zugleich die gelbe und graue Elementareigenschaft besitzen kann. Die letztgenannten sind nur in dem Sinne latent, dass sie unsichtbar sind, wie es Schull in entsprechendem Falle bei Bohnen ausgedrückt hat.¹⁾

Interessanter, besonders mit Hinsicht auf die Schlussfolgerungen, die daraus gezogen werden können, ist jedoch die Tatsache, das z. B. die schwarze Kornfarbe bei Hafer aus mehr als einer Einheit bestehen kann.

¹⁾ The significance of latent characters. — Some latent characters of a white bean. Science. 1907, nr 646, 647.

Ein eklatantes Beispiel davon hat eine Kreuzung 0353 Ligowo II, weisskörnig, \times 0668, schwarzkörnige Sorte aus Nordlandshafer, erboten.

In der zweiten Generation war nämlich bei dieser Kreuzung das Verhältniss nicht 3 schwarz : 1 weiss, sondern statt dessen annähernd 15 schwarz : 1 weiss. Die erste Generation bestand aus 4 Pflanzen (a, b, c, d), und diese zeigten in der zweiten Generation folgende Zahlen.

	schwarz	weiss (und grau)		schwarz	weiss (und grau)
a)	207	12	=	17.3	: 1
b)	116	7	=	16.6	: 1
c)	191	13	=	14.7	: 1
d)	116	8	=	14.0	: 1
Summa	630	40	=	15.8	: 1

Wenn die schwarze Farbe aus zwei unabhängigen Einheiten besteht (S_1 und S_2), die sowohl jede für sich als beide zusammen die schwarze Farbe bewirken, dann wird die Spaltung dem dihybriden Schema folgen.

$$\begin{array}{c} S_1 \times S_1 \\ S_2 \times S_2 \end{array}$$

und es soll in der zweiten Generation, wie ja leicht zu zeigen ist, von 16 Individuen nur ein weisskörniges gebildet werden.

Das Verhältniss in der dritten Generation hat die Sache noch besser erklärt. Von 43 beliebig ausgenommenen Pflanzen der zweiten Generation zeigte sich ungefähr die Hälfte (21) konstant, d. h. gaben nur schwarzkörnige resp. weisskörnige Abkömmlinge. Die übrigen 22 (schwarzkörnigen) Pflanzen zeigten alle Spaltung schwarz: weiss und zwar in verschiedenem Verhältnisse, indem 12 die Spaltung 15:1 wiederholten, während 10 die gewöhnliche Spaltung 3 schwarz : 1 weiss zeigten. So muss auch der Fall, theoretisch gesehen, sein. Von den 15 schwarzkörnigen Pflanzen der zweiten Generation sollen 7 nur schwarzkörnige Abkömmlinge geben, 4 dagegen Spaltung im Verhältniss 15:1 und 4 Spaltung im Verhältniss 3:1, was ja eines näheren Ausführens nicht bedarf.

Es kann also gar kein Zweifel darüber bestehen, dass die schwarze Farbe in diesem Falle aus zwei Elementareigenschaften besteht. Besonders wichtig ist es aber hervorzuheben, dass diese Elementareigenschaften *qualitativ* nicht von einander getrennt werden können. Zwei verschiedene Farbenarten kann wenigstens unser Auge in diesem Falle nicht sehen.

Dieser einfache Fall giebt einen Schlüssel zur Deutung quantitativer Eigenschaften und lässt ein Überbrücken der gewiss mehr imaginären als wirklichen Kluft zwischen s.g. diskontinuierlicher und kontinuierlicher Variabilität als sehr möglich erscheinen. Die wahre Kluft besteht wohl statt dessen zwischen erblichen Variationen (ob grossen oder kleinen) einerseits und nicht erblichen, von äusseren Umständen bewirkten anderseits. Die erblichen kleinen Variationen können aber ganz kontinuierlich sein¹⁾ und werden daher oft mit den nicht erblichen, von äusseren Faktoren bewirkten, ebenfalls meistens kontinuierlichen Variationen als individuelle Variabilität zusammengeworfen. Umgekehrt können ja von äusseren Verhältnissen hervorgerufene Modifikationen ganz diskontinuierlich erscheinen.

Im Bezug auf die Farbenmerkmale bei Hafer und Weizen ist wohl zu bemerken, dass es z. B. von der schwarzen Farbe beim Haferkorn eine Menge von erblichen konstanten²⁾ Nuancen, von tief braun-schwarz bis zimtbraun, giebt, welche eine ganz kontinuierliche Reihe zwischen den Extremen bilden. Allerdings muss zugestanden werden, dass die schwarz-pigmentierten Formen, wenn noch so hell braun, doch immer mit Sicherheit von den pigmentlosen

¹⁾ Vergl. meinen Aufsatz »Om lifstyper och individuell variation,« l. c.

²⁾ Dass die Heterozygoten, d. h. die Bastarde zwischen schwarz und Fehlen von schwarz, die schwarze Farbe oft stark abgeschwächt haben, ist eine andere Sache, die mit dem oben gesagten nichts zu thun hat. Bei Fremdbestäubern und Tieren kann aber selbstverständlich, wenn die Heterozygoten Zwischenstufen bezeichnen, die nicht von äusseren Umständen bewirkte Variabilität noch mehr kontinuierlich erscheinen.

(= weissen) getrennt werden können. Aber bei dem gelben und grauen Pigment ist dem nicht so. Bei hellgelben Formen kann die gelbe Farbe besonders in trocknen Jahren so schwach ausgebildet werden, dass man wenigstens betreffend einzelne Körner nicht immer sicher sagen kann, ob sie gelb oder weiss sind (am Mittelcharakter doch wohl immer). Noch mehr transgressiv sind die Modifikationen bei der grauen Farbe. Anscheinend weisskörnige Sorten zeigen sich unter Verhältnissen, die für die Ausbildung der grauen Farbe günstig sind, als graukörnig¹⁾. Hier hat man eine ganz kontinuierliche Reihe erblicher Unterschiede von rein weiss — echt grau. Bei Ähren- und Kornfarbe des Weizens sind auch viele erblichen konstanten Abstufungen unterscheidbar. Es giebt erbliche Formen mit tiefer und heller brauner Ährenfarbe²⁾, tiefer und heller rothen Körnern, die letzten können den rein weisskörnigen *nahe* stehen, wenn sie auch nicht gerade mit denselben verwechselt zu werden brauchen.

Auch die Farbendifferenzen sind also bis zu einem gewissen Grad quantitativ ebenso wie die meisten anderen Eigenschaften, welche die erblichen Unterschiede zwischen den Kleinformen bilden.

Dass solche Farbenabstufungen das Resultat mehrerer von einander unabhängigen Einheiten sein können, zeigen noch deutlicher als die letzt erwähnte Haferkreuzung gewisse Weizenkreuzungen.

Eine Kreuzung 0315, Pudelweizen, weisskörnig \times 0700, rothkörnige Pedigreesorte aus gewöhnl. schwed. behaartem Landesweizen, zeigte in der zweiten Generation (75 Individuen) keine einzige weisskörnige Pflanze. Diese 75 Individuen

¹⁾ Om hafresorters konstans, l. c.

²⁾ doch wohl immer von der weissen Ährenfarbe unterscheidbar. Bei den Bastardindividuen zwischen braun und weiss wechselt dagegen die Farbe deutlich braun — schwach braun — sogar weiss. Es kommt mehrmals vor, dass als weissährig bezeichnete Individuen der zweiten Generation in der dritten Generation gewöhnliche Spaltung braun—weiss zeigen.

duen wurden aber in ebenso vielen verschiedenen Beeten vermehrt, und jetzt in der dritten Generation trat Spaltung bei gewissen Beeten und zwar in sehr verschiedenem Verhältnisse ein. Bei gewissen trat das gewöhnliche Verhältniss 3 roth: 1 weiss hervor, bei anderen das dihybride 15 roth: 1 weiss und bei noch anderen das trihybride 63 roth: 1 weiss,¹⁾ gerade so wie geschehen *muss*, wenn die rothe Farbe von drei unabhängigen Einheiten, $R_1 R_2 R_3$, bedingt wird und jede Einheit mit ihrem entsprechenden Fehlen ($r_1 r_2 r_3$) ein Merkmalspaar bildet. Es werden ja acht konstante Kombinationen möglich, $R_1 R_2 R_3$, $r_1 r_2 R_3$ und $r_1 r_2 r_3$, und wenn jede von den drei Einheiten sowohl für sich als in Verbindung mit den anderen die rothe Kornfarbe bewirkt und die rothe Farbe über dem Fehlen derselben dominiert, soll ja von 64 Pflanzen der zweiten Generation nur 1 weisskörnig werden. In der dritten Generation wird aber eine solche Kombination wie $R_1 r_2 r_3 \times r_1 r_2 r_3$ die Spaltung 3:1 zeigen, $R_1 R_2 r_3 \times r_1 r_2 r_3$ die Spaltung 15:1 und $R_1 R_2 R_3 \times r_1 r_2 r_3$ die Spaltung 63:1 zeigen. Nähere Ausführung soll hier nicht gemacht werden.

Nach Untersuchung der dritten Generation kann jedenfalls nicht daran gezweifelt werden, dass diese Kreuzung mit Hinsicht auf die Kornfarbe eine trihybride ist, m. a. W. dass die rothe Farbe von drei Einheiten bedingt wird.

Es ist auch hervorzuheben, dass unter den Beeten der dritten Generation mit nur rothkörnigen Pflanzen gewisse durchschnittlich eine tiefere, andere eine hellere rothe Farbe deutlich aufwiesen, und bei noch anderen war eine Aufspaltung in tiefer und heller rothkörnige Individuen ziemlich auffallend, obwohl eine nähere Bestimmung bei den verschiedenen Beeten infolge der für das Auge winzigen Differenzen ganz unmöglich war. Jedenfalls spricht diese

¹⁾ Dasselbe Verhältniss 63 roth:1 weiss ist es wahrscheinlich auch in der zweiten Generation gewesen, obwohl bei einer so geringen Zahl wie 75 es ja leicht vorkommen kann, dass weiss \times weiss = $r_1 r_2 r_3 \times r_1 r_2 r_3$ nicht eintrifft.

Aufspaltung der rothen Farbe nicht gegen den Beweis, den die oben genannten Zahlen gegeben haben, dass die rothe Farbe aus drei Einheiten besteht, sondern steht ja im besten Einklange damit.

Dieser Fall ist unter meinen Kreuzungen nicht der einzige solche, obwohl die rothe Kornfarbe am öftesten die gewöhnliche Spaltung 3:1 zeigt.

Bei der Ährenfarbe, wo freilich auch das gewöhnliche Verhältniss 3:1 die Regel ist, habe ich ähnliche (doch bis jetzt nur dihybride) Fälle konstatiert. Eine braunährige Sorte 0728, aus Landesweizen vom mittleren Schweden reingezüchtet, wurde mit verschiedenen weissährigen Sorten gekreuzt, und diese haben in allen Fällen eine schöne dihybride Spaltung in der zweiten Generation gezeigt.

	braun	weiss	braun	weiss
0728 × 0203, Extra-Squarehead	56	4	= 14	: 1
» × » » » »	106	7	= 15	: 1
» × 0234, aus Renodlad Squarehead	47	3	= 16	: 1
» × 0406, Boreweizen	81	7	= 12	: 1
Summa	290	21	= 14	: 1

Auch dieser Fall ist nicht der einzige, wo die Ährenfarbe aus zwei Einheiten bestehen muss. In anderen Fällen haben sich aus derartigen Kreuzungen konstant hellbraune Formen (mit Ährenfarbe sogar nur schwach angedeutet) reinzuchten lassen.

Es ist besonders hervorzuheben, dass in den wenigen bisher bekannten Fällen, wo eine Sorte mit verschiedenen anderen Sorten gekreuzt worden ist, sie sich immer auf dieselbe Weise verhalten hat. Es ist also gar nicht wahrscheinlich, dass z. B. *eine* weissährige Sorte eine Zerlegung der braunen Farbe in zwei Componenten machen sollte, eine andere weissährige Sorte nicht. Vielmehr erscheint z. B. die rothe Kornfarbe im oben genannten Falle als eine *Anhäufung von Einheiten*. Doch können nur fortgesetzte Untersuchungen volle Klarheit über diesen Punkt bringen.

Jedenfalls haben die jetzt erwähnten Kreuzungen den sicheren experimentellen Beweis dafür gegeben, dass quantitative erbliche Eigenschaften durch das Zusammenwirken verschiedener selbständigen, qualitativ nicht trennbaren Einheiten zu stande kommen können. Die Abstufungen bezeichnen verschiedene Kombinationen und können also viel zahlreicher werden als die Einheiten selbst und daher natürlich auch eine grössere Kontinuität in der »Variation« mitbringen, als die Einheiten es selber tun können. Es giebt also gar nicht eine Einheit für jede Abstufung. Die Abstufungen sind nicht selbständig entstandene Variationen, wie die vor-Mendelsche Forschung es denken sollte, sondern nur verschiedene Kombinationen einer *relativ*, d. h. im Verhältniss zu den zahllosen Abstufungen, geringen, aber absolut vielleicht grossen Zahl von vorhandenen Einheiten¹⁾.

Angenommen dass die drei Einheiten der rothen Kornfarbe jede für sich das gleiche sichtbare Resultat, wir können es Kornfarbe 1 nennen, geben, dann geben zwei Einheiten zusammen, d. h. die drei Kombinationen $R_1 R_2 r_3$, $R_1 r_2 R_3$, $r_1 R_2 R_3$, Kornfarbe 2 und $R_1 R_2 R_3$ Kornfarbe 3. Es entstehen also durch die verschiedene Kombination der Einheiten drei vielleicht gut sichtbare Abstufungen, also dreimal mehrere sichtbaren Abstufungen als sichtbare Einheiten, denn diese geben ja jede für sich dasselbe Resultat, Kornfarbe 1. In der Realität werden ja aber 7 (8 wenn man die Kombination $r_1 r_2 r_3$, also Abwesenheit aller drei Einheiten, mitrechnet) differente Kombinationen von den 3 Einheiten gebildet.

Von vier Einheiten erhalten wir, angenommen dass jede für sich dasselbe sichtbare (messbare) Resultat giebt und dass die Abstufungen also einfach von der angehäuften

¹⁾ Es giebt doch auch Abstufungen z. B. von der schwarzen Kornfarbe beim Hafer, die sicherlich nicht von besonderen Farbeinheiten herrühren, sondern als Folge anderer Eigenschaftskombinationen zu betrachten sind. Ein näheres Ausführen darüber kann doch hier nicht gemacht werden.

Zahl der Einheiten hervorgehen, folgende 5 Abstufungen von den 16 möglichen Kombinationen.

1. Keine Einheiten vorhanden, umfasst 1 Kombination, $r_1 r_2 r_3 r_4$
2. 1 Einheit vorhanden umfasst 4 Kombinationen, $R_1 r_2 r_3 r_4, r_1 R_2 r_3 r_4, r_1 r_2 R_3 r_4, r_1 r_2 r_3 R_4$.
3. 2 Einheiten vorhanden, umfasst 6 Kombinationen, $R_1 R_2 r_3 r_4, R_1 R_2 r_3 R_4$.
4. 3 Einheiten vorhanden, umfasst 4 Kombinationen, $R_1 R_2 R_3 r_4, R_1 R_2 r_3 R_4, R_1 r_2 R_3 R_4, r_1 R_2 R_3 R_4$.
5. 4 Einheiten vorhanden, umfasst 1 Kombination, $R_1 R_2 R_3 R_4$.

Die einfachen Zahlen 1, 4, 6, 4, 1 geben zugleich eine Andeutung, weshalb bei den messbaren erblichen Eigenschaftsabstufungen einer Population ebenso wie bei den von äusseren Umständen bewirkten nicht erblichen Fluktuanten die Mittelwerte die zahlreichsten sein können.¹⁾

Das Schwanken der individuellen erblichen (nicht von äusseren Umständen bewirkten) Variabilität um eine Mittelzahl bedeutet also nicht, dass diese Variation »richtungslos«, »planlos« oder unbegrenzt ist. Wenn keine neuen Einheiten entstehen, hängt die Variation deutlich nur mit der Abstammung zusammen und wird von dieser begrenzt, auch wenn scheinbare »Neuheiten,« wie oben angeführt ist, auftauchen. Wie und wann die Einheiten selbst entstehen, davon wissen wir bis jetzt fast nichts, und noch weniger können wir natürlich sagen, ob sie »richtungslos« sind oder nicht.

Wir haben gesehen, wie bei der oben erwähnten Weizenkreuzung 0315, weisskörnig, \times 0700, rothkörnig, von den 75 Pflanzen der zweiten Generation keine weisskörnige zu finden war. Wenn man nur »roth« und »weiss« unterscheidet, wird also die zweite Generation bei einer so be-

¹⁾ Ein Beispiel davon habe ich bei den erblichen Abstufungen von Hüllspelzenlänge bei Hafer gegeben. Om liststyper och individuell variation, l. c.

grenzten Zahl von Pflanzen schon bei einer trihybriden Kreuzung »konstant« roth werden. Bei vier Einheiten sollte man erst auf $4^4 = 256$ Pflanzen eine weisskörnige finden, bei fünf Einheiten erst auf $4^5 = 1024$ Pflanzen u. s. w. Es ist ja auch leicht zu zeigen, dass, wenn man nur eine im Verhältniss zu den möglichen Kombinationen *begrenzte Zahl von Individuen hat*, die Spaltung der zweiten Generation dann immer mehr nur binnen den Kombinationen mit der mittleren Zahl von Einheiten stattfinden soll (weil ja diese nach dem oben angeführten am zahlreichsten sein müssen), und man bekommt also dann nur intermediäre Nachkommen mit relativer (d. h. im Verhältniss zu den Differenzen zwischen den Eltern) Konstanz.¹⁾ Wenn man sich z. B. die Artendifferenzen als durch verschiedene Anhäufung von zahlreichen, für unsre Auffassung »kleinen« Einheiten entstanden vorstellt, eine Annahme, die jedoch auf andere Schwierigkeiten stösst, wird man vielleicht hier wenigstens *einen* Weg finden um das Verhalten der Artenhybriden zu deuten. Jedenfalls mag es stark bezweifelt werden, dass das »Mendeln« nur eine beschränkte Gültigkeit habe. Die »Ausnahmen« sind ja in immer mehreren Fällen als nur scheinbar nachgewiesen worden. Jedenfalls wird der experimentelle Nachweis, dass erbliche Gradationen einer »Eigenschaft« von vielen unabhängigen Einheiten bedingt werden können, die Tragweite der Mendelschen Entdeckung der Elementareigenschaften noch mehr erhöhen, und man kann sich der Annahme, dass auch grössere Differenzen durch verschiedene Gruppierungen von Einheiten zu stande kommen, und im Anschluss dazu dass die Merkmalspaare immer Vorhandensein und Fehlen der Einheiten bezeichnen, kaum mehr wehren.

Noch mehr vertieft wird jedoch diese Auffassung dadurch, dass erbliche Abstufungen vieler anderen Eigenschaften sich bei Kreuzungen auf entsprechende Weise ver-

¹⁾ Damit ist nicht gesagt, dass sie für unsre Beobachtung immer als intermediär erscheinen.

halten haben. Es scheint sich, infolge der Mendelschen Entdeckung und der Theorie von sprungweisen Mutationen, besonders in Laienkreisen die merkwürdige Vorstellung zur Zeit verbreitet zu haben, dass die Formen auch mit Hinsicht auf solche Eigenschaften wie z. B. Winterfestigkeit scharf von einander getrennt seien, was wohl daher rührt, dass man sich die Differenzen an Winterfestigkeit als durch sprungweise Mutationen direkt entstanden vorstellt. Aber es verhält sich nicht so. Zwischen den Extremen, den Formen mit geringster Winterfestigkeit, wo alle Pflanzen in einem Winter auswintern, und denen mit grösster Winterfestigkeit, wo keine Pflanze auswintert, gibt es eine ununterbrochene Reihe von erblichen Uebergängen, bei denen die Pflanzen, infolge des spezifischen Winterfestigkeitsgrades zu grösserer oder kleinerer prozentischer Zahl auswintern, obwohl die kleinen erblichen Unterschiede an Winterfestigkeit natürlich nicht leicht festzustellen sind. Die Winterfestigkeit ist also in besonders hohem Grade eine quantitative Eigenschaft und die erbliche Variation ganz kontinuierlich. Aber ebenso verhalten sich z. B. die erbliche Resistenz gegen den Gelbrost und andere Krankheiten — zwischen den am meisten resistenten und den am meisten empfänglichen gibt es eine kontinuierliche Reihe von erblichen Uebergängen —, die Frühreife u. s. w. Auch die meisten morfolologischen Eigenschaften, z. B. Halmhöhe, Blattbreite, Ähren- und Rispentypus oder Grössedifferenzen überhaupt und damit z. T. zusammenhängende Differenzen an »Form« z. B. der Körner oder Spelzen u. s. w., stellen die erblichen Formen in eine ganz kontinuierliche Reihe. Wie charakteristisch eine erbliche Form, eine s. g. Elementarart bei Weizen und Hafer in ihrem ganzen Typus auch sein mag, so wird doch eine Kreuzung mit einer anderen Elementarart, so bald sie in die dritte und die folgenden Generationen verfolgt wird, zeigen, dass diese Elementararten gar nicht die Einheiten sind, sondern dass sie von zahlreichen Componenten aufgebaut werden müssen, welche

zusammen die charakteristische Form der Samen, der Spelzen, der Inflorescens u. s. w. bedingen, und da diese Componenten auf die verschiedenartigste Weise mit einander kombiniert werden können, scheinen die zahlreichen erblichen Modifikationen von allerlei »Eigenschaften« ebenso wie das Verhältniss, dass sie kontinuierlich sind, weniger sonderbar.

Die *Begrannung* und die *Behaarung* der Ähren beim Weizen sind gute Beispiele diskontinuierlicher Variation. Die von mir untersuchten Kreuzungen dieser Merkmale zeigen das gewöhnliche Verhältniss 3 behaart: 1 weiss,¹⁾ 3 unbegrannt — halbbegrannt²⁾: 1 begrannt. Allerdings soll nicht unerwähnt bleiben, dass mehrere konstanten Zwischenformen aus alten Weizenrassen isoliert worden sind, welche »halbbegrannt« (d. h. die Ähren tragen nur an ihrem oberen Teil Grannen, die auch kürzer als sonst sind) und schwach behaart sind (bedeutend weniger als gewöhnlich). Die wenigen bis jetzt ausgeführten Kreuzungen mit solchen Zwischenformen haben doch nicht klarlegen können, inwieweit dieselben von besonderen selbständigen Einheiten herrühren.

Beim Hafer dagegen ist das Verhältniss ein anderes. Was z. B. die Begrannung der Spelzen betrifft, kann man hier von »begrannt« und »unbegrannt« im gewöhnlichen Sinne als zwei Alternative nicht sprechen, denn es giebt einen ganz kontinuierlichen Uebergang zwischen ganz unbegrannnten Formen und solchen, wo sämtliche Ährchen der Pflanzen begrannt sind; es giebt Formen mit 20 %, 50 %, 70 % Begrannung u. s. w.

Dass die *Behaarung der Ährchen beim Hafer* aus mehreren selbständigen Componenten bestehen kann, soll zuerst durch ein Beispiel kurz erläutert werden.

An der Basis der Hüllspelze der untersten Blume des

¹⁾ Einen Teil der diesbezüglichen und anderer bei Weizenkreuzungen gewonnenen Zahlen hat Prof. v. Tschermak im Jahre 1901 von mir bekommen und in Zeitschr. f. das landwirtsch. Versuchswesen in Oesterreich 1901, p. 1029 veröffentlicht.

²⁾ Das Dominieren der Grannenlosigkeit ist nämlich in gewissen Fällen nicht absolut; die Grannen sind an den Bastardindividuen oft schwach angedeutet.

Ährchens, an dem s. g. Callus, befindet sich bekanntlich nicht selten ein Büschel von Haaren, die bei gewissen Formen kürzer, bei anderen länger sein können. Noch andere Formen entbehren gänzlich des Haarbüschels oder sind die Haare äusserst selten. Bei Kreuzung der Sorte 0375 (aus Propsteier) mit kurzen Haaren \times 0450, schwarzer Grossmogulhafer, mit langen Haaren, bilden Langhaarigkeit und Kurzhaarigkeit keineswegs ein Merkmalspaar, sondern Langhaarigkeit (L) mit dem Fehlen derselben (l) und Kurzhaarigkeit (K) mit dem Fehlen der kurzen Haare (k) nach dem folgenden Schema.

0375 0450

$$\begin{array}{c} K \quad k \\ \quad \times \\ l \quad L \end{array}$$

Es wurden nämlich in der zweiten Generation Individuen abgespaltet, bei denen sowohl die kurzen als die langen Haare fehlten ($lk \times lk$), und daneben kamen auch Individuen vor, die zugleich die kurzen und die langen Haare besaßen ($KL \times KL$). Bei den letzteren war der Haarbüschel infolge dessen viel kräftiger als bei den Eltern. Der Uebergang zwischen den kurzen und den langen Haaren in dem Haarbüschel war ein allmählicher, und vom Aussehen hätte man nicht dazu schliessen können, dass der Haarbüschel von zwei unabhängigen Einheiten bestände. In der dritten Generation wiederholten die Abkömmlinge dieser Individuen mit den kräftigsten Büscheln von kurzen und langen Haaren sämtlich denselben Typus. Durch Synthese zweier unabhängigen Einheiten ist also eine Art von sehr kräftiger »Verstärkung« der Behaarung hervorgerufen worden. Unabhängig von den genannten beiden Einheiten ist ferner die Behaarung an der Rachis des Ährchens. Von den oben genannten beiden Formen hat 0450 solche Behaarung, 0375 dagegen nicht. Die Spaltung dieser Eigenschaft folgte ganz unabhängig von den anderen beiden. Behaarung an der Rachis wurde also mit kurzen Haaren oder mit Fehlen von Haaren am Callus kombiniert u. s. w.

Es ist also experimentell erwiesen worden, dass die Behaarung, ebenso wie die Farbe, von mehreren Einheiten bedingt werden kann. In diesem Falle waren jedoch die beiden Komponenten qualitativ verschieden.

Das Verhalten der *Begrannung* ist schwieriger festzustellen, weil diese infolge starker, individueller (nicht erblicher) Fluktuation bei derselben Kombination nur aus dem Mittelwert einer nicht zu geringen Zahl von Pflanzen ermittelt werden kann. Die Spaltung kann also in der zweiten Generation nicht beurteilt werden, sondern erst in der dritten Generation, wenn man sämtliche Pflanzen der zweiten Generation auf verschiedenen Beeten aussät und die mittlere Begrannungs-frequenz jedes Beetes bestimmt. Die Begrannungs-frequenz der Eltern muss ferner in demselben Jahre ermittelt werden, weil die Begrannung derselben konstanten Form ebenso wie andere Eigenschaften je nach der Jahresbeschaffenheit stark variiert. Eine Kreuzung 0101, gelbkörn. Fahnenhafer aus Jaune géant à grappes \times 0353, Ligowo II, zeigte in der dritten Generation im Jahre 1903 folgendes Verhältniss. Die Sorte 0101 hatte in jenem Jahre 35 %, die Sorte 0353 50 % Begrannung.

9	Beete zeigten	0—10 %	mittlere Begrannung	(davon zwei mit nur 1 % Begrannung)
18	»	»	10—20 »	mittlere Begrannung
24	»	»	20—30 »	»
16	»	»	30—40 »	»
15	»	»	40—50 »	»
25	»	»	50—60 »	»
8	»	»	60—70 »	»
4	»	»	70—80 »	»
2	»	»	80—90 »	»

Es wurden also Kombinationen abgespaltet, die eine viel geringere Begrannungs-frequenz zeigten (ja, sogar beinahe grannenlos waren) und auch welche, die eine weit grössere Begrannungs-frequenz als die Eltern aufwiesen.

Dass die Differenzen erblich und nicht zufällig sind,

geht schon daraus hervor, dass die Zahlen die mittlere Begrannungsfrequenz von sämtlichen Pflanzen jedes Beetes bezeichnen; die gewöhnliche (nicht erbliche) individuelle Fluktuation, wenn noch so stark, wird dadurch beseitigt. Wären die Unterschiede nicht erblich, dann sollten die verschiedenen Beete ungefähr dieselbe mittlere Begrannungsfrequenz besitzen, aber statt dessen sind die Schwankungen ja sehr gross. Ausserdem halten sich die Differenzen bei fortgesetztem Anbau, wie beistehende Uebersicht zeigt. In dem Jahre, wo die vierte Generation angebaut wurde, war die Begrannungsfrequenz infolge der Jahresbeschaffenheit höher, aber die relativen Unterschiede sind fortwährend annähernd dieselben. Die Beete a, b, c waren in der dritten Generation beinahe grannenlos (1 % Begrannung) und behielten in der folgenden Generation sehr deutlich ihre relativ niedrige Begrannungsfrequenz; die Beete d, e mit höherer Begrannungsfrequenz als die Eltern waren auch in der vierten Generation in entsprechendem Masse stärker begrannt. Vom Beete a wurden zwei ganz grannenlose Pflanzen (a₁ b₁) ausgewählt und isoliert angebaut, und diese zeigten noch weniger begrannete Nachkommen als a. Das Beet a hatte also wahrscheinlich nicht ganz konstante Begrannung, sondern spaltete etwas mehr und etwas weniger begrannete Pflanzen ab.

	3 Gener. (1903)	4 Gener. (1908)
0101	35 %	62 %
0353	50 »	65 »
a	1 »	20 »
a ₁	0 »	3 »
a ₂	0 »	3 »
b	1 »	9 »
c	1 »	13 »
d	85 »	100 »
e	70 »	95 »

Es kann also gar nicht bezweifelt werden, dass Kombinationen mit geringerer und höherer erblicher Begrannung

nungsfrequenz als bei den Eltern in der zweiten Generation abgespaltet wurden. Aber auch bei meinen übrigen Haferkreuzungen ist dies ein gewöhnlicher, man könnte sogar sagen regelmässiger Fall. Formen, die beide beinahe unbegrenzt sind, können Kombinationen mit ziemlich starker Begrennung hervorbringen u. s. w.

Wenn die Begrennungsfrequenz von mehreren selbständigen Einheiten bedingt wird, ist es aber selbstverständlich, dass so geschehen muss oder wenigstens sehr leicht geschehen kann. Ebenso wie man durch Kreuzung zwischen zwei gleichen Farbenabstufungen (A B c und a B C), welche von teilweise verschiedenen Einheiten bedingt werden, stärkere (A B C) und schwächere (a B c) Abstufungen bekommen kann, so lässt es sich auch denken, wie durch eine verschiedene Gruppierung (mittelst Vorhandensein und Fehlen) der Einheiten, welche die Begrennung verursachen, eine stärkere resp. schwächere Begrennung zu stande kommen kann. Auch ist es möglich, dass eine relativ ziemlich kleine Anzahl von Einheiten genügend ist um die vielen erblichen Abstufungen hervorzubringen.

Das atavistische Auftreten von ganz abweichenden Ährentypen bei Kreuzungen lässt sich auf ähnliche Vorgänge zurückführen. Bekanntlich sind die Differenzen an *Ährendichtigkeit* beim Weizen sehr gross, aber zwischen den Extremen, den lang- und dünnährigsten Weizensorten mit langen Ähreninternodien einerseits und den *Triticum compactum*-Formen andererseits giebt es eine kontinuierliche Reihe von erblichen Uebergängen. Bei Kreuzung zwischen *Tr. compactum*-Formen und Formen mit mittlerer Ährendichtigkeit (z. B. *Squarehead*-Formen u. a.) erhält man in der zweiten-dritten Generation nicht selten ganz abweichende «Rückschläge» mit langen, dünnen, lockeren, zuweilen spelzähnlichen Ähren. Eine Kreuzung *Tr. compactum* (D^1) = etwa 55) \times 0501, Grenadier mit mittlerer Ährendichte

¹⁾ Die Ährendichte wird durch das Verhältniss Zahl von Ähreninternodien: Ährenlänge = D ausgedrückt.

(D = etwa 32) spaltete in der zweiten Generation ganz abweichende Formen mit langen, lockeren Ähren (D = 18–21) ab, und zwar in ziemlich grosser relativer Anzahl (von 42 Pflanzen waren sogar 10 solche »Atavisten«). Nach der Theorie von verschiedenen Einheiten und deren resp. Vorhandensein oder Fehlen lassen sich aber auch solche Fälle erklären.

$$\begin{array}{r}
 \text{Tr. com- Grenadier} \\
 \text{compactum} \quad \text{dier} \\
 D_{10} \quad d_{10} \\
 d_5 \quad \times \quad D_5 \\
 D_1 \quad D_1
 \end{array}$$

Angenommen, dass die beiden Eltern die Ährendichtigkeit D_1 (lange, lockere Ähren) als gemeinschaftliche Grundlage besitzen, aber dass jeder von ihnen eine besondere Einheit zukommt (dem Grenadier D_5 und dem Tr. compactum D_{10}) welche ihre verschiedene Ährendichtigkeit bewirkt, dann muss sich also nach einer Kreuzung neben den beiden Elternkombinationen auch die Kombination $D_1 d_5 d_{10}$ zeigen, welche der beiden genannten Einheiten entbehrt und also lange, lockere Ähren zeigen muss, und ebenso die Kombination $D_1 D_5 D_{10}$, welche wahrscheinlich, was doch hier nicht näher ausgeführt werden kann, eine zwischen Tr. compactum und Grenadier intermediäre Ährendichtigkeit erhält. Durch Kreuzung einer solchen Form mit der lockerährigen $D_1 d_5 d_{10}$ wird umgekehrt Tr. compactum als »Neuheit« auftreten.

Natürlich können doch die wirklichen Verhältnisse viel komplizierter sein, und das oben aufgestellte Schema darf daher nur als eine Andeutung des Weges, dem man zur Erklärung der genannten Rückschläge folgen mag, betrachtet werden.

Wenn die Eltern durch mehrere Ährendichtigkeitseinheiten von einander abweichen, so wird natürlich die atavistische Kombination seltener eintreffen. Bei Kreuzungen zwischen derselben Tr. compactum-Form und anderen For-

Bei sämtlichen Kreuzungen zwischen Formen mit mittlerer Ährendichtigkeit, welche in die dritte Generation verfolgt wurden, sind ähnliche Kombinationen entstanden, welche die Grenzen der Eltern überschreiten, entweder dichtähriger oder lockerähriger oder beides. Dies scheint also Regel zu sein. Das Zustandekommen des Ueberschreitens kann man sich auf vielerlei Weisen denken, z. B. auf folgende Weise.

$$0203 = D_1 D_2 d_3 D_4 D_5$$

$$0406 = D_1 D_2 D_3 d_4 D_5$$

$$\text{Parzellen a-b} = D_1 D_2 d_3 d_4 D_5$$

Durch das Wegfallen der Einheit D_4 von 0203 wird eine etwas höhere Dichtigkeit als bei dieser Sorte ausgelöst.

Es ist eine den Züchtern wohlbekannte Tatsache, dass viele dichtährigen Formen, mit langährigen gekreuzt, in der zweiten Generation nicht oder nur zu geringem Prozent auftreten, während die Hauptmasse aus mehr oder weniger intermediären — langährigen Formen besteht. Z. B. bei der oben erwähnten Kreuzung 0315, dichtährig, \times Landesweizen, lockerährig, waren von 305 Individuen der zweiten Generation höchstens 10 ebenso dichtährig wie 0315, die übrigen intermediär — landesweizenähnlich. Auch diese Erscheinung scheint weniger sonderbar, wenn die Ährendichtigkeit von mehreren unabhängigen Einheiten bedingt wird. Kam ja doch bei derselben Kreuzung nur 1 weiskörnige Form auf 63 rothkörnigen, weil die rothe Farbe von drei Einheiten bedingt wurde!

Es ist schon durch obenstehende Schemata illustriert worden, wie aus den mehr komplizierten Kombinationen einfachere solche hervorgehen können, z. B. aus $D_1 D_2 d_3 D_5 D_{10} \times D_1 d_2 D_3 d_5 d_{10}$ $D_1 d_2 d_3 d_5 d_{10}$ und $D_1 d_2 d_3 d_5 D_{10}$. Die Kreuzung zwischen den beiden letzten wird demnach eine monohybride sein, dem gewöhnlichen Schema 3:1 oder 1:2:1 folgend. Solche Fälle scheinen auch in der Wirklichkeit nicht gar zu selten zu sein. Bei den oben erwähnten Tr. compactum-Kreuzungen konnte in der dritten Ge-

neration eine sehr »reine« Aufspaltung, d. h. nach einfachem Mendelschem Schema, in Tr. compactum-Formen einerseits und sehr langährige Formen andererseits konstatiert werden.¹⁾

Es ist also möglich, dass die Einheiten, welche die Ährendichtigkeit bedingen, nicht sehr viele sind. Allerdings genügt ja eine ziemlich geringe Zahl von Einheiten um durch verschiedene Gruppierung die zahlreichen vorhandenen, kontinuierlich verbundenen, erblichen Abstufungen dieser Eigenschaft zu stande zu bringen.

Auf dieselbe Weise dürfte der *Rispentypus* beim Hafer von einer verhältnismässig geringen Zahl von Einheiten bedingt werden, aber aus dem verschiedenen Kombinieren derselben gehen die äusserst zahlreichen, durch Länge der Internodien, Stellung der Zweige u. s. w. charakteristischen Rispentypen hervor. Durch Kreuzung zweier Formen und Verfolgung derselben in viele Generationen (z. B. bis in die siebente Generation) haben sich, nach allmählicher Aufhörung der Spaltung bei fortgesetzter Individualzucht, zahlreiche, von denjenigen der Eltern abweichende, neue, charakteristische, konstante Rispentypen (= neue Kombinationen) ausdifferenzieren lassen, welche oft mit Hinsicht z. B. zu der Internodienlänge oder zu dem ganzen Umfang der Rispe oder der Stellung der Zweige die Grenzen der Elterntypen deutlich überschreiten.

Von Kreuzung zwischen reinen Rispentypen, 0408, Glockenhafer II \times 0450, Gross-mogul, ging sogar der einseitwendige Fahnentypus hervor. Von den 112 Parzellen dritter Generation zeigten sogar 9 bei sämtlichen Pflanzen den Fahnentypus und wenigstens 24 zeigten deutliche Spaltung in Rispen- und Fahnentypen. Die Bedingungen des Fahnentypus müssen also bei den Eltern auf irgend eine Weise vorhanden sein, und die scheinbare Neubildung ist wieder nur als eine Umgruppierung von Einheiten zu betrachten.

¹⁾ Eine von diesen Spaltungen ist schon von v. Tschermak l. c. erwähnt (2. Tr. compactum: 1 langährig).

Leichter zu demonstrieren sind die allerlei Grösse-
differenzen, welche zwischen verschiedenen Formen sich
vorfinden. Von z. B. *Höhe* giebt es sowohl beim Hafer als
beim Weizen eine ganz kontinuierliche Reihe von erblichen
Abstufungen, welche bei einer stark gemischten alten Rasse
eine ebenso schöne Fluktuation um ein Mittel (nach dem
Queteletschen Gesetze) zulassen, wie die von äusseren Ver-
hältnissen abhängige Fluktuation bei der einzelnen Form.
Es giebt sichere Beispiele bei meinen Kreuzungen davon,
dass zwei nicht zu weit verschiedene, erbliche, konstante¹⁾
Halmhöheabstufungen durch Kreuzung entschieden niedri-
gere und höhere erbliche Formen erzeugt haben. Von der
oben genannten Haferkreuzung 0353 × 0668 waren gewisse
Parzellen vierter Generation niedriger als die Eltern; aber
da solche Verschiedenheiten ja sehr leicht aus äusseren
Wirkungen hergeleitet werden können, wurden acht Pflan-
zen einer solchen Parzelle isoliert vermehrt, und die Nach-
kommenparzellen (a—h) dieser Pflanzen in der fünften Ge-
neration wiederholten dann sämtlich den relativ niedrigen
Typus der Mutterparzelle, was als ein exakter Beweis da-
für gelten darf, dass es sich auch hier um ein erbliches
Überschreiten der Elterneigenschaft handelt.

0353	mittlere	Halmhöhe	111	cm
0668	»	»	109	»
a	»	»	95	»
b	»	»	102	»
c	»	»	97	»
d	»	»	100	»
e	»	»	99	»
f	»	»	97	»
g	»	»	93	»
h	»	»	102	»
i	»	»	128	»

Es giebt jedoch Unterschiede zwischen den acht Parzellen,
welche andeuten, dass die Mutterparzelle noch binnen ge-

¹⁾ also nicht heterozygote.

wissen Grenzen spaltete. In unmittelbarer Nähe der niedrigen Parzellen a—h befanden sich andere, die entschieden höher als die Elten waren (z. B. i).

Auch zwei Höheabstufungen bilden also keineswegs ein Merkmalspaar, sondern dürften dieselben durch mehr als eine, vielleicht sogar durch viele selbständigen Einheiten von einander abweichen, obwohl die Verhältnisse bei Eigenschaften, die von äusseren Umständen, wie Nahrung etc. so stark beeinflusst werden wie die Höhe der Pflanzen, schwierig sind näher zu untersuchen. — Bei Erbsen hat jedoch schon Mendel einfache monohybride Spaltung bei Kreuzung hochwüchsiger und niedriger Formen gefunden. Beim Hafer sind mir keine solchen Fälle bekannt. Beim Weizen dagegen habe ich ziemlich einfache, anscheinend monohybride Spaltung bisweilen gefunden, aber das gewöhnliche Verhältniss scheint auch hier zu sein, dass die Eltern durch mehrere Einheiten von einander abweichen, und dass also Aufspaltung in viele neuen (d. h. durch neue Gruppierung der Einheiten), intermediären oder überschreitenden Abstufungen eintritt.

Eine für verschiedene Haferformen sehr charakteristische Eigenschaft ist ferner die *Länge* und *Form der Hüllspelzen*. Es giebt von der Länge eine kontinuierliche Reihe erblicher Abstufungen, von etwa 14 mm. bis etwa 20 mm. Mittellänge bei den am meisten langspelzigen Formen. Zwischen den Extremen erscheinen die Differenzen ausserordentlich gross, und da das von den Spelzen umschlossene eigentliche Korn an Grösse und Form nicht parallel variiert, entsteht eine Menge charakteristischer äusserer Kornformen, mit kurzen, abgestumpften oder lang und spitzig ausgezogenen Spelzen, dicker oder dünner u. s. w. Verschiedene Abstufungen von Hüllspelzenlänge verhalten sich beim Kreuzen ganz so wie andere quantitative Eigenschaften. Kurz- und langspelzige Formen geben zusammen eine Reihe intermediär-erblicher Abstufungen und verschiedene intermediäre Abstufungen geben, nach meinen Kreuzungen zu

schliessen, regelmässig kurzspelzigere und langspelzigere Formen als die Eltern. Man kann bei Kreuzung zwischen zwei konstanten Intermediärabstufungen sogar beinahe die ganze erbliche Variation der Species hervorrufen.

Um nur *ein* Beispiel zu erwähnen gab eine Kreuzung zwischen den Hafersorten 0301, Hvitling, und 0926, aus Dup-pauer, in der dritten Generation von 41 Parzellen einzelne (z. B. a, b), welche auffallend kürzere resp. längere Hüllspelzen bei sämtlichen Individuen der Parzelle zeigten, und beim wiederholten Aussäen der Ernte dieser Parzellen zeigten sich diese »Neuheiten« sicher erblich.

Mittellänge der Hüllspelzen von a, 3 Gener. 1904 14.4 mm., 4 Gener. 1908 14.4 mm.

Mittellänge der Hüllspelzen von C, 3 Gener. 1904 18.5 mm., 4 Gener. 1908 18.6 mm.

Mittellänge der Hüllspelzen von 0301 — — 1904 16.7 mm., — — 1908 16.4 mm.

Mittellänge der Hüllspelzen von 0926 — — 1904 16.4 mm., — — 1908 16.5 mm.

Bei anderen Parzellen konnte ein sehr deutliches Aufspalten der Individuen in lang- und kurzspelzige beobachtet werden; bei noch anderen war die Spaltung weniger auffallend, d. h. binnen engeren Grenzen beschränkt, ganz so wie dem sein muss, wenn die Spelzenlänge von mehreren selbständigen Einheiten bedingt wird. Dasselbe Verhältniss (stärkere — geringere Spaltung — anscheinende Konstanz bei den Parzellen dritter Generation) hat sich immer bei meinen Kreuzungen gezeigt. Die gewöhnliche einfache monohybride Spaltung habe ich bei der Hüllspelzenlänge bis jetzt nicht wahrgenommen.

Es kann also hier ebenso wenig wie z. B. betreffend die oben erwähnten, neuauftretenden Fahnentypen bei Kreuzungen zwischen zwei Rispentypen die Rede von Mutationen sein, um so mehr als kurz- und langspelzigere Neuheiten, wie schon erwähnt, beinahe regelmässig bei Kreuzungen abgespaltet werden. Es handelt sich immer fortwährend

gewiss nur um neue Gruppierung schon vorhandener Einheiten.

Die Spaltung der Hüllspelzenlänge scheint ganz unabhängig von derjenigen der Halmhöhe, des Rispentypus, der Behaarung, der Begrannung u. s. w. zu sein, ebenso wie die Einheitgruppen dieser Eigenschaften auch gegenseitig unabhängig erscheinen.

Auf dieselbe Weise spalten andere quantitative, erbliche Eigenschaften, wie *Blattbreite*, *Korngrösse*, *Zahl von Blüten in den Ährchen* u. s. w. Durch Kreuzung zwischen Formen mit 2–3-blüthigen Ährchen habe ich erbliche Formen mit 3–4-blüthigen Ährchen bekommen. Die zahlreichen, kontinuierlich verbundenen erblichen Abstufungen der mittleren Korngrösse sind auch auf eine Zahl von verschiedenen Einheiten zurückzuführen.

Wachsüberzug, was bei gewissen Haferformen an den Hüllspelzen vorkommt, spaltet auf gewöhnliche Weise bei Kreuzung mit Formen ohne Wachsüberzug. Deutliche Verstärkungen kommen vor; ob diese aber von besonderen Einheiten hervorgerufen werden, oder nur eine Folgeerscheinung anderer Eigenschaftskombinationen sind, darüber wage ich noch nicht zu entscheiden.

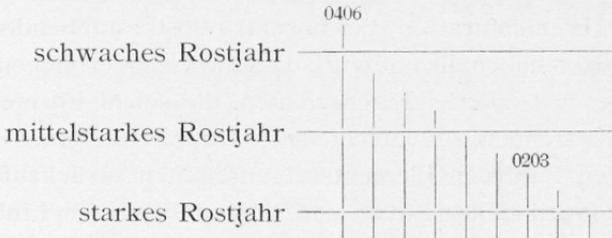
Besonders interessant ist das Verhalten der physiologischen Eigenschaften wie z. B. *Entwicklungsdauer* (Reifezeit), in welcher Hinsicht es auch eine kontinuierliche Reihe erblicher Formen zwischen den Extremen giebt. Kreuzungen zwischen früher und später reifenden Haferformen habe ich nie dem monohybriden Schema folgen sehen, sondern spalten sich wie gewöhnlich neue Abstufungen ab, teils sicher konstatierte intermediär-erbliche Formen, teils bisweilen auch sehr deutlich überschreitende Formen. Bei der oben erwähnten Kreuzung 0408 (mittelfrüh) \times 0450 (spät) gab es 112 Parzellen in der dritten Generation, von denen 4 die Rispen bei sämtlichen Pflanzen einige Tage früher als 0408 erscheinen liessen und auch einige Tage früher reiften. 10 Parzellen zeigten sich dagegen in ihrer Gesamtheit

entschieden später als 0450, indem sowohl die Rispen später hervorsprossen, als die Reife später (5–8 Tage) eintrat. Bei anderen (ziemlich vielen) Parzellen waren die Pflanzen teilweise früher, resp. später als die Eltern; die Spaltung dieser Parzellen war bisweilen eine sehr auffallende. Dies Verhältniss, das auch bei anderen Kreuzungen vorgekommen ist, zeigt deutlich, dass die überschreitenden Formen auch hier keine Neubildung bezeichnen sondern nur eine neue Gruppierung schon vorhandener Einheiten.

Betreffend *Resistenz gegen den Gelbrost* beim Weizen, die ja eine ausgezeichnet erbliche, formentrennende von anderen Merkmalen unabhängige Eigenschaft ist, führt Biffen¹⁾ Beispiele von Kreuzungen sowohl zwischen sehr empfindlichen und sehr resistenten Formen als zwischen mehr und weniger empfindlichen Formen an, wo die Spaltung dem einfachen monohybriden Verhältniss 3 empfindlich: 1 resistent, resp. 3 mehr empfindlich: 1 weniger empfindlich, folgte. Bei meinen Kreuzungen habe ich keine solchen Fälle gesehen. Auch bei dieser Eigenschaft giebt es bekanntlich eine Reihe von erblichen Abstufungen zwischen den Extremen. Bei der schon erwähnten Kreuzung 0203, Extra-Squarehead, sehr resistent, \times 0406, Boreweizen, empfindlich, zeigten von den 72 Parzellen dritter Generation nur 2 annähernd so grosse Empfindlichkeit wie 0406 (Grad 4) in demselben Jahre, die anderen waren intermediär (mehr oder weniger deutliche Spaltung oder die Pflanzen ziemlich gleichmässig befallen), oder resistent = 0203 (Grad 0). Zu der letzten Gruppe können doch auch Parzellen gehören welche in der Tat weniger resistent sind als 0203; aber in einem nur mittelstarken Rostjahr zeigen sich diese Differenzen nicht (nur die Differenzen oberhalb des mittleren Striches, siehe beisteh. Schema). Bei anderen Kreuzungen kommen einzelne sehr stark überschreitende Abstufungen, empfindlicher als die Eltern, zu stande, wie ich schon früher

¹⁾ Studies in the inheritance of disease-resistance. Journ. of agricult. Science, II, 1907, p. 109.

erwähnt habe,¹⁾ z. B. bei der Kreuzung 0315, ziemlich empfindlich, \times Landesweizen, resistent, wo von 95 Parzellen dritter Generation wenigstens 2 eine sehr auffallend grössere Empfindlichkeit (Grad 5) als 0315 (Grad 1) zeigten.



In Bezug auf *Winterfestigkeit* beim Winterweizen lehren die Beobachtungen des Jahres 1901, wo eine ziemlich grosse Zahl von Parzellen dritter Generation, verschiedenen Kreuzungen zugehörig, von jenem schweren Winter geprüft wurde, dass diese Eigenschaft unabhängig von vielen anderen Eigenschaften spaltet. Bei Kreuzungen von einer sehr winterfesten *Tr. compactum*-Form mit wenig winterfesten Formen von mittlerer Ährendichte konnten also *Tr. compactum*-Individuen der zweiten Generation völlig auswinternde Abkömmlinge geben und umgekehrt. Von 14 Parzellen der dritten Generation war doch keine so winterfest wie die *Tr. compactum*-Form sondern höchstens intermediär. Ebenso zeigte unter 10 Parzellen von Kreuzungen zwischen der Sorte 0411 mit mittlerer Winterfestigkeit und Sorten mit schlechter Winterfestigkeit keine Parzelle so grosse Winterfestigkeit wie 0411. Diese Fälle geben eine Andeutung davon, dass auch die Winterfestigkeit keine einfache Eigenschaft ist, sondern von mehreren Componenten bedingt wird, von deren verschiedenen Zusammenwirken die vielen erblichen Gradationen dieser Eigenschaft resultieren. Das Spalten der Winterfestigkeit war jedenfalls sehr deutlich, indem gewisse Parzellen einer und derselben

¹⁾ Nägot om korsningar etc. I. c. 1906.

Kreuzung ganz auswinterter, andere dagegen den Winter ziemlich gut bestanden.

* * *

Kreuzungen zwischen konstanten Kleinformen (reinen Linien, Elementararten) bei normal selbstbestäubenden Getreidearten haben also gezeigt, dass die vielen erblichen Gradationen von allerlei Eigenschaften, die solche Formen von einander trennen, auf verschiedene Gruppierung einer *relativ* geringen Zahl von Elementareigenschaften zurückzuführen sein können. Da ja nur von 20 unabhängigen Einheiten (vorausgesetzt dass jede Einheit mit dem Fehlen derselben ein Merkmalspaar bildet) über eine Million (2^{20}) homozygote Kombinationen = konstante Kleinformen möglich sind und alle formentrennende Merkmale tatsächlich spalten, ist es ja einleuchtend, dass in der Tat nicht so besonders viele Einheiten nötig sind um die grosse sichtbare Mannigfaltigkeit in der gesamten äusseren Gestaltung (Grösse, Form, Farbe etc.) hervorzurufen. Da aber der ganze Typus der Pflanzen von der Kombination bestimmt wird und so viele Kombinationen möglich sind, erscheint es weniger merkwürdig, wenn man nach Kreuzung zwischen zwei Kleinformen die Elterntypen niemals wieder »rein« zurückbekommt. Bei meinen Kreuzungen, auch zwischen einander nahestehenden Formen, sind die Elterntypen stets verloren gegangen; niemals habe ich in der dritten Generation eine Kombination bekommen, die mit einer der Eltern vollkommen identisch erschien, was andererseits dafür sprechen könnte, dass die wirklichen Einheiten zahlreicher sind als man vorhin erwarten konnte.

Die Untersuchung jeder einzelnen Eigenschaft widerspricht auch keineswegs der Annahme, dass die bei der Species vorhandenen formentrennenden Einheiten *absolut* genommen sehr zahlreich seien, obwohl nur sehr umfassende und systematisch eingerichtete Untersuchungen darüber näher entscheiden können.

Die Erkenntniss der zahlreichen Abstufungen von allerlei Eigenschaften als verschiedene Gruppierungen (durch Vorhandensein oder Fehlen) einer Zahl von Einheiten ist aber auch für die Frage von der erblichen *Anpassung* und *Acclimatisation* von Interesse. Die Mendelsche Entdeckung der unabhängigen Elementareigenschaften und die darauf gestützten Forschungen werden wohl allmählich auch diese Fragen in ein anderes Licht wie bisher stellen.

Es giebt ja unter den oben berührten Eigenschaften viele, die für die Anpassung an Boden und Klima in der Natur eine Rolle spielen, wie Behaarung, Blattbreite, Höhe, Wachsüberzug, Entwicklungszeit, Winterfestigkeit u. s. w. Durch verschiedene Gruppierung der Einheiten auf welchen solche Eigenschaften beruhen, kann selbstverständlich ein höherer oder niedrigerer Grad von Anpassung an die Außenwelt bewirkt werden. Ebenso wie der praktische Wert der Getreideformen nicht von den Einheiten an sich bedingt wird (ein Vorteil in einer Richtung kann ja nämlich leicht von einem Nachteil in einer anderen Richtung aufgehoben werden), sondern vor allem von der ganzen *Kombination* der vorhandenen Einheiten, so muss auch in der Natur vor allem die Gruppierung der Einheiten über den Anpassungswert der Formen entscheiden. Ebenso wie der Züchter durch Kreuzung zweier Formen eine von unserm Gesichtspunkte bessere Kombination der vorhandenen Einheiten erreichen kann, so kann auch durch Kreuzung in der Natur zwischen zwei weniger angepassten Formen durch bessere Gruppierung der vorhandenen Einheiten offenbar eine mehr angepasste Form hervorgehen. Hierin können wir wohl, wenigstens zum wichtigen Teil, das *Prinzip der Fremdbestäubung* in der Natur erblicken. Durch diese wird z. B. eine allmähliche Anhäufung der auf verschiedenen Individuen vorhandenen (oder bei denselben event. neu entstandenen) nützlichen Einheiten oder überhaupt eine bessere Gruppierung der Einheiten möglich (sei es durch Anhäufung vor-

teilhafter Einheiten oder durch Wegfallen solcher Einheiten, die unter den vorhandenen Verhältnissen unvorteilhaft sind).

Ein einfaches Beispiel einer erblichen Anpassungsform bietet z. B. die auf trockenen Sandfeldern wachsende *Festuca rubra arenaria* mit behaarten Ährchen (H) und bläulichem Wachsüberzug (W) an den Blättern u. s. w. an Sehr gewöhnlich sind aber sowohl Formen mit behaarten Ähren aber ohne Wachsüberzug (Hw) als Formen mit glatten Ähren aber mit Wachsüberzug (hW). Durch Kreuzung zwischen diesen beiden

$$\begin{array}{c} H \quad h \\ \times \\ w \quad W \end{array}$$

werden natürlich sowohl die für den trockenen Sandboden allem Anschein nach besser angepasste Kombination HW als die schlechter angepasste wh gebildet.

Werden aber die Eigenschaften von vielen Einheiten bedingt, dann wird es dem Züchter schwieriger werden die beste Kombination der vorhandenen Einheiten auf einmal zu erreichen, und sein Prinzip wird deshalb sein durch wiederholte Kreuzungen immer bessere Kombinationen darzustellen um auf jenem Wege eine »allmähliche Verbesserung« zu bewirken. Auf dieselbe Weise kann in der Natur, wenn die adaptiven Eigenschaften wie Höhe, Behaarung, Entwicklungszeit, von vielen Einheiten bedingt werden, durch die Fremdbestäubung eine allmähliche Anpassung oder Acclimatisation zu stande kommen, doch natürlich binnen den Grenzen der vorhandenen Einheiten beschränkt, wenn keine neuen zukommen. In der Tat, je zahlreicher die wirklichen unabhängigen Einheiten sind, welche die mannigfachen ganz unzweifelhaft erblichen Anpassungserscheinungen der Pflanzen an die Aussenwelt bedingen, je mehr also der Anpassungswert von der spezifischen Kombination der Einheiten bestimmt wird, desto mehr frappant erscheint uns der Nutzen der Fremdbestäubung um die auf verschiedenen Formen vorhandenen, event. neuentstandenen Einheiten auf immere bessere Weise zu kombinieren und da-

durch eine allmähliche Anpassung bewirken zu können. Ueber das treibende Moment bei der Entstehung der Einheiten wird aber damit natürlich gar nichts gesagt.

Wir haben oben gesehen, wie durch Vereinigung zweier Behaarungscomponenten mittelst Kreuzung eine stärker behaarte (also besser angepasste, wenn diese Eigenschaft nützlich ist) Form zu stande kam. Durch Kreuzung zweier Formen von derselben Höhe entstanden niedrigere Formen, durch Kreuzung mittelfrüher Formen solche die schneller sich entwickelten und reiften als die Elternformen, und dies allem Anschein nach nur durch Umgruppierung vorhandener Einheiten, tatsächliche Beispiele also von Anpassung und Acclimatisation infolge Fremdbestäubung.

Auf Grund Beobachtungen über Winterfestigkeit bei verschiedenen Winterweizenformen habe ich im Jahre 1901¹⁾ ausgesprochen, dass es viele erblichen Abstufungen dieser Eigenschaft gebe, dass aber eine erbliche Veränderung der einzelnen Abstufung = Acclimatisation der einzelnen Form sich nicht hätte konstatieren lassen. Es ist dagegen gar nicht unwahrscheinlich, dass man durch Kreuzung zwischen zwei Formen mit demselben Winterfestigkeitsgrad durch Umgruppierung der vermutlich vielen Eigenschaften im äusseren und inneren Bau der Pflanzen, welche die spezifische Fähigkeit den Winter auszuhalten als Folge haben, einen erhöhten Grad von Winterfestigkeit erreichen kann, obwohl dies noch nicht sicher experimentell nachgewiesen worden ist. Die Möglichkeit einer Acclimatisation ist jedenfalls bei den Fremdbestäubern in ganz anderem Sinne zu fassen als bei der einzelnen konstanten Form einer selbstbestäubenden Getreideart.

Die sehr grossen (nicht erblichen) direkten Modifikationen, welche die Anpassungseigenschaften je nach den äusseren Verhältnissen anerkanntlich zeigen (z. B. die ver-

¹⁾ Sammanställning af höstvetesorternas vinterhårdighet å Svalöfs försöksfält åren 1898—1899 och 1900—1901. Sver. Utsädesfören. Tidskr. 1901. p. 154.

schiedene Behaarung von Licht- und Schattenformen), verringern nicht die Bedeutung geringer, aber erblicher Differenzen. Ebenso wenig wie ein kleiner erblicher Unterschied an Ertragsfähigkeit von z. B. 5 % zwischen zwei Weizensorten weniger wichtig dadurch wird, dass die Ertragsfähigkeit beider Sorten je nach der Witterung, der Düngung u. s. w. um 50 %, also das zehnfache, schwanken mag, ebenso wenig wird der event. Vortritt eines kleinen erblichen Unterschiedes an z. B. Behaarung geringer dadurch, dass diese Eigenschaft je nach äusseren Verhältnissen ausserordentlich stark schwankt.

Es ist in letzterer Zeit mehrmals hervorgehoben worden, dass die Mendelsche Lehre von den unabhängigen Elementareigenschaften oder Erbeinheiten eines der wichtigsten Prinzipien, welche in die biologische Wissenschaft jemals eingeführt wurden, bezeichnet. Dass die Forschung über die Formenbildung in der Natur immer mehr »im Zeichen des Mendelismus« stehen wird, kann jedenfalls wohl Niemandem fremd klingen, der dazu Anlass gehabt hat auf den Wegen zu wandern, die der geniale Brünner Forscher zuerst betreten hat.

Döde. 1908. Prof. D. Clos i Toulouse, 85 år. — Prof. A. Daguillon i Sorbonne vid Paris. — Prof P. Hennings i Berlin, i medio af oktober. — Den 20 sept. G. Nicholson i Richmond, England, född d. 7 dec. 1847. — Dr G. C. Petitmengin i Malzéville vid Nancy, 27 år. — Den 18 sept. R. V. Tellam i Wadbridge, England, född d. 9 febr. 1826.

Innehåll:

Holmberg, O. R., Studier öfver släktet *Atropis*. S. 245.
 Nilsson-Ehle, H., Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen. S. 257.
 Smärre notiser. S. 256, 294, III.