

# Über die Beziehungen von Fertilität und Modus der Chromosomenpaarung bei tetraploiden, für drei Chromosomen strukturheterozygoten Bastarden aus der Kreuzung *Secale cereale* × *Secale montanum*

R. REIMANN-PHILIPP und HANNA EICHHORN-ROHDE

Max-Planck-Institut für Kulturpflanzenzüchtung, Hamburg (BRD)

## Studies on the Relationship of Fertility and Mode of Chromosome Pairing in Tetraploid $F_1$ Species Hybrids of Rye (*Secale cereale* × *Secale montanum*) Heterozygous for three Translocated Chromosomes

**Summary.** 1. The practical purpose of the present investigation was to determine whether "preferential pairing" occurs in artificially induced tetraploid  $F_1$  species hybrids of *S. cereale* and *S. montanum* which are heterozygous for three translocated chromosomes. Under these conditions chromosomes might form bivalents rather than the multivalent rings and chains usually found, resulting in a normal degree of fertility.

2. Several individuals of the tetraploid  $F_1$  generation, heterozygous with respect to three translocated chromosomes, showed the expected percentages of quadrivalents always found in tetravalent rye, all other chromosome associations were bivalent (group 1 in table 1). The remaining individuals investigated also produced fewer multivalents than theoretically expected on the basis of the model proposed by Linnert (1962) and extended by us to include translocation figures composed of three translocated chromosomes.

3. It is to be assumed that in all of the plants investigated cytologically the quadrivalents were formed by the chromosomes not involved in the translocations.

4. Since the fertility of individuals with a strong tendency to form bivalents (group 1 in table 1) was no higher than that of plants producing a rather high percentage of multivalents, the rather high proportion of bivalents cannot be attributed to "preferential pairing" between chromosomes with increasing degrees of homology. Instead, it should probably be assumed that in the plants in question chiasma frequency was extremely low, so that heteromorphic bivalents instead multivalents were produced.

5. Proof of "preferential pairing" by cytological methods alone is rather difficult, because of the necessity to correctly distinguish the heteromorphic bivalents from the normal ones. It is discussed how use of the structural difference of chromosome VI of *S. montanum* as compared to chromosome VI of *S. cereale* which we detected recently, may serve to overcome this difficulty.

6. It appears that the goal of breeding a perennial, fully fertile, high-yielding rye hybrid may be achieved much more easily in diploids than in tetraploids, for in the tetraploid species hybrid success depends upon the selection not only of genotypes with high heritability for chiasma frequency but also for "zig-zag" distribution of the chromosomes involved in the formation of multivalents. In spite of our failure, a continued search for true "preferential pairing" may lead to its discover.

### Einleitung

Über das Paarungsverhalten translozierter Chromosomen in autotetraploiden Strukturheterozygoten wurden von Linnert (1962) auf Grund experimenteller Untersuchungen wie auch grundsätzlicher Überlegungen genaue Angaben gemacht. Es handelte sich dabei um Untersuchungen an *Oenothera*, hauptsächlich *Oenothera hookeri*. Danach kommt es zu keiner bevorzugten Paarung zwischen bestimmten Partnern, also z. B. zwischen den über ihre ganze Länge hin homologen. Hat also beispielsweise ein bestimmtes Chromosom die Enden 1.2, ein dazu teilhomologes, transloziertes die Enden 4.1, und befinden sich im autotetraploiden Genom u. a. die Partner 1.2–1.2 – 4.1–4.1, dann muß nach Linnerts Arbeiten angenommen werden, daß bei *Oenothera hookeri* für die Paarung zwischen 1.2 und 4.1 die gleichen zufälligen

Chancen bestehen wie für die Paarung zwischen den vollständig homologen Chromosomen.

Vom Standpunkt der angewandten Zytogenetik aus betrachtet, ist dieser Befund enttäuschend; denn das Auftreten von bevorzugten Paarungen ("preferential pairing") jeweils zwischen den Partnern mit einem höheren Grad von Homologie würde es erlauben, Autotetraploide durch Erzeugung von Translokationen in ihrem Genom allmählich künstlich zu „diploidisieren“ oder „allopolyploidisieren“ und auf diesem Wege durch eine Vermehrung der relativen Zahl der Bivalente ihre Fertilität zu verbessern (Sybenga, 1965).

Wo bei Diploiden Strukturheterozygotie natürlicherweise vorliegt, wie z. B. in der  $F_1$  aus Artkreuzung von *Secale cereale* und *Secale montanum* für 3 der 7 Chromosomenpaare, kann sie „Semisterilität“

zur Folge haben (Dierks und Reimann-Philipp, 1966; Reimann-Philipp und Rohde, 1968). Da diese bei den erwähnten Roggenartbastarden regelmäßig und recht genau 75% beträgt, d. h. einen Kornansatz von nur 25% des möglichen erlaubt, wie es bei einer zufälligen Verteilung der an einer Ring- oder Kettenkonfiguration beteiligten Centromere zu erwarten ist, liegen beim Roggen offenbar andere Verhältnisse vor als bei den Oenotheren, deren Ringkombinationen sich in der Anaphase bekanntlich durch eine Zick-Zack-Verteilung auflösen und dadurch keine Semisterilität hervorrufen. Diese Feststellung muß zumindest für die von uns studierte, in der  $F_1$  aus der Kreuzung von *S. cereale* und *S. montanum* vorhandene Translokationskonfiguration gelten.

Auch hinsichtlich der Neigung von Partnerchromosomen zu bevorzugten Paarungen könnten daher beim Roggen möglicherweise andere, im Sinne angewandter Zytogenetik günstigere Verhältnisse vorliegen als bei den Oenotheren. Zwar wurden beim Roggen von Ahloowalia (1963) für die Chromosomen 5 und 6 in Strukturheterozygoten keine bevorzugten Paarungen gefunden, doch handelte es sich hier offenbar um eine induzierte, also junge Strukturheterozygote und zudem um ein autotetraploides Material von *S. cereale*, so daß die dabei gewonnenen Erkenntnisse nicht allgemeingültig sein müssen.

Im Gegensatz dazu handelte es sich bei unserem Material um einen Artbastard, von dem anzunehmen war, daß zumindest die an der Translokationskonfiguration beteiligten Partner teilweise und schon seit längerem differenziert sind und somit andere Paarungstendenzen („differential affinity“ im Sinne von Darlington, 1937) hervorbringen als reine Autotetraploide.

Das praktische Ziel der vorliegenden Untersuchungen war die Klärung der Frage, ob auf Grund von bevorzugten Paarungen die strukturheterozygote  $F_1$  der Artkreuzung von *S. cereale*  $\times$  *S. montanum* im tetraploiden Zustand anstelle der in der diploiden  $F_1$  regelmäßig auftretenden Ring- oder Kettenkonfiguration mehr Bivalente bilden und damit einen normalen Fertilitätsgrad erreichen würde. Im positiven Falle böte sich dann für die Züchtung eines perennierenden, voll fertilen Kulturroggens eine Alternative zu dem schon beschrittenen Weg (Dierks und Reimann-Philipp, 1966).

### Material und Methoden

Als mütterlicher Kulturroggenelter diente 'Petkuser Kurzstroh', als väterlicher Wildroggenelter die schon in unseren früheren Arbeiten benutzten, jedoch inzwischen auf bessere Perennierfähigkeit und relativ guten Kornansatz ausgelesenen Stämme von *S. montanum*. Die Colchicinierung der aus der Kreuzung gewonnenen Samen erfolgte nach Vorkeimung durch Tauchen in 0,1% Colchicininlösung für ca. 4 Stunden bei konstant 27 °C und entsprach damit im wesentlichen den Empfehlungen von Bremer und Bremer-Reinders (1954). Zur Selektion von homogen tetraploiden Keimlingen wurden während des Winters die nach der Aussaat im Herbst fixierten Wurzel-

spitzen untersucht, wobei nach Feulgen gefärbt wurde, wie bei Reimann-Philipp und Rohde (1968) beschrieben. Eine weitere Kontrolle erfolgte anlässlich der cytologischen Untersuchungen der Pollenmutterzellen im Juni des folgenden Jahres. Bei der Anzucht von  $F_2$ -Nachkommen wurden nur solche Sämlinge verwendet, deren Wurzelspitzen untersucht und als tetraploid bestätigt worden waren.

Zur Untersuchung der Meiosis wurde in Alkohol und Eisessig wie 3:1 fixiert und mit Karminessigsäure gefärbt, wie bei Dierks und Reimann-Philipp (1966) beschrieben. Um eine möglichst vollständige und auch panmiktische Bestäubung zu erreichen, wurden die für Bestäubungsgruppen vorgesehenen Einzelpflanzen geklont und in einer Art Polycross aufgepflanzt; in ähnlicher Weise wurden zur Ermittlung der Fertilität der  $F_2$  die Nachkommen der verschiedenen  $F_1$ -Pflanzen systematisch verteilt aufgepflanzt.

Die Fertilität einer Einzelpflanze wurde stets als Mittel aus sämtlichen vorhandenen Ähren (bei der  $F_1$  zwischen 8 und 32) angegeben.

## Ergebnisse

### A. Untersuchungen über das Paarungsverhalten der Chromosomen

Von den tetraploiden Individuen der  $F_1$ , deren Pollenmutterzellen auf das Vorkommen von Multivalenten hin untersucht wurden, sind diejenigen 24 in Tabelle 1 aufgeführt, die jeweils etwa 20 klar auswertbare Pollenmutterzellen geliefert hatten. Wie Tabelle 1 zeigt, fanden sich in den Pollenmutterzellen von 8 der 24 untersuchten Individuen keine Konfigurationen mit mehr als 4 Chromosomen (Pflanzen 5, 11, 29, 33, 34, 52, 66 und 83, Gruppe 1). Die übrigen  $F_1$ -Pflanzen bildeten in ihren Pollenmutterzellen außer Bi- und Quadrivalenten auch mindestens ein Hexavalent und wurden in zwei weitere Gruppen eingeteilt, nämlich in eine Gruppe 2 mit nur einem Hexavalent (Pflanzen 6, 48, 44, 18, 24, 27, 36, 73 und 105) und in eine Gruppe 3 mit mehr als einem Hexavalent (23, 26, 20, 43, 19, 89 und 92).

Wie zu erwarten, traten auch Konfigurationen auf, die aus 8 oder 12 Chromosomen bestanden, doch relativ sehr selten, und in der in Tabelle 1 aufgeführten Untersuchungsreihe fehlten Multivalente mit 12 Chro-

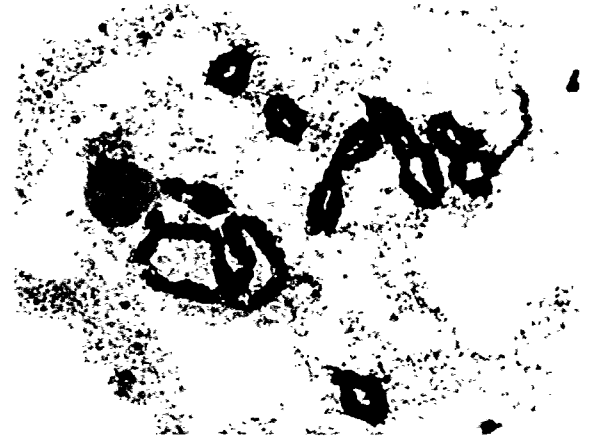


Abb. 1. Teilende PMZ mit 4 II + 3 IV + 1 VIII

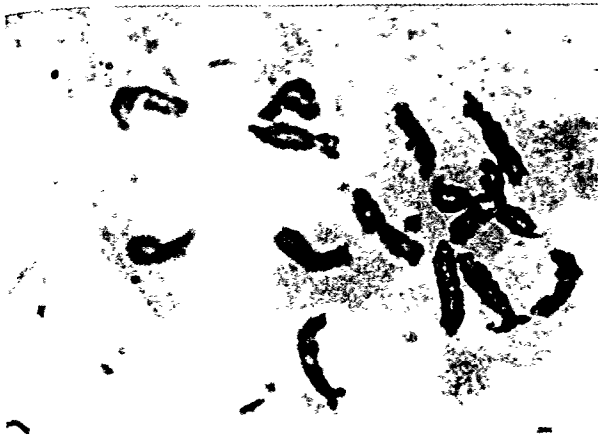


Abb. 2. Teilende PMZ mit 12 II + 1 IV

mosomen ganz. Zur besseren Anschaulichkeit werden die gefundenen großen Unterschiede in der Neigung der verschiedenen  $F_1$ -Individuen zur Bildung von Multivalenten in Abbildung 3 an je zwei typischen Pflanzen der drei Gruppen graphisch dargestellt.

Für den Fall einer gleichrangig zufälligen Paarung der an einer Duplex-Heterozygoten beteiligten 4 Chromosomenenden (also beispielsweise 1, 2, 3 und 4 in den 8 Chromosomen 1.2 - 1.2 - 2.3 - 2.3 - 3.4 - 3.4 - 4.1 - 4.1) hat Linnert (1962) ein Modell aufgestellt, das alle Paarungsmöglichkeiten und insbesondere die daraus folgenden relativen Häufigkeiten von Meiosen mit den verschiedenen Paarungsfiguren (z. B. Bildung eines VIII-Ringes, Bildung zweier IV-Ringe, Bildung von ausschließlich Bivalenten usw.) aufzeigt. Dieses Modell wurde für das vorliegende Beispiel, in welchem es sich um Duplex-Typen mit drei translozierten Chromosomen handelt, erweitert, indem auch für die beiden Enden des zusätzlichen dritten translozierten Chromosoms die zufälligen Paarungsmöglichkeiten abgeleitet wurden. Dabei wurden dieselben Voraussetzungen gemacht wie in Linnerts Modell, insbesondere wurde vollständige Chiasmenbildung und nur ein Partnerwechsel pro Chromosomenende angenommen.

Eine Aufzeichnung dieses erweiterten, wegen seiner Verzweigkeit nur umständlich darstellbaren Modells erübrigt sich hier, da auf den ersten Blick zu erkennen war, daß die darin errechneten Erwartungswerte außerordentlich stark von den gefundenen Verhältnissen abweichen. So sollten z. B. 440 von 729 = rund 60% aller Meiosen mindestens ein Multivalent mit mehr als 6 Chromosomen bilden, doch wurden nur 86 solcher Zellen von insgesamt 484 untersuchten = 17,76% gefunden. Pollenmutterzellen, in denen ein XII-Ring auftritt, sind nach diesem Modell in rund 30% der Fälle zu erwarten, doch wurde nur eine solche Zelle gefunden, und zwar außerhalb der in Tabelle 1 zusammengestellten Untersuchungsreihe. Auch Konfigurationen aus 4 Chromosomen traten

relativ viel zu selten auf. Für das in Tabelle 1 aufgeführte Material betrug die mittlere Zahl von Quadrivalenten pro Zelle mit insgesamt 729 Quadrivalenten bei 484 untersuchten Zellen = 1,5. Berücksichtigt man hier, daß bei normalem Tetraoggen mit einem für alle 7 Chromosomenpaare strukturhomozygoten Genom eine mittlere Zahl von Quadrivalenten pro Zelle gefunden wird, die nach Ahloowalia 1,8-2,5 und nach Prakken (zitiert nach Ahloowalia) 2,33 beträgt, dann darf angenommen werden, daß es sich in den eigenen Versuchen größtenteils um die von den 4 nicht translozierten Chromosomen gebildeten Quadrivalente handelt; denn die gefundene relative Häufigkeit von 1,5 Quadrivalenten pro Zelle beträgt etwa  $4/7$  des von allen 7 Chromosomen bekannten Erfahrungswertes. Für diese Annahme spricht auch, daß nach dem oben erwähnten Modell der zufälligen Paarung der translozierten Chromosomenenden 34,29% der Zellen mindestens ein Quadrivalent enthalten sollten, wohingegen in 72,10% aller Zellen ein Quadrivalent gefunden wurde. Offenbar wurden also die meisten (wenn nicht fast alle) der beobachteten Quadrivalente von nicht translozierten Chromosomen gebildet. Im Gegensatz zu der von Ahloowalia studierten Translokation ließen sich in den eigenen Versuchen die aus den normalen und die aus den translozierten Chromosomen gebildeten IV-Konfigurationen nicht unterscheiden, da die heteromorphe Struktur der aus den translozierten Chromosomen gebildeten Viererverbände nicht deutlich ist.

Die Fertilität, gemessen als Anteil der vorhandenen Körner pro Ähre in Prozent des möglichen Kornansatzes, ist für jedes der 24  $F_1$ -Individuen ebenfalls in Tabelle 1 (letzte Spalte) angegeben.

### B. Untersuchungen über die Fertilität

Wird die Fertilität der einzelnen Individuen durch das Verhältnis der vorhandenen zu den fehlenden Körnern im Mittel aller Ähren der betreffenden Einzelpflanzen ausgedrückt, dann läßt sich auf der Grundlage des Gesamtverhältnisses ein Homogenitätstest durchführen, der im vorliegenden Fall bei 23 Freiheitsgraden und einem  $\chi^2$  von 46,38 ein  $p$  von 0,003 ergab und damit die Inhomogenität der Ergebnisse anzeigte. Es ist daher naheliegend, das Material auf eventuell vorhandene Gruppierungen zu prüfen, und es bot sich dafür die in Tabelle 1 vorgenommene und anfangs schon genauer beschriebene Gruppeneinteilung an.

Sowohl bei einer Prüfung nach Brandt-Snedecor ( $\chi^2 = 6,039$  für 2 FG;  $p = 0,048$ ) als auch bei den 3 möglichen Homogenitätstesten zwischen je 2 Gruppen sind die erhaltenen  $\chi^2$ -Werte entweder nicht oder nur schwach signifikant, so daß hinsichtlich der Fertilität keine überzeugende Inhomogenität für die 3 Gruppen nachgewiesen werden kann. Dies besagen auch die mit dem t-Test geprüften Differenzen zwischen den Mittelwerten der prozentualen Anteile der

Tabelle 1. Anteile der PMZ mit unterschiedlichen Verhältnissen von Bi- und Multivalenten bei 24 tetraploiden Pflanzen der *F*<sub>1</sub> *S. cereale* × *S. montanum* (II = Bivalent; IV = Quadrivalent; VI = Konfiguration aus 6 Chromosomen usw.)

Pflanze-Nr.	14 II	12 II 1 IV	10 II 2 IV	8 II 3 IV	6 II 4 IV	4 II 5 IV	11 II 1 VI	8 II 2 VI	9 II 1 VI	7 II 1 VI	5 II 1 VI	3 II 1 VI	6 II 2 VI	3 II 3 VI	8 II 1 XII	10 II 1 VIII	8 II 1 I	Fertilität %	$\bar{X}$
5	3	5	3	3	6													48,2	
11	6	4	5	5														35,7	
29	6	6	3	5														46,4	
33	5	6	3	6														46,4	44,84
34	7	5	8															41,1	±2,40
59	3	3	5	5	2	2												36,5	
66	7	3	5	5														56,2	
83	6	5	3	5	1													48,2	
6	5	3	5	4					3									36,1	
48	6	4	1	1	1		2		2	2								67,2	
44	2	3	3	1	3	2	1	1	2	2								22,5	
18	1	7	4	4					2	2								31,7	43,51
24	4	2	5	2	1				1	3								38,3	±4,41
27	5	2	2	4			1		2	2								44,2	
36	5	5	3	2			2		3	1		1						46,2	
73	5	7	3	2					2	1								53,1	
105	5	5	4	7	3				1									52,3	
23		3	3				2	1	5	3	2							37,5	
26	2	1	3	1	1		2	2	5	2	1		2					37,5	
20	6	4	1	6		1	2	1										41,7	
43	2	2	2				1		2	3	3		1	3				30,4	37,80
19	2	2	5	3	3				2	3	2		2					47,9	±2,13
89	3	6	5	5			2	1	2	2	1							35,7	
92	8	5	5	1					1						1			33,9	

vorhandenen Körner (Tab. 1, letzte Spalte). Die für das Gesamtmaterial festgestellte Inhomogenität (nach Brandt-Snedecor errechnet  $\phi = 0,00001$  für  $FG = 21$ ) muß daher unabhängig von Gruppierungen sein, zumindest von den hier vorgenommenen.

Da nicht auszuschließen war, daß die relativ geringe Pflanzenzahl des *F*<sub>1</sub>-Materials für eine vollkommene Bestäubung aller Pflanzen nicht ausreichte und daß — wie es bei kleinen Pflanzenbeständen des windbestäubten Roggens häufig vorkommt — der wahre Fertilitätsgrad durch mangelhafte Befruchtung verfälscht wird, wurden zur Erhöhung der Pflanzenzahl für weitere Prüfungen die perennierenden *F*<sub>1</sub>-Pflanzen nach der Überwinterung durch Teilung geklont. Je nach ihrer Stärke wurden dadurch von jeder Pflanze zwischen 2 und 6 Klonteile erhalten. So war es möglich, für die Aufzucht einer *F*<sub>2</sub> wie auch von isolierten Bestäubungsgruppen Anlagen aufzupflanzen, die einem Polycross ähnlich waren. Außerdem wurde aber auch aus den ursprünglichen *F*<sub>1</sub>-Pflanzen bereits eine *F*<sub>2</sub> aufgezogen, wofür nur 222 cytologisch als tetraploid bestätigte Sämlinge Verwendung fanden.

Hierbei wurden die Pflanzen der verschiedenen *F*<sub>1</sub>-Nachkommenchaften ebenfalls in einer Anlage aufgepflanzt, die einem Polycross so ähnlich war, wie es die unterschiedliche Individuenzahl der *F*<sub>2</sub>-Familien zuließ. Sofern sie perennierten, wurden die *F*<sub>2</sub>-Pflanzen im darauffolgenden Jahr (1969) nochmals auf ihre Fertilität hin untersucht, und ebenso die bereits 1967 und 1968 untersuchten *F*<sub>1</sub>-Pflanzen. Über die Fertilität der meisten *F*<sub>1</sub>-Pflanzen bzw. ihrer Klonteile liegen also Ergebnisse aus 3 aufeinanderfolgenden Jahren vor. Eine zusammenfassende Darstellung erübrigt sich jedoch, da markante Unterschiede ebensowenig festzustellen waren wie in den schon angegebenen Zahlen der *F*<sub>1</sub> selbst, es sei denn, mangelhafte Bestäubung führte zu einer weiteren Erniedrigung der Fertilität.

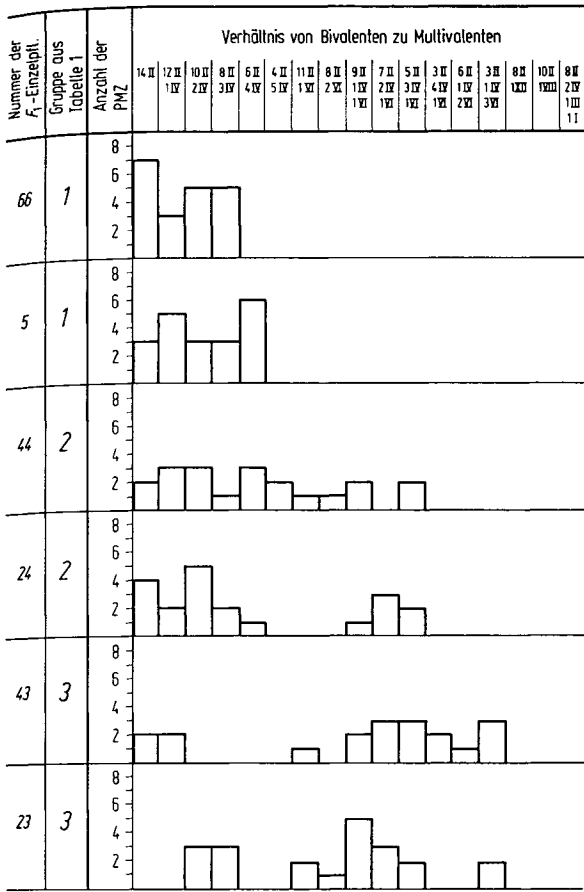


Abb. 3. Graphische Darstellung der Häufigkeiten von PMZ mit verschiedenen Verhältnissen von Bi- und Multivalenten bei 6 der in Tab. 1 aufgeführten und für die 3 verschiedenen Gruppen typischen, autotetraploiden F<sub>1</sub>-Pflanzen

Beschränken wir uns bei der Betrachtung der verschiedenen F<sub>2</sub>-Nachkommenschaften hinsichtlich der Beurteilung der Fertilität auf die 222 cytologisch kontrollierten und nach ihrer F<sub>1</sub>-Abstammung in einer Art Polycross aufgepflanzten Sämlinge, dann betrug die mittlere Fertilität 30,04 ± 1,49% vorhandene Körner. Sie war damit niedriger als die der F<sub>1</sub>, deren Gesamtmittel 42,29 ± 1,96 betrug, und noch homogener. Werden nämlich die F<sub>2</sub>-Familien entsprechend ihrer Abstammung von den 3 F<sub>1</sub>-Gruppen zusammengefaßt, dann ergibt sich als mittlere Fertilität für die Abkömmlinge von Gruppe 1 = 30,27 ± 4,25, für die Abkömmlinge von Gruppe 2 = 29,87 ± 2,10 und für die Abkömmlinge von Gruppe 3 = 30,15 ± 2,21.

Obwohl die Ergebnisse nicht dafür sprechen, daß irgendwelche signifikanten Fertilitätsunterschiede vorhanden sind, ist doch die Möglichkeit noch nicht völlig ausgeschlossen worden, daß die F<sub>1</sub>-Pflanzen ohne Neigung zur Bildung von größeren Chromosomenpaarungsverbänden (= Gruppe 1) einen höheren Grad von Fertilität vererben. Diese auf Grund

genotypischer Unterschiede eventuell doch vorhandene höhere Fertilität könnte vielleicht wegen zu geringer Pflanzenzahlen in den relativ zu kleinen Bestäubungsgruppen unerkannt geblieben sein. Um diese Frage zu prüfen, müßte man entweder alle Ähren einzeln von Hand zuverlässig bestäuben, oder man müßte Pflanzen wie die der Gruppe 1 isoliert vermehren sowie ihre Nachkommenschaften weiter prüfen und selektieren. Wir wählten den 2. Weg wegen der zahlreichen bei der Selektion zusätzlich noch erreichbaren Ziele und werden deshalb eine endgültige Antwort erst in Zukunft erhalten.

### Diskussion der Ergebnisse

Sprechen in den vorliegenden Untersuchungen die Befunde dafür, daß bevorzugte Paarung („preferential pairing“) anstelle einer zufälligen Paarung der translozierten Chromosomen auftritt, und kommt es demzufolge in Strukturheterozygoten des Duplextyps weniger zur Bildung von Multivalenten als vielmehr zur Bildung von strukturhomomorphen Bivalenten?

Der Umstand, daß in der tetraploiden, für 3 Chromosomenpaare strukturheterozygoten F<sub>1</sub> aus Kreuzung von *S. cereale* × *S. montanum* einige Pflanzen auftraten, die — abgesehen vom normalen, für Tetraploiden bekannten Prozentsatz von Quadrivalenten — nur Bivalente bildeten, scheint eine solche Annahme zu stützen. Als weiteres Argument für diese Annahme könnte das allgemein gegenüber den Erwartungswerten festzustellende Defizit an Multivalenten, insbesondere auch an Quadrivalenten, gewertet werden. Wie schon erwähnt, ließen sich in den eigenen Versuchen die aus den normalen und die aus den translozierten Chromosomen gebildeten Viererverbände nicht direkt unterscheiden. Ebenso unsicher wie die cytologische Unterscheidung von normalen Quadrivalenten und strukturheterozygoten Translokationsringen ist die Identifizierung von strukturheteromorphen Bivalenten unter normalen, strukturhomomorphen. Wie Sybenga (1968) schon feststellte, ist es daher sehr schwierig, allein mit cytologischen Mitteln das Vorhandensein oder Fehlen von bevorzugter Chromosomenpaarung nachzuweisen. Eine Erhöhung der relativen Zahl der Bivalente auf Kosten der Multivalente spricht also nicht unbedingt für das Vorhandensein von bevorzugter Chromosomenpaarung, da auch eine Verminderung der Chiasmenhäufigkeit zu einem Zerfall von Multivalenten und zu einer Erhöhung der Häufigkeit von Bivalenten führt. Ähnliche Schlüsse könnte man aus Angaben von Hrish, Müntzing und Sree Ramulu (1969) ziehen, die bei *Secale kuprijanovii* fanden, daß einzelne Pflanzen keine Multivalente bildeten, obwohl sie offenbar dennoch heterozygotisch für eine Translokation waren. Solche auf diese Weise entstehenden Bivalente bestehen aber aus nur teilweise homologen Partnern. Ihre zufällige Verteilung kann ergeben,

daß beispielsweise ein bestimmter Chromosomenschenkel dreimal an den einen, aber nur einmal an den anderen Pol gerät, und wenn in Tetraploiden auch die Gefahr eines dadurch bedingten völligen Verlustes ganzer Chromosomensegmente in den Keimzellen vermindert ist, so vermögen strukturheteromorphe Bivalente offenbar auch hier nicht zu einer Erhöhung der Fertilität beizutragen.

Zu diesem Schluß berechtigen nun in den eigenen Versuchen die Beobachtungen über die Fertilität der tetraploiden  $F_1$ , also von Strukturheterozygoten des Duplextyps, und zwar besonders der Befund, daß sich die Individuen mit relativ besonders hohen Anteilen an Bivalenten keineswegs durch eine erhöhte Fertilität auszeichnen. Da die Fertilitätsuntersuchungen an perennierenden  $F_1$ -Bastarden durchgeführt wurden, konnten sie mehrjährig wiederholt und in den allgemeinen Versuchsbedingungen variiert werden. Fehler in der Fertilitätsbeurteilung durch mangelhafte Bestäubung konnten dadurch zwar nicht völlig ausgeschaltet, aber doch gering gehalten werden.

Entgegen unserer ursprünglichen Hoffnung, daß die Pflanzen mit relativ vielen Bivalenten (Gruppe 1 in Tabelle 1) eine vermutlich erhebliche Neigung zur bevorzugten Paarung homologer Chromosomenschenkel hätten und infolgedessen besonders gute Möglichkeiten zur Selektion von voll fertilen, perennierenden Tetraroggengenotypen böten, glauben wir nun vielmehr an eine Neigung dieser Pflanzen zur Verminderung der Chiasmenfrequenz. Ob diese Neigung erblich ist und ob sich dann auch Genotypen mit Neigung zu besonders hoher Chiasmenfrequenz auslesen lassen, werden die Selektionsversuche mit den isoliert vermehrten Genotypen später zeigen.

Wie Hazarika und Rees (1957) schon zum Ausdruck brachten, dürfte es entgegen früheren, landläufigen Meinungen bei der Hebung der Fertilität des tetraploiden Roggens überhaupt mehr auf eine Erhöhung der Chiasmenfrequenz schlechthin als auf eine Erhöhung des Anteils der Bivalente ankommen.

Bei den Roggenartbastarden drückt eine hohe Häufigkeit von Multivalenten die Fertilität nur dann herab, wenn statt einer Zick-Zack-Verteilung der Chromosomen eine zufällige erfolgt. In den eigenen Versuchen wurden Fälle von Zick-Zack-Verteilungen beim Roggen bisher nur ausnahmsweise festgestellt. Immerhin traten aber im diploiden Material mehrfach Pflanzen auf, die trotz einwandfreier Bastardstruktur nicht semisteril waren und die dadurch anzeigten, daß sie über eine Fähigkeit zur Zick-Zack-Verteilung verfügt haben müssen. Auch Sybenga (1968) berichtet über das Vorkommen von Zick-Zack-Verteilungen beim Roggen und führt für die von ihm untersuchten Translokationsheterozygoten dafür relativ sehr hohe Häufigkeiten an.

Für praktische Belange bedeutet das, daß man sowohl auf eine erbliche Neigung zu hohen Chiasmenfrequenzen als auch auf eine erbliche Neigung

zur Zick-Zack-Auflösung von Translokationskonfigurationen hin selektieren müßte, wollte man das einleitend beschriebene Zuchtziel doch noch erreichen.

Für die bei Problemen der „bevorzugten Paarung“ grundsätzlich interessante Frage, in welchen Häufigkeiten strukturhomo- bzw. strukturheteromorphe Bivalente (und ebenso Quadrivalente) auftreten, und wie man diese unterscheiden kann, dürfte eines der translozierten Chromosomen, nämlich Chromosom VI aus *S. montanum*, von Bedeutung sein. Für dieses Chromosom konnten wir früher (Reimann-Philipp und Rohde, 1968) einen morphologischen, die Lage der sekundären Einschnürung betreffenden Unterschied zum Chromosom VI aus *S. cereale* feststellen. Nach Rückkreuzung von Strukturheterozygoten, die überwiegend Bivalente bilden (z. B. Pflanzen wie denen aus Gruppe 1, Tabelle 1), mit Tetraroggen und cytologischer Identifizierung der 4 Chromosomen VI in den Wurzelspitzenzellen müßte sich diese Frage nachträglich klären lassen.

Herrn Prof. Dr. v. Sengbusch danken wir herzlich für die Förderung dieser Arbeit. Unser herzlicher Dank gilt auch Fräulein Christa-Maria Pohl und Fräulein Helga Martens für ihre Hilfe.

### Zusammenfassung

1. Das praktische Ziel der vorliegenden Untersuchungen war die Klärung der Frage, ob auf Grund von bevorzugten Paarungen („preferential pairing“) die für 3 Chromosomenpaare strukturheterozygote  $F_1$  der Artkreuzung von *S. cereale*  $\times$  *S. montanum* im tetraploiden Zustand anstelle der in der diploiden  $F_1$  regelmäßig auftretenden Ring- oder Kettenkonfigurationen mehr Bivalente bilden und damit einen normalen Fertilitätsgrad erreichen würde.

2. Von einigen Pflanzen der tetraploiden, strukturheterozygoten  $F_1$  (Gruppe 1 in Tabelle 1) wurde festgestellt, daß sie — abgesehen vom normalen, für Tetraroggen bekannten Prozentsatz von Quadrivalenten — nur Bivalente bildeten. Auch die anderen cytologisch untersuchten tetraploiden  $F_1$ -Pflanzen wiesen viel weniger Multivalente auf, als nach dem von Linnert (1962) aufgestellten und von uns für Translokationskonfigurationen aus 6 Partnern (= 3 translozierte Chromosomen) erweiterten Modell theoretisch zu erwarten war.

3. Bei allen untersuchten Pflanzen wurden die Quadrivalente offenbar vorwiegend von den normalen, nicht translozierten Chromosomen gebildet.

4. Da die Pflanzen mit starker Neigung zur Bildung von Bivalenten (Gruppe 1 in Tabelle 1) keine bessere Fertilität aufwiesen als Pflanzen mit relativ vielen Multivalenten, kann der erhöhte Anteil an Bivalenten hier nicht auf eine bevorzugte Paarung von Partnerchromosomen mit jeweils dem höheren Grad an Homologie zurückgeführt werden. Vielmehr ist anzunehmen, daß in den betreffenden Pflanzen eine besonders geringe Chiasmenfrequenz vorlag, so daß

statt der Multivalente heteromorphe Bivalente gebildet wurden.

5. Ein Nachweis von bevorzugter Paarung allein mit cytologischen Methoden ist deshalb schwierig, weil dazu eine einwandfreie Identifizierung dieser heteromorphen, nur streckenweise homologen Bivalente erreicht werden müßte. Eine dafür sich bietende Möglichkeit, die sich aus einem von uns gefundenen strukturellen Unterschied des translozierten Chromosoms Nr. VI aus *S. montanum* im Vergleich zu seinem Partner aus *S. cereale* ergibt, wird diskutiert.

6. Da es bei den tetraploiden Artbastarden davon abhängt, Genotypen mit erblicher Neigung nicht nur für eine hohe Chiasmenfrequenz, sondern auch für eine Zick-Zack-Auflösung von Translokationskonfigurationen auszulesen, oder aber doch noch Genotypen mit einer erblichen Neigung zur bevorzugten Paarung der Chromosomen aufzufinden, dürfte das Ziel der Züchtung eines perennierenden, voll fertilen Kulturroggens durch Einkreuzung von *S. montanum* im tetraploiden Material sehr viel schwieriger zu erreichen sein als im diploiden.

#### Literatur

1. Ahloowalia, B. S.: Study of a translocation in tetraploid rye. *Genetica* **33**, 207–221 (1963). — 2. Brandt, A. E., Snedecor, G. W.: zitiert nach K. Mather, The

measurement of linkage in heredity. London: Methuen Co. 1951. — 3. Bremer, G., Bremer-Reinders, D. E.: Breeding of tetraploid rye in the Netherlands. I. Methods and cytological investigations. *Euphytica* **3**, 49–63 (1954). — 4. Darlington, C. D.: *Recent Advances in Cytology*. 2nd ed. London: Churchill 1937. — 5. Dierks, W., Reimann-Philipp, R.: Die Züchtung eines perennierenden Roggens als Möglichkeit zur Verbesserung der Roggenzüchtungsmethodik und zur Schaffung eines mehrfach nutzbaren Grünfütter- und Körnerroggens. *Z. Pflanzenzüchtg.* **56**, 343–368 (1966). — 6. Hazarika, M. H., Rees, H.: Genotypic Control of chromosome behaviour in rye chromosome pairing and fertility in autotetraploids. *Heredity* **22/3**, 317–331 (1957). — 7. Hrischi, N., Müntzing, A., Sree Ramulu, K.: Further Data on structural Heterozygosity in a strain of *Secale kuprijanovii*. *Hereditas* **62**, 339–347 (1969). — 8. Linnert, Gertrud: Untersuchungen an hemiploiden Nachkommen Autotetraploider. I. Der Verteilungsmodus einer reziproken Translokation und die daraus folgende Erhöhung der Heterozygotenfrequenz in der Nachkommenschaft von Duplex-Heterozygoten. *Z. f. Vererbungslehre* **93**, 389 bis 398 (1962). — 9. Reimann-Philipp, R., Rohde, Hanna: Die cytologische Identifizierung der genetisch unterschiedlichen Gruppen von Artbastarden in den späteren Generationen der Kreuzung *Secale cereale* × *Secale montanum* in ihrer Bedeutung für die Züchtung eines perennierenden Kulturroggens. *Z. Pflanzenzüchtg.* **60**, 212–218 (1968). — 10. Sybenga, J.: The use of chromosomal aberrations in the allopolyploidization of autopolyploids. *Radiation Botany* **5**, Supplement, 761–767 (1965). — 11. Sybenga, J.: Orientation of interchange multiples in *Secale cereale*. *Heredity* **23**, 73–80 (1968).

Eingegangen 27. Januar 1970

Angenommen durch G. Melchers

Prof. Dr. R. Reimann-Philipp  
Hanna Eichhorn-Rohde  
Max-Planck-Institut für Kulturpflanzenzüchtung  
Bornkampsweg  
207 Ahrensburg/Holst. (BRD)