

# DER ZÜCHTER

6. JAHRGANG

MAI 1934

HEFT 5

(Aus der Bayerischen Landes-Saatzucht-Anstalt Weihenstephan.)

## Die cytologischen Verhältnisse einiger Weizenroggenbastarde und ihrer Nachkommenschaft („F<sub>2</sub>“).

Von G. Kattermann.

Die erste Generation.

Die cytologische Untersuchung von Weizenroggenbastarden erster Generation war schon öfters Gegenstand von Veröffentlichungen (2, 3, 4, 5, 7, 18, 19, 20, 28). Es genüge hier der Hinweis auf die zusammenfassende Darstellung von BLEIER (4).

Zur Zeit ist die Annahme verbreitet, daß die geringe Zahl von Bivalenten, die man in den Pollenmutterzellen der Bastarde besonders während der 1. Reifeteilung beobachten kann (siehe Tabelle 1) autosyndetisch, d. h. aus Weizen-

sein müssen, wie bisher bekannt war, beweisen die Ergebnisse eigener Feststellungen. Ich untersuchte einige F<sub>1</sub>-Pflanzen, die aus der Bastardierung eines früher beschriebenen (16) „blaukörnigen Weizens“ mit Winterroggen hervorgegangen waren und fand die in Tabelle 2 festgehaltenen Chromosomenanordnungen. Wie man sieht, kamen mehrmals 5 Bivalente, einmal sogar 6 Bivalente und bis zu zwei Trivalente bzw. Tripartite pro Zelle vor. Überhaupt weisen die Häufigkeitsverhältnisse der einzelnen Anordnungen nach der Statistik in Tabelle 2 auf

Tabelle 1. Chromosomenbindung in F<sub>1</sub>-Weizenroggenbastarden.

<i>Tr. vulgare</i> (Martins Amber)	× <i>Secale cereale</i>	0-3 II 22-28 I	Kihara
<i>T. vulgare</i> var. albidum	× <i>S. cereale</i> (Petkus)	0-3 II 22-28 I	Thompson
<i>T. vulgare</i>	× <i>S. cereale</i>	0 28 I	Zalenky u. Doroshenko
<i>T. vulgare</i>	× <i>S. cereale</i>	0-3 II 22-28 I	Melburn
<i>T. vulgare</i>	× <i>S. cereale</i>	0-3 II 22-28 I	Aase
<i>T. vulgare</i>	× <i>S. cereale</i>	0-4 II 20-28 I	Bleier
<i>T. vulgare</i> (Fulhio u. Dawson × Kanred)	× <i>S. montanum</i>	0-1 II 26-28 I	Longley u. Sando
<i>T. vulgare</i> var. Gipsy	× <i>S. cereale</i>	0 28 I	
<i>T. Spelta</i> var. Alstrom	× <i>S. montanum</i>	0-3 II 22-28 I	
<i>T. vulgare</i> (hybrid 128)	× <i>S. cereale</i> (Rosen)	0-3 II 22-28 I	Florell
<i>T. vulgare</i> var. ferrugineum	× <i>S. cereale</i>	0-2 II 24-28 I	Lebedeff
<i>T. vulgare</i> (W. R. Bastard)	× <i>S. cereale</i>	I III 0-2 II 24-28 I	Bleier
<i>T. vulgare</i> (blaukörnig)	× <i>S. cereale</i>	I-2 III 0-6 II 14-28 I	Kattermann
<i>T. vulgare</i> (Alsobogard)	× <i>S. cereale</i>	I III 0-4 II 20-28 I	
<i>T. durum</i> var. melanopus (Nr. 00102)	× <i>S. cereale</i>	0 2I I	Plotnikowa
<i>T. persicum</i> var. fuliginosum	× <i>S. cereale</i>	0	

chromosomen entsteht (7, 18). Daß die Homologieverhältnisse im Chromosomensatz des Bastardes und damit die Bindungsverhältnisse der Chromosomen aber nicht in allen Fällen so

andere Homologieverhältnisse als gewöhnlich hin.

Als Geminiform herrschte das Doppelstäbchen durchaus vor, doch können im Höchstfall zwei

Tabelle 2. Statistik der Konjugationsverhältnisse der Chromosomen bei F<sub>1</sub>-Weizenroggenbastarden

(*Tr. vulgare* var. albidum mit blauer Aleuronschicht × *Secale cereale*).

Bezeichnung	28I	1II 26I	2II 24I	3II 22I	4II 20I	5II 18I	6II 16I	1III 25I	1III 23I	1III 21I	1III 19I	2III 14I	5II 15I	2III 22I
b 3 Zahl d.	0	6	32	35	27	5	0	0	4	6	2	1	0	0
b 4 P. M. Z.	1	3	5	10	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0
c 1 mit der	39	183	228	51	12	2	0	9	5	0	1	0	0	1
c 2 betr. Anordn.	2	58	81	62	11	1	1	0	2	2	0	0	0	0

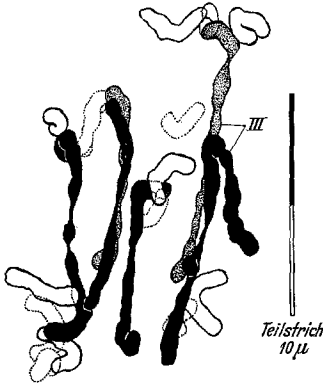
Ringe vorkommen (Tabelle 3). In Abb. 1 ist die nur einmal gefundene Gruppierung  $2_{III} + 4_{II} + 1_{4I}$  wiedergegeben.

Vermutlich ist die höhere Geminizahl der hier berücksichtigten Bastarde durch erweiterte

Tabelle 3.  
Vorkommen bivalenter Ringgemini.

Bezeichnung	1 Ring pro Zelle	2 Ringe pro Zelle
b 3 Zahl d.	II	2
b 4 P. M. Z.	1	0
c 1 mit der	7	0
c 2 betr. Anordn.	5	0

Autosyndese erklärbar. Denn die durch Rückkreuzung dieser Bastarde mit Weizen entstan-



Erklärungen zu den Abbildungen.

Vorbemerkungen: In sämtlichen Abbildungen werden Chromosomen aus Pollenmutterzellen gezeigt, entweder in natürlicher Anordnung oder zum Zwecke der besseren Übersicht nebeneinander gezeichnet. In den Erklärungen bedeutet M I = Metaphase der 1. Reifeteilung, A I = Anaphase der 1. Reifeteilung, T I = Telophase I, M II = Metaphase der 2. Reifeteilung und sinngemäß so weiter. Bei Angabe der Chromosomenanordnungen bedeutet VI = Verband aus 6 Chromosomen, IV = Verband aus 4 Chromosomen, II = Bivalente, I = Univalente und F = Fragment. Alle Bilder beziehen sich auf Weizenroggenbastarde. Die Vergrößerung ist aus den Maßstäben ersichtlich (1 Teilstrich = 10 μ).

Abb. 1. W. R. b3.  $F_1$ . Ungewöhnlich hohe Chromosomenbindung in M I:  $2_{III} + 4_{II} + 1_{4I}$ .

dene anschließend beschriebene Nachkommenschaft zeichnet sich cytologisch durch weniger

pollen bekommen. Vereinzelt cytologische Untersuchungen an solchen „ $F_2$ “-Pflanzen, wie sie hier kurz ohne Rücksicht auf ihre Entstehung genannt werden mögen, liegen vor von NIKOLAJEWA (22); die genaue Entstehung dieser Pflanzen (5 mit  $2n = 42-44$  und 1 mit  $2n = 48-52$ ) ist unbekannt. Es dürfte sich jedoch um Rückkreuzungsprodukte mit Weizen handeln. Ich selbst (14) habe früher Chromosomenzahlen von drei Pflanzen angegeben, die eine, ein Rückkreuzungsprodukt einer  $F_1$ -Pflanze mit Roggen ( $W \times R$ )  $\times R$ , besaß  $2n = 35$  Chromosomen, die beiden anderen, Rückkreuzungen mit Weizen ( $W \times R$ )  $\times W$ , hatten  $2n = 49$  und  $2n = 39$  oder  $38 + F$  (Fragment).

In der folgenden Tabelle 4 sind Untersuchungsergebnisse von FLORELL (11) und eigene bisher nur teilweise veröffentlichte Feststellungen an rund 50 Pflanzen aus vorwiegend freier Rückkreuzung mit Weizen zusammengefaßt. Man findet über den Diploidzahlen die auf Grund der Abstammung berechneten Chromosomenzahlen der Eikerne der  $F_1$  und darunter die Pflanzenzahl mit dem betreffenden Chromosomensatz angegeben.

Der Wert der cytologischen Untersuchungen bei „ $F_2$ “-Pflanzen liegt nicht nur im Kennenlernen der Chromosomenzahlen und des Chromosomenverhaltens in den Reifeteilungen, sondern vor allem auch in der Möglichkeit, die Chromosomenzahl der funktionsfähigen Eizellen der 1. Generation einfach zu berechnen, vorausgesetzt, daß — wie hier — die Rückkreuzungseltern bekannt sind.

Bereits FLORELL (11) hatte auf Grund seiner wenigen Untersuchungsergebnisse darauf hingewiesen, daß von einer zufällmässigen Verteilung der univalenten Chromosomen während der 1. Reifeteilung in den Embryosackmutterzellen von  $F_1$ -Pflanzen nicht die Rede sein kann; denn unreduzierte Gameten traten mit viel größerer

Tabelle 4.

$(W \times R) W$ $n \text{♀ } F_1$ $2n \text{ „ } F_2$	17	18	18 + F	20	20 + F	21	22	22 + F	21 + F	23	23 + F	24	25	26	27	28	28 + F	29	30	31
	38	39	39 + F	41	41 + F	42	43	43 + F	42 + F	44	44 + F	45	46	47	48	49	49 + F	50	51	52
Florell	—	—	—	1	—	—	1	—	—	1	—	1	—	2	—	3	—	—	1?	—
Kattermann	1	3	2	3	1	2	2	1	1	—	1	—	1	5	9	12	1	—	3	1

oder mehr Verbände aus 3—6 Chromosomen zur Zeit der 1. Reifeteilung aus (Tabelle 7).

Die zweite Generation.

Wie bekannt ist, hat man bisher Nachkommenschaft bei Weizenroggenbastarden nur durch Rückkreuzung mit Weizen- oder Roggen-

Häufigkeit auf, als je nach den Wahrscheinlichkeitsregeln zu erwarten war. Tabelle 5 bringt das zum Ausdruck. Meine Feststellungen unterstreichen FLORELLS Befund ganz ausdrücklich.

Einen etwas gegensätzlichen Eindruck machen Angaben von LEBEDEFF (19), wobei jedoch zu berücksichtigen ist, daß bei dieser Pflanzen-

gruppe Roggen der Rückkreuzungselter war. Die Daten der Tabelle 5 können indessen auch

Tabelle 5.

Bearbeiter	Nicht reduziert u. mehr als 28 in %	Past somatisch 26-27 in %	± reduziert	Gepflügte Pflanzen
Florell	36,4	18,2	45,4	11
Kattermann	34,0	29,8	36,2	47
Lebedeff	7,2	14,3	78,5	14

den Anschein erwecken, als würde Weizenpollen hauptsächlich für hochchromosomige Gameten tauglich sein, Roggenpollen außerdem und besser für Gameten mit niedrigeren Chromosomenzahlen.

Eine weitere nach Angabe von PLOTNIKOWA (23) im Druck befindliche Arbeit von LEBEDEFF soll dartun, daß  $F_1$ -Bastarde weibliche Gameten mit verschiedenen Chromosomenzahlen von 21-28 bilden. Dies würde mit den obigen Angaben grundsätzlich übereinstimmen.

Aus den vorhergehenden Tatsachen muß gefolgert werden, daß die Annahme von der zufallmäßigen Verteilung der Univalenten während der 1. Reifeteilung in den Embryosackmutterzellen der  $F_1$ -Pflanzen, die zuerst von KIHARA (18) für diese Objekte ausgesprochen worden ist, nicht richtig sein kann. (Sie scheint übrigens auch für Pollenmutterzellen noch nicht bewiesen zu sein; denn in keiner einzigen Arbeit finden sich hierauf bezügliche direkte Zählungen.)

FLORELL (11) legte auf die Feststellung Wert, daß in seinem Material vorzugsweise Gameten der  $F_1$  mit gerader Chromosomenzahl befruchtet wurden. Bei den von mir untersuchten Pflanzen ergibt sich gerade das Umgekehrte:

Tabelle 6.

Bearbeiter	Chromosomenzahl des Eies gerade (Häufigkeit)	Chromosomenzahl des Eies ungerade
Florell	8	3
Kattermann <sup>1</sup>	17	25

<sup>1</sup> Chromosomenzahlen mit Fragment unberücksichtigt.

Die Befunde FLORELLS zeigen demnach keine allgemeingültige Eigenheit von Weizenroggenbastarden auf.

Über die Entstehung höherer, aber doch noch nicht amphidiploider Chromosomenzahlen z. B.  $2n = 50, 51$  oder  $52$ , kann man nur Vermutungen äußern. Besonders schwierig wird das Auffinden der Ursache bzw. des Vorganges der Steigerung, wenn man annehmen möchte, daß der Eikern der betreffenden Pflanzen mehr als 28 (Höchstzahl bei Nichtreduktion) Chromosomen hatte. (Es ist nicht genau bekannt, ob die Nichtreduktion in  $F_1$  durch Restitutionskernbildung wie bei *Hieracium boreale* (ROSENBERG

26) oder durch eine Art somatischer Teilung der Geschlechtszellen wie bei *H. pseudoillyricum* (26) oder wieder anders zustande kommt. Eine Embryosackentwicklung wie die von *Rosa canina* (27) kommt allem Anschein nach weniger in Frage, weil Bivalente meist fehlen.)

Die Angabe von FLORELL (11) über eine 51-chromosomige Pflanze ist nicht ganz sicher.

Einige Gesichtspunkte zu diesem Problem seien jedoch im folgenden berührt. Chromoso-

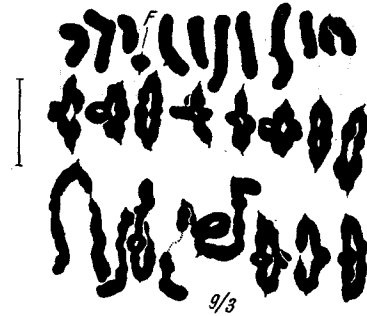


Abb. 2. W. R. 9/3. „ $F_2$ “.  $2n = 43 + F.A. I$ . Nur der Chromosomenbestand. Man beachte das Fragmentchromosom (F). Außerdem 10I, 11I, 11II und 21V.

menzahlen, die höher als  $2n = 49$  sind, können z. B. unter einer der folgenden Voraussetzungen entstehen:

1. Fragmentation einzelner Chromosomen, sei es vom Roggen oder vom Weizen. In diesem

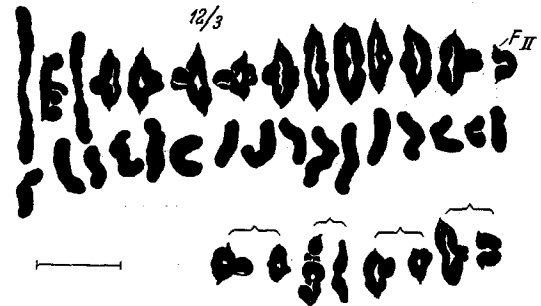


Abb. 3. W. R. 12/3. „ $F_2$ “.  $2n = 42 + F_{II}$ . Chromosomen aus M1 nebeneinandergezeichnet: 13II + 16I + FII. Darunter Formen des Fragmentbivalenten neben dem kleinsten normalen Biv. der betr. Zelle.

Falle ist die Vermehrung nur scheinbar. Es ist bekannt, daß Fragmentation bei Roggen selbst vorkommt (12). Obgleich Chromosomenfragmente bei einigen „ $F_2$ “-Pflanzen der Weizenroggenkreuzungen gefunden worden sind, wie aus den Angaben der Tabelle 4 und aus den Textabbildungen 2-3 ersichtlich ist, kann man doch in den Chromosomenbeständen (Abb. 4 und 5) der als Beispiele herangezogenen Pflanzen  $W \times R 7. 1.$  und  $W \times R 12. 6.$  mit  $2n = 50$  bzw.  $52$  Chromosomen kein eigentliches Fragment entdecken. Dagegen mußte bei dem Chromosomensatz der Pflanze  $W \times R 3. 2.$  mit

$2n = 49 + F$  Fragmentation in Betracht gezogen werden. Hier hatte nämlich das Bruchstück eine Größe wie das Fragment bei Pflanze  $W \times R$  9. 3.

2. Infolge Nichtpaarung einzelner Chromosomen bei Roggen entstehen manchmal Pflanzen mit mehr als  $2n = 14$  ganzen Chromosomen und folglich auch Gameten mit mehr als 7 Chromosomen (9). Es wäre an sich nicht ausgeschlossen, daß zufällig bei der Entstehung meiner Weizen-



Abb. 4. W. R. 7/1. „ $F_2$ “.  $2n = 50$ : Chromosomenbestand in MI: 3IV + 14I + 10I.  
Keine Fragmente erkennbar.

roggenbastarde eine hyperchromosomige Gamete des Roggens beteiligt war. Soweit die in meinen Untersuchungen in Frage kommenden  $F_1$ -Pflanzen (4 von 9) cytologisch geprüft worden sind, konnten indessen stets nur  $2n = 28$  Chromosomen festgestellt werden.

Außerdem sind Pflanzen mit mehr als 49 Chromosomen in vier verschiedenen Familien auf-

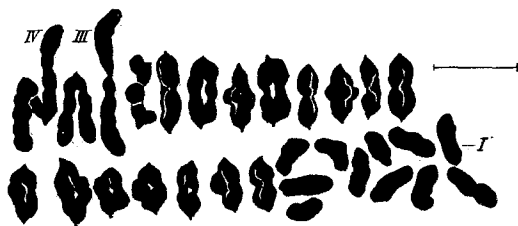


Abb. 5. W. R. 12/6. „ $F_2$ “.  $2n = 52$ . Chromosomen aus MI: 1IV  
1III + 17II + 11I.

getreten, was für die zweite Möglichkeit ebenfalls nicht günstig ist.

3. Wenig wahrscheinlich ist auch die Befruchtungsmöglichkeit mit hyperchromosomigen Weizengameten bei der Rückkreuzung. Da letztere hauptsächlich spontan erfolgte, muß immerhin daran gedacht werden.

4. Die Chromosomenvermehrungen könnten u. U. in sehr frühen somatischen Teilungen der sporogenen Region der Fruchtknotenanlagen an der  $F_1$ -Pflanze als ganz lokale Variationen erfolgen. Es müßten nur — z. B. infolge Trennungsschwierigkeiten — die beiden Spalthälften eines Chromosoms in denselben Tochterkern gelangen. Natürlich wäre anschließend noch Nichtreduktion der vermehrten Chromosomenzahl bei der Embryosackbildung erforderlich.

Während FLORELL (11) nur Zählungen der Chromosomen in somatischen Kernplatten vorgenommen hat, beruhen die eigenen Angaben auf Beobachtungen in Pollenmutterzellen zur Zeit der Reifeteilungen. Da eine ausführliche Darstellung der Befunde noch beabsichtigt ist, sollen hier nur die Hauptergebnisse erwähnt werden. In Tabelle 7 wurden die Variationsverhältnisse der Chromosomenbindung zusammengestellt. Überall erkennt man einen großen Spielraum der Konjugationsmöglichkeiten. Die höchstmöglichen Homologiebeziehungen (siehe 14) sind aus dem Minimum an Univalenten abzuleiten. Wie man sieht, bleiben selbst bei 49-chromosomigen Pflanzen in vielen Fällen mehr als 7 Chromosomen univalent, obgleich anzunehmen ist, daß hier zwei volle Haploidsätze

von Weizen mit je 21 Chromosomen (ein Satz vom Eikern und ein Satz vom Spermakern des rückkreuzenden Pollens) vorhanden sind. Das Univalentbleiben des vorhandenen Roggenchromosomensatzes ist leicht verständlich. Bei der herabgeminderten Paarung einiger Weizenchromosomen kann man an 2 Ursachen denken. Entweder liegt sie an einer Besonderheit des ursprünglich zur Kreuzung verwendeten Genoms des blaukörnigen Weizens, durch welche die regelmäßige Konjugation mit einem beliebigen Weizengenom verhindert wird — ähnliche Fälle sind kürzlich von HOLLINGSHEAD (13) und THOMPSON u. ROBERTSON (29) beschrieben worden — oder es gehen von den partnerlosen Roggenchromosomen Einflüsse aus, die die Paarung hindern.

Aus Tabelle 7 geht auch die verblüffende Vielförmigkeit der Chromosomenanordnungen hervor. Einzelpflanzen mit gleicher Chromosomenzahl stimmen nur selten in bezug auf die Häufigkeit und Wiederkehr einzelner Chromosomenanordnungen wirklich überein. Ich habe das in Tabelle 7 nicht mit zum Ausdruck bringen können. (Bei mangelnder Übereinstimmung der Chromosomenanordnungen verschiedener Pflanzen mit derselben somatischen Chromosomenzahl ist allerdings zu berücksichtigen, daß das von mir untersuchte Material aus freien Rückkreuzungen der Bastarde mit mehreren Rassen der *vulgare*-Reihe des Weizens hervorgegangen sein kann.)

Beachtenswert ist weiter das Vorkommen mehrchromosomiger Verbände, z. T. in einem Ausmaß, wie es bisher bei *Triticumbastarden* noch nicht beobachtet worden ist (Abb. 6—9). Ich habe

Tabelle 7.

Bezeichnung	2n	I	II	III	IV	V	VI	F	Zahl d. Anordnungen	Höchstzahlen Multipartiter pro P. M. Zelle	Zahl d. geprüft. Zellen
13. 4.	38	10-18	9-14	0-2	0-1				9	III + IV / 2II	53
9. 2.	39	4-9	12-16	0-3	0-2				15	2IV / 3II	50
13. 1.		13-17	10-13	0-2					5	2III	20
9. 6.	39 + F	11-15	10-14	0-2	0-1			I*	7	IV + III / 2II	20
1. 2.		9-20	7-13	0-2	0-3	0-1		I**	22	IV / 2IV + III / 3IV	48
9. 5.	41	11-17	10-14	0-2	0-1	0-1			9	IV + III / 2II	46
13. 2.		13-21	7-12	0-4	0-1				17	4III / IV + 2II	40
13. 6.		10-13	11-16	0-1	0-1				9	IV + III	80
12. 8.	41 + F	12-17	10-14	0-1	0-2			I*	11	IV / 2IV	30
1. 1.	42	7-15	8-14	0-4	0-3	0-1	0-1		27	IV + 2III / IV + 3III / 2IV + 2III	50
4. 2.		8-13	10-15	0-2	0-2	0-1	0-1		20	IV + 2III / 2IV + III	48
9. 4.	43	6-13	13-17	0-1	0-2		0-1		14	IV / IV + III	60
11. 9.		9-12	10-15	0-2	0-2	0-1			14	IV + 2IV / IV + IV + III	34
12. 3.	42 + F <sub>II</sub>	12-20	12-16	0-2	0-1				11	IV + III / 2II	50
9. 3.	43 + F	10-15	10-16	0-2	0-2	0-1	0-1	I***	22	IV + III / IV + IV / 2IV + III	43
9. 1.	44 + F	10-16	10-16	0-4	0-1			I***	24	IV + 3III / 4II	58
5. 1.	46	10-17	11-16	0-3	0-3	0-1	0-1		27	IV + IV / 2IV + 2III / IV + IV + III	70
5. 3.	47	8-13	13-19	0-2	0-2				12	2IV + III	34
5. 5.		5-15	12-20	0-2	0-2				12	2IV / 2III	55
5. 6.		8-16	12-18	0-2	0-1				15	IV + 2III / 2II	50
10. 1.		9-13	15-19	0-1	0-1				3	IV	8
10. 4.		7-15	14-20	0-2	0-2				10	2IV / 2III	18
4. 3.	48	7-15	10-19	0-3	0-3	0-1	0-1		26	3IV / IV + 2IV + III	70
5. 2.									—		—
6. 1.		7-14	12-19	0-2	0-2				15	2IV + 2III / 2IV + III	52
8. 4.		7-13	14-19	0-2	0-1				13	IV + 2III / IV + III	50
10. 3.		7-14	16-20	0-1	0-2				10	2IV / IV + III	60
10. 6.		7-18	11-19	0-1	0-2	0-1			20	IV + IV / 2IV	50
11. 5.		9-16	13-19	0-1	0-2	0-1	0-1		14	IV / IV + IV / 2IV	50
11. 6.		10-13	16-19	0-1	0-1	0-1	0-1		4	IV / III	30
12. 4.		8-14	17-20	0-1	0-1				7	IV / III	59
5. 4.	49	7-13	14-20	0-2	0-2		0-1		18	IV + IV / 2IV	98
7. 2.		7-13	14-20	0-1	0-2				11	2IV / IV + 2II	50
7. 4.		8-13	17-20	0-1	0-1				7	IV / III	72
8. 5.		9-11	13-20	0-2	0-2				6	2IV + 2III / 2IV + III	8
11. 1.		7-13	14-21	0-2	0-3				11	3IV / 2III	32
11. 2.		8-15	12-18	0-2	0-3				19	3IV + III / 3IV	50
11. 3.		8-13	18-20	0-1	0-1				6	IV / III	50
11. 4.		8-17	16-20	0-1	0-1	0-1			9	IV + IV / IV	50
12. 1.		9-11	17-20	0-1	0-1				4	IV / III	5
12. 2.		9-13	16-20	0-1	0-2		0-1		8	IV / 2IV	50
12. 5.		7-14	14-21	0-2	0-2				13	2IV / IV + 2II	50
3. 2.	49 + F	8-14	16-20	0-1	0-2			I*	11	2IV / IV	55
4. 1.	50	4-15	15-21	0-2	0-3		0-1		20	IV + 2II / 3IV	36
7. 1.		8-12	14-21	0-2	0-3		0-1		15	IV + IV / 3IV	50
10. 7.		6-10	19-22	0-1	0-1				5	IV	46
12. 6.	52	7-13	17-22	0-1	0-1				12	IV + III	50

\* stets univalent  
 \*\* univalent oder gepaart  
 (einmal 4I Univalente  
 (völlige Nichtpaarung)  
 \* stets univalent

\*\*\* univalent oder gepaart  
 \*\*\* univalent oder gepaart

\* stets univalent

früher bei Weizenlinien, die mit dem oben genannten blaukörnigen Weizen mehr oder weniger verwandt sind, „polyvalente“ Chromosomenverbände beschrieben (15, 16). Inwieweit bei den untersuchten Weizenroggenbastarden



Abb. 6. W. R. 11/2. „F<sub>2</sub>“, 2n = 49. MI Bestand mit 3 multipartiten Verbänden: 3IV + 13II + 11I.

durch Polysomie eine Grundlage für die Entstehung multivalenter (sprachlich richtiger als polyvalent) Verbände gegeben ist, oder inwieweit strukturelle Umlagerungen (10) zwischen

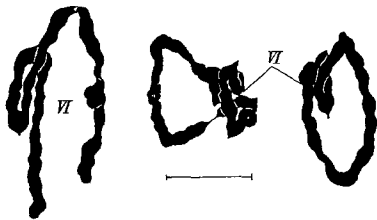


Abb. 7. W. R. 9/4. „F<sub>2</sub>“, 2n = 43. Multipartite Verbände aus je 6 Chromosomen, MI aus verschiedenen Zellen.

den beteiligten Chromosomen die Bildung multipartiter Verbände möglich machen, soll hier ganz außer Betracht bleiben.

Der Nachweis einer etwaigen Einbeziehung von

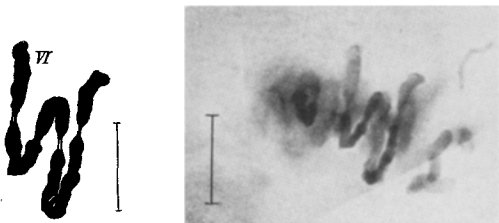


Abb. 8. W. R. 7/1. „F<sub>2</sub>“, 2n = 50. Verband aus 6 Chromosomen und Mikrophotographie desselben.

Roggenchromosomen in solche Komplexe oder überhaupt eine Konjugation von Roggenchromosomen mit Weizenchromosomen hat sich bei dem in Tabelle 7 berücksichtigten Material nicht erbringen lassen. *Stets waren z. B. bei den 49chromosomigen Pflanzen noch so viel Univalente minimal vorhanden, daß sich unter ihnen der vollständige Roggenchromosomensatz befinden*

konnte. Wie die Konjugationsverhältnisse bei Pflanze W × R 4. 1., Tabelle 7, mit 2n = 50 Chromosomen zu erklären sind, kann ohne weiteres nicht entschieden werden.

*Verlauf der Reifeteilungen:* Im Pachynema der Prophase lassen sich kräftige bivalente und dünne univalente Fäden streckenweise gut verfolgen. Eine zahlenmäßige Analyse gelingt natürlich nicht. Das Fadengeflecht ist *nicht kontinuierlich*, man kann deutlich Chromosomenenden wahrnehmen.

Die folgenden Stadien überspringe ich bis zur Diakinese. Während man bei Nichtbastarden Diakinesekerne gern zur Chromosomenzählung benützt, ist das bei unseren Bastarden nicht möglich. Es scheint charakteristisch zu sein, daß zwar die vorhandenen Bivalenten der Kernmembran anliegen, daß aber die Univalenten (wenigstens vorwiegend) in unentwirrbaren Knäueln mit herausragenden Chromosomenenden liegenbleiben. Aus einigen Beobachtungen der 1. Reifeteilung ist zu schließen, daß die Ballung nicht künstlich durch schlechte Fixierung hervorgerufen ist. Ich erinnere in diesem Zusammenhang auch an gewisse Beobachtungen von MELBURN (21) bei F<sub>1</sub>-Pflanzen von Weizenroggenbastarden: Beim Bastard wurde der „Synapsisknoten“ der Chromosomen (1. Kontraktionsstadium) nie ganz aufgelockert, blieb vielmehr bis zur Zeit des Diplonema und der Diakinese bestehen. Dagegen findet man beim Roggenelter nach der Synapsis ein gut ausgebildetes „Spirem“.

In der Metaphase der 1. Reifeteilung ordnen sich Bivalente und mehrchromosomige Verbände in die Äquatorialebene ein. Die Spindelfigur hat immer eine sehr regelmäßige zweipolige Gestalt. Die Univalenten nehmen selbst bei der gleichen Pflanze und in der gleichen Anthere verschiedene Stellungen ein. Zwei gegensätzliche Bilder der 1. Metaphase aus dem gleichen Präparat zeigen die Abb. 9 und 10. Im ersten Fall sind die Chromosomen über die ganze Spindelfigur zerstreut, im zweiten Fall liegen die meisten Chromosomen in der Äquatorialebene, und zwar vorwiegend an der Peripherie der Kernplatte. Die im Äquator angeordneten Gemini unterscheiden sich in beiden Fällen nicht voneinander, sie sind ausgesprochen metaphasisch. Zwischen den abgebildeten Möglichkeiten gibt es Übergänge. Einzelne Univalente können auch in einiger Entfernung vom Äquator an den Polen liegenbleiben, während sich die Hauptmasse mit den Gemini zusammen in der Äquatorialebene befindet (Abb. 10). Ich bin zu der Ansicht gekommen, daß es sich um rasch auf-

einanderfolgende Zustände der Metaphase handelt. Prüft man nämlich die Pollenmutterzellen mehrerer Antheren mit 1. Reifeteilung auf die Anordnung der Univalenten statistisch, so ergibt sich in den Fällen, in denen wenig Zellen mit

nismäßig öfter, vielleicht sogar immer Äquatoriallage der Univalente sehen.

Eine erwähnenswerte Besonderheit ist es für viele Pollenmutterzellen, z. B. bei allen 49 chromosomigen Pflanzen, daß die Univalenten nicht gleichmäßig über den Kernraum oder am Rande der Äquatorialplatte verteilt sind, sondern truppweise bzw. einseitig, wie in den Abb. 11 und 12. Es könnte dies mit dem Verhalten der

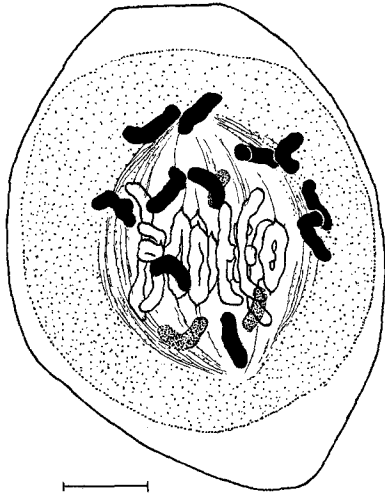


Abb. 9. W. R. 12/3. „F<sub>2</sub>“. 2n = 42 + F II. MI mit zerstreuter Lage der Univalenten.

Anaphase-, Telophase- und Dyadenstadien neben solchen mit 1. Metaphase zu finden sind, vorwiegend zerstreute Lage der Univalenten. In der

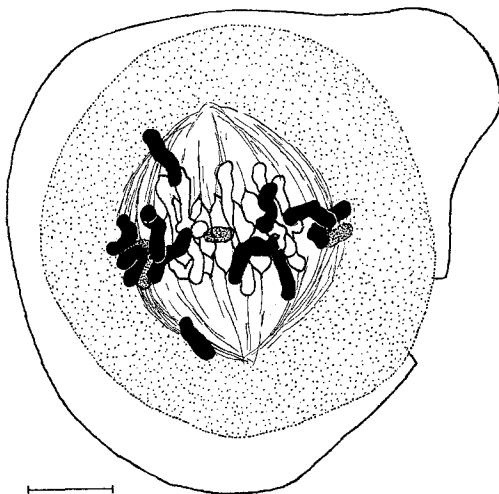


Abb. 10. W. R. 12/3. „F<sub>2</sub>“. 2n = 42 + F II. MI mit den Univalenten vorwiegend in der Äquatorialebene und gleichzeitig „einseitiger“ Lagerung. Ähnliche Verhältnisse finden wir auch in Abb. 12.

Regel sind in solchen Antheren auch noch späte Diakinesestadien und zahlreiche zentripetale Phasen der 1. Reifeteilung anzutreffen. Glückt es dagegen, eine Anthere zu finden, die nur einen kleinen Prozentsatz Pollenmutterzellen mit Metaphase I, vorwiegend dagegen spätere Teilungsstadien enthält, so wird man verhält-

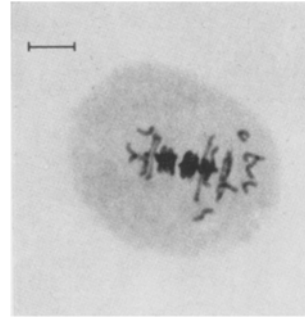


Abb. 11. W. R. 7/4. „F<sub>2</sub>“. 2n = 49. Mikrophotographie einer MI Univalente einseitig zerstreut am Rande der Äquatorialebene.

Univalenten in der Diakinese im Zusammenhang zu stehen.

In der Anaphase trennen sich die Bivalenten und die mehrchromosomigen Verbände zuerst. Die freigewordenen Partner wandern nach den Polen. Unmittelbar nach Verlassen der Äqua-

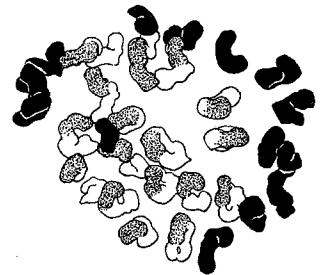


Abb. 12. W. R. 4/3. „F<sub>2</sub>“. 2n = 48. Kernplatte der MI von oben gesehen mit 17 II + 14 I. Einseitig periphere Lage der Univalenten.

torialebene wird in den abwandernden Chromosomen ein Längsspalt sichtbar. Gleichzeitig bekommen ihn auch die Univalenten. Das Verhalten letzterer in der Anaphase ist verschieden je nach der Lage zur Äquatorialebene. Nahe bei ihr oder in ihr liegende Univalente werden längsgespalten. Charakteristisch für diese Chromosomen ist, daß ihre Längsachse stets in der Äquatorialebene liegt, oder wenigstens parallel zu ihr. Weiter von der Ebene entfernt liegende Univalente gelangen ohne Zweifel ungeteilt in die Tochterkerne oder sie bilden abseits Karyomeren.

Die Nachzüglerzahlen liegen in der Regel ziemlich hoch. Sie decken sich nicht genau mit der Zahl der Univalenten, die man bei der betreffenden Pflanze in der Metaphase feststellt. Tabelle 8 enthält Angaben zu diesem Punkt für 9 bzw. 11 Pflanzen mit  $2n = 49$  Chromosomen.

ziemlich zurück, ein Beweis dafür, daß viele Spalthälften der Univalenten die Pole noch rechtzeitig genug erreichen (Abb. 13d—g), um an der Bildung der Interkineskerne teilzunehmen.

Die zweite Reifeteilung ist fast stets durch

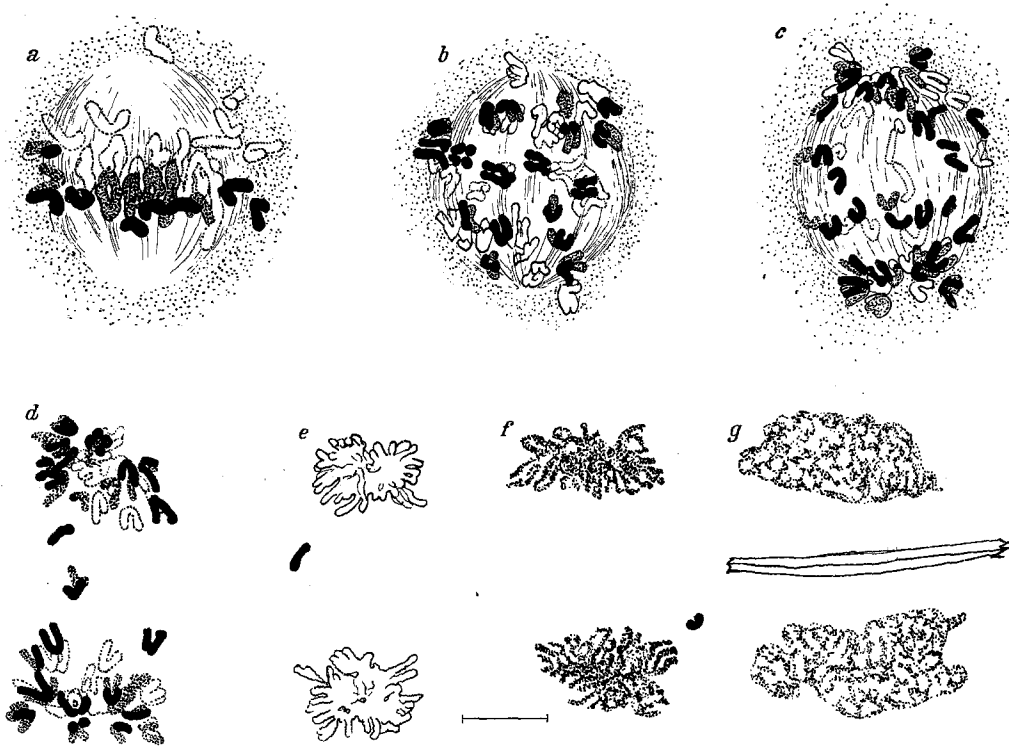


Abb. 13. W. R. 1/2. „ $F_2$ “.  $2n = 49 + F$ . a) MI Univalente meist im Äquator. Verband aus 4 Chromosomen sichtbar. b) AI. Nachzügler in Querlage. Partner der Gemini auf dem Wege zu den Polen. c) AI. Spaltheilfäden der Univalenten ziehen nach den Polen. d) Späte AI. Nur noch einzelne Nachzügler. e) T.I. Auflockerung des Chromatins der Tochterkerne. Nachzügler noch kompakt. g) Dyade: Teilbild. Kerne fertig. Zellwand zwischen ihnen gebildet.

Tabelle 8.

Nachzüglerzahlen in Anaphase I bei 9 Pflanzen mit  $2n = 49$  Chromosomen.

Nachzüglerzahl:	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Häufigkeit:	1	8	16	23	22	20	6	2	1

Univalentenzahlen in Metaphase I bei 11 Pflanzen mit  $2n = 49$  Chromosomen (darunter die 9 Pflanzen der vorhergehenden Tabelle).

Univalentenzahl:	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Häufigkeit:	16	12	264	19	96	7	17	2	1

Abb. 13a—g zeigt die Aufeinanderfolge der Stadien von Metaphase I bis zur Dyade bei der Pflanze  $W \times R 1.2$ . Zwischen den Bildern 13a und b fehlt das Stadium der frühen Anaphase. Ich konnte hierfür beim Zeichnen keine passende Zelle finden.

Trotz der hohen Nachzüglerzahlen, die auch bei den übrigen Pflanzen meistens festzustellen sind, tritt Karyomerenbildung in den „Dyaden“

Bildung ziemlich regelmäßiger Kernplatten ausgezeichnet. Man kann in geeigneten Fällen neben den ehemaligen Partnern der Bivalenten einfache Chromosomen, die Spaltheilfäden der Univalenten feststellen (Abb. 14). In der Anaphase trennen sich zunächst die noch nicht längsgeteilten Chromosomen. Die Spaltheilfäden wandern zu den Polen, während die bereits in der I. Anaphase längsgespaltenen Chromosomen als Nachzügler zurückbleiben (Abb. 15 und 16) und dann in der Telophase oft wie in Abb. 17 zwischen den Polen ausgestreckt sind. In den allermeisten Fällen entstehen aus diesen Nachzügler Karyomeren (Abb. 18). Hier und da mögen einzelne Nachzügler, wenn ihre Lage das begünstigt, in die größeren Kerne an den Polen einbezogen werden. Charakteristisch waren bei den von mir untersuchten „ $F_2$ “-Pflanzen vierzellige Tetraden (Abb. 18) mit mehr oder minder vielen Karyomeren. Weniger und mehr Zellen



kommen in geringen Prozentsätzen vor. Fast ausnahmslos haben überzählige „Tetraden“-Zellen, bei Pentaden, Hexaden usw., nur einen Bruchteil des Volumens der außerdem vorhandenen 4 Zellen mit großen Kernen. Die meisten Karyomeren schließen sich nicht in eigenen Zellen ab. Das Mikrosorenbild nach

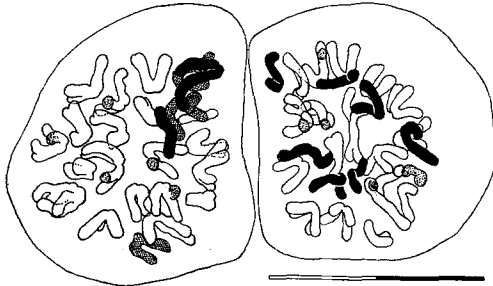


Abb. 14. W. R. 1/1. „ $F_2$ “.  $2n = 42$ . Zusammengehörige Kernplatten der M II. Spalzhälften ehemaliger univalenter Chromosomen, schwarz oder voll schattiert gehalten, in der rechten Platte zerstreut, in der linken Platte gehäuft.

dem Zerfall der Tetraden entspricht den Kernverhältnissen bei der Tetradenbildung. Untersuchungen an reifem Pollen habe ich nicht ausgeführt.

Sehr häufig in der „2.“ Generation von

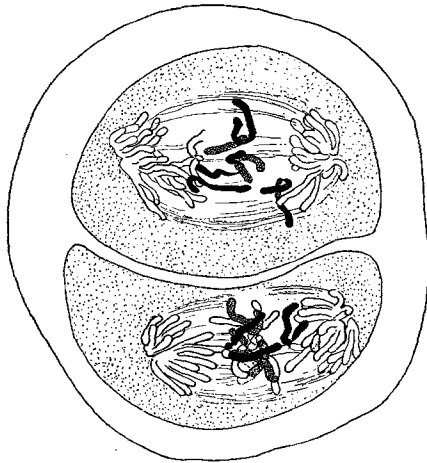


Abb. 15. W. R. 12/8. „ $F_2$ “.  $2n = 41 + F$ . A II mit vier Polgruppen von Chromosomen und einer in beiden Zellen verschiedener Zahl von Nachzügern (Spalzhälften ehemaliger Univalenter).

Weizenroggenbastarden findet man in der Prophase Cytomixis und bis zur Beendigung der Reifeteilung verschiedene Folgeerscheinungen derselben (17). Hypoploide Nester von Pollenmutterzellen (17) oder auch hyperploide einzelne Pollenmutterzellen gehören nicht zu den Seltenheiten (17). Man darf daraus wohl schließen, daß dem cytologischen Mechanismus der Weizenroggenbastarde eine größere Labilität innewohnt als dem der Nichtbastarde.

Unregelmäßigkeiten in somatischen Kernteilungen kommen bei den meisten der von mir

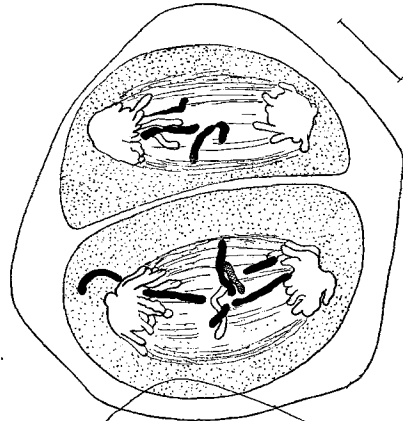


Abb. 16.

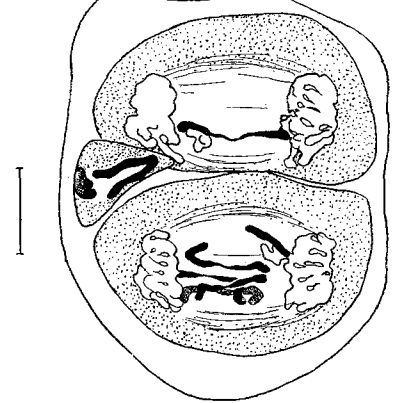


Abb. 17.

Abb. 16. W. R. 12/8. „ $F_2$ “.  $2n = 41 + F$ . Etwas späteres Stadium wie eben.

Abb. 17. W. R. 12/8. „ $F_2$ “.  $2n = 41 + F$ . T II. Zwischen den Polen ausgestreckte Nachzügler. Eine Teilung der schwarz gezeichneten Chromosomen kommt trotz ihrer Stellung und ihres Aussehens nicht in Frage. Nebenzelle mit Spalzhälften eines Univalenten.

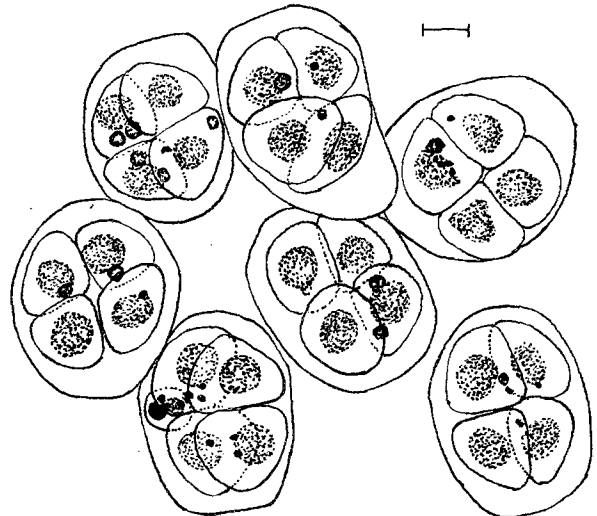


Abb. 18. W. R. 12/8. „ $F_2$ “.  $2n = 41 + F$ . Vierzellige Tetraden, jedoch sämtlich mit Karyomeren, links unten eine Pentade.

untersuchten „ $F_2$ “-Pflanzen vor, was auch schon früher erwähnt wurde (14). Gleichlautende Berichte bei älteren Generationen von Weizenroggenbastarden liegen von PLOTNIKOWA (24) vor. Meistens findet man neben den Hauptkernen kleine Karyomeren in Epidermis- oder Tapetenzellen. Wurzelspitzen wurden nicht untersucht.

*Chromosomenzahlen und Fruchtbarkeit:* Über die morphologischen Verhältnisse der „2.“-Generation zu berichten, würde in diesem Zusammenhang zu weit führen, obwohl z. B. deutliche Zusammenhänge zwischen Chromosomenzahl und verschiedenen Roggeneigenschaften bestehen. Von erheblichem züchterischen Interesse ist jedoch die Fruchtbarkeit. In Tabelle 9 sind die Befunde an meinem Material zusammengefaßt worden. Man findet eine Anordnung nach den Chromosomenzahlen und kann ohne weiteres klare Beziehungen zwischen Chromosomenzahl und Fruchtbarkeitsgrad erkennen: *Hinderlich für die Ansatzverhältnisse in meinem Pflanzenmaterial sind ganz deutlich Fragmentchromosomen und niedrige Chromosomenzahlen.* Die Pflanzengruppe mit  $2n = 49$  Chromosomen hat durchschnittlich die beste Fruchtbarkeit. Erstaunlich gut war die Fruchtbarkeit der 50-chromosomigen Pflanze W  $\times$  R 4. 1. auch bezüglich ihrer Selbstfertilität, während sonst die sozusagen stärker aneuploiden Pflanzen mit 50 und 52 Chromosomen etwas geringer befruchtet zu sein scheinen als die Gruppe mit 49 Chromosomen.

#### Zusammenfassung.

$F_1$ -Weizenroggenbastarde aus einem blau-körnigen *vulgare*-Weizen (*Trit. vulgare* var. *albidum* mit blauer Aleuronschicht) und Winterroggen zeigten in den Pollenmutterzellen 0—6 Bivalente und 0—2 dreichromosomige Verbände neben Univalenten. Die Häufigkeit verschiedener Chromosomenanordnungen in der Metaphase der 1. Reifeteilung wurde bei 4 Pflanzen statistisch erfaßt.

Die hauptsächlich durch freie Rückkreuzung mit *vulgare*-Formen aus der Nachbarschaft der Bastarde entstandene „ $F_2$ “-Generation, rund 50 Pflanzen, wurde cytologisch untersucht. Es traten nach Zählungen in den Reifeteilungen Chromosomenzahlen zwischen  $2n = 38$  und  $2n = 52$  auf. Die gametischen Chromosomenzahlen in den Eizellen der  $F_1$  können also zwischen 17 und 31 gelegen haben. Nicht reduzierte oder kaum reduzierte mütterliche Gameten treten verhältnismäßig so häufig auf, daß man an eine zufallsmäßige Verteilung der

Tabelle 9.

Bezeichnung	Chromosomenzahl	Kornzahl/Ährchen unkontr.	selbstfertil <sup>1</sup> eingetütet
13. 4.	38	0	0
9. 2.	39	0	0
13. 1.		0,010	0
9. 6.	39 + F	0,019	0
1. 2.		0	0
9. 5.	41	0,045	0
13. 2.		0	0
13. 6.		0	0
12. 8.	41 + F	0	0
1. 1.	42	0,052	0
4. 2.		0,043	1
12. 3.	42 + F <sub>II</sub>	0,018	0
9. 4.	43	0,079	0
11. 9.		0	0
9. 3.	43 + F	0	0
9. 1.	44 + F	0	0
5. 1.	46	0,105	0
5. 3.	47	0,159	0
5. 6.		0,064	0
10. 1.		0,023	0
10. 4.		0,079	0
5. 5.		0,308	1

Bezeichnung	Chromosomenzahl	Kornzahl/Ährchen unkontr.	selbstfertil <sup>1</sup>
4. 3.	48	0,45	1
5. 2.		0,024	0
6. 1.		0,318	8
8. 4.		0,027	0
10. 3.		0,046	0
10. 6.		0,047	0
11. 5.		0,134	1
11. 6.		0,095	0
12. 4.		0,887	7
5. 4.	49	0,648	16
7. 2.		0,237	8
7. 4.		0,254	3
8. 5.		0,165	5
11. 1.		0,678	0
11. 2.		0,451	9
11. 3.		0,858	8
11. 4.		0,546	9
12. 1.		0,028	0
12. 2.		0,623	2
12. 5.		0,704	14
3. 2.	49 + F	0,025	0
4. 1.	50	1,04	30
7. 1.		0,238	0
10. 7.		0,217	0
12. 6.	52	0,333	2

<sup>1</sup> pro Ähre.

Univalenten in der 1. Reifeteilung der  $F_1$ -Bastarde nicht glauben kann.

Einige Pflanzen zeichnen sich durch Chromosomenfragmente aus.

Die wesentlichen Züge der Reifeteilung werden beschrieben. Charakteristisch für die 1. Reife-

teilung sind außerordentlich variierende Chromosomenanordnungen und die neben Bivalenten und Univalenten öfters vorhandenen Verbände aus 3—6 Chromosomen.

Eine häufige cytologische Erscheinung bei den untersuchten  $F_2$ -Pflanzen ist Cytomixis nebst Folgestadien.

Zwischen der Chromosomenzahl und der Fruchtbarkeit der einzelnen Pflanzen besteht insofern eine Beziehung, als bei den niedrigen Zahlen und in den Fällen, in denen Fragmentchromosomen vorhanden sind, geringer Kornansatz festzustellen war, während im Durchschnitt Pflanzen mit  $2n = 48$  und vor allem Pflanzen mit  $2n = 49$  mehr Körner brachten. Die hohe Fruchtbarkeit von 1,04 je Ährchen einer Pflanze mit 50 Chromosomen diploid verdient besonders hervorgehoben zu werden.

Die Selbstfertilität läuft den Ansatzverhältnissen bei freier Bestäubung ungefähr parallel.

#### Literatur.

1. AASE, H. C.: Cytology of *Triticum*, *Secale* and *Aegilops* hybrids with reference to phylogeny. Res. Stud. State Coll. Wash. 2, 1—60 (1930).
2. BLEIER, H.: Genetik und Zytologie teilweise und ganz steriler Getreidebastarde. *Bibliographia genetica* 4, 322—400 (1928).
3. BLEIER, H.: Untersuchungen über das Verhalten der verschiedenen Kernkomponenten bei der Reduktionsteilung von Bastarden. *La Cellule* 40, 85—144 (1930).
4. BLEIER, H.: Zytologie von Art- und Gattungsbastarden des Getreides. *Züchter* 2 12—22 (1930).
5. BLEIER, H.: Neue Beobachtungen über die Reduktionsteilung von Weizen-Roggen- und Äglops-Weizen-Bastarden. Sonderdruck eines Vortrages der Section G, Genetics and Cytology, des 5. International Botanical Congress, Cambridge 1930.
6. BLEIER, H.: Zur Kausalanalyse der Kernteilung. *Genetica* 13, 27—76 (1931).
7. BLEIER, H.: Genetische und zytologische Untersuchungen von Weizenstämmen (*Triticum vulgare*) aus Weizen-Roggen-Bastardierungen (*Triticum vulgare* × *Secale cereale*). *Z. Züchtg A* 18, 191—211 (1933).
8. DARLINGTON, C. D.: The analysis of chromosome pairing in *Triticum* hybrids. *Cytologia* 3, 21—25 (1931).
9. DARLINGTON, C. D.: The origin and behaviour of chiasmata. VIII. *Secale cereale*. *Cytologia* 4, 444—452 (1933).
10. DARLINGTON, C. D.: Recent advances in cytology. London 1932.
11. FLORELL, V. H.: A cytologic study of wheat × rye hybrids and back crosses. *J. Agricult. Res.* 42, 341—362 (1931).
12. GOTOH, K.: Further investigations on the chromosome number of *Secale cereale* L. *Jap. J. Genet.* 7, 172—182 (1932).
13. HOLLINGSHEAD, L.: The occurrence of unpaired chromosomes in hybrids between varieties of *Triticum vulgare*. *Cytologia* 3, 119—141 (1932).
14. KATTERMANN, G.: Zytologische Notiz über Weizenroggenbastarde. *Z. Züchtg A* 19, (1933), im Druck.
15. KATTERMANN, G.: Über die Bildung polyvalenter Chromosomenverbände bei einigen Gramineen. *Planta* 12, 732—774 (1931).
16. KATTERMANN, G.: Genetische Beobachtungen und zytologische Untersuchungen an der Nachkommenschaft einer Gattungskreuzung. I. u. II. Zytologische Untersuchungen. *Z. I. A. V.* 40, 395—466 (1932).
17. KATTERMANN, G.: Ein Beitrag zur Frage der Dualität der Bestandteile des Bastardkernes. *Planta* 18, 751—785 (1933).
18. KIHARA, H.: Zytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. *Mem. Coll. Science, Kyoto Imp. Univ.* 1, 1—200 (1923).
19. LEBEDEFF, V. N.: The new phenomena in wheat-rye hybrids. *Ukrainisches wissenschaft. Forschungsinst. d. Zuckerindustrie Kiew* 1932, 74 S.
20. LONGLEY, A. E., and W. J. SANDO: Nuclear divisions in the pollen mother cells of *Triticum*, *Aegilops* and *Secale* and their hybrids. *J. agricult. Res.* 40, 683—719 (1930).
21. MELBURN, M.: Heterotypic prophase in the absence of chromosome pairing. *Canad. J. Res.* 1, 512—527 (1929).
22. NIKOLAJEWA, A. G.: The cytology of rye-wheat hybrids. *Nauk. Agron. Zhur.* 1, 570—576 (1924).
23. PLOTNIKOWA, T. W.: Zytologische Untersuchungen an hyperchromosomigen Weizen-Roggen-Bastarden. *Z. I. A. V.* 66, 404—426 (1933).
24. PLOTNIKOWA, T. W.: Die zytologische Untersuchung der Weizenroggenbastarde. Abnormale Kernteilung in somatischen Zellen. *Planta* 16, 174—177 (1932).
25. PLOTNIKOWA, T. W.: Zytologische Untersuchungen von Bastarden zwischen 28chromosomigem Weizen und Roggen. *Planta* 12, 167—183 (1931).
26. ROSENBERG, O.: Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen. *Hereditas* 8, 305—338 (1927).
27. TÄCKHOLM, G.: Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. *Acta Hort. Berg.* 7, 97—381 (1922).
28. THOMPSON, W. P.: Chromosome behaviour in a cross between wheat and rye. *Genetics* 11, 317—332 (1926).
29. THOMPSON, W. P., and H. T. ROBERTSON: Cytological irregularities in hybrids between species of wheat with the same chromosome number. *Cytologia* 1, 252—262 (1930).
30. ZALENSKY, V. R., and A. V. DOROSHENKO: Zytologische Untersuchungen bei Weizenroggenbastarden. *Bull. Appl. Bot. Leningrad* 14, 185—210 (1925).