

(Aus dem Landwirtschaftl. Versuchsinstitut, Sofia, Bulgarien.)

Das Verhalten der Chromosomen in Weizenbastarden.

IV. Die natürlichen Gattungsbastarde *Triticum Timopheevi* × *Agropyrum repens*.

Von **Dontscho Kostoff**.

Im Jahre 1937 wurden verschiedene Weizenarten und -Varietäten in kleinen Beeten nebeneinander ausgesät. Daneben lag ein Roggenbeet, und zwischen den Weizenarten und dem Roggen wuchs *Agropyrum repens* als Unkraut. Die Umweltbedingungen verursachten damals ein stärkeres Blühen mit mehr als gewöhnlich geöffneten Blüten. Die Samen von diesen Pflanzen wurden im Jahre 1938 ausgesät.

Unter den Pflanzen von reiner Varietät und Art traten eine ganze Reihe von Art-, Varietät- und Gattungsbastarden auf; z. B. unter 438 Pflanzen von *Triticum Timopheevi* zwei Artbastarde *T. Timopheevi* × *T. persicum*, vier Artbastarde *T. Timopheevi* × *T. monococcum* und drei Gattungsbastarde *T. Timopheevi* × *Agropyrum repens*. Von den Samen, die von denjenigen *T. vulgare*- (*aestivum*-) Pflanzen gesammelt wurden, die neben dem Roggen wuchsen, habe ich etwa 1200 Pflanzen aufgezogen. Unter diesen fanden sich drei *T. vulgare* × *Secale cereale*-Gattungsbastarde. Ein Gattungsbastard *Secale cereale* × *T. vulgare* und zwei *Secale cereale* × *Agropyrum repens* wurden auch unter *Secale cereale*-Pflanzen auf einer Fläche von etwa 800 m² gefunden. Es sei hier bemerkt, daß ich innerhalb von 7 Jahren eine sehr große Anzahl von künstlichen Kreuzungen *Secale cereale* × *T. vulgare* durchgeführt habe, ohne jedoch einen Bastard erzeugen zu können. (Die umgekehrte Kreuzung *T. vulgare* × *Secale cereale* ist dagegen leicht und ohne Schwierigkeiten zu erzielen.) Bei den vorliegenden Beobachtungen handelt es sich um typische *Secale cereale*-Pflanzen, die aus Artkreuzungen *Secale cereale* (Petkus) × *Secale montanum* aufgespalten waren.

Nach den mir zugänglichen Literaturquellen zu urteilen, wurden von mir zum ersten Male *T. Timopheevi* × *Agropyrum repens*-Bastarde beobachtet. Aus diesem Grunde soll hier eine kurze Beschreibung dieser Bastarde unter besonderer Berücksichtigung ihrer Zytogenetik wiedergegeben werden. Alle Bastarde zeigten eine sehr gute Bestockung wie *Agropyrum*, die Blätter und die Stengel waren mit langen Trichomen bedeckt, deren Dichtigkeit aber nicht so ausgesprochen wie bei *T. Timopheevi* war. Die Blätter der Bastarde waren breiter als die von *Agropyrum* und etwas schmaler als Weizen-

blätter. Die Stengel konnten als intermediär bezeichnet werden, während die Ähren denen der Quecke ähnelten. Die Begrannung — lange Grannen von *T. Timopheevi* — verhielt sich wie ein recessives Merkmal bei F_1 -Bastarden. Alle Bastarde waren mehrjährig wie Quecke. Die Quecke war stark von Rost befallen, während sich *T. Timopheevi* unter denselben Bedingungen als absolut immun gegen die anwesenden Rost-Biotypen erwies; die Bastarde zeigten nur einige Pusteln und standen somit *T. Timopheevi* wesentlich näher. Die Bastarde waren unfruchtbar. Ich habe in F_1 den Verlauf von meiotischen Pro-

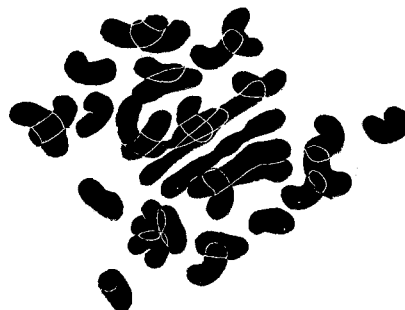


Abb. 1. Erste meiotische Metaphase (PMZ.) von *Triticum Timopheevi* × *Agropyrum repens* mit zwei Bivalenten und zwei Trivalenten. Einer von den Trivalenten hat offensichtlich ungleiche Komponenten, was die Chromosomengröße angeht.

zessen untersucht. Azetokarminpräparate sowie auch permanente Präparate wurden angefertigt. (Fixierung: La Cour 2 BE und Gentianaviolett.)

Während den ersten Metaphasen wurden durchschnittlich 2—7 Bivalente beobachtet; am häufigsten traten drei oder vier auf (Tabelle 1). Während wenig Multivalente festgestellt werden konnten, entstanden Trivalente etwas häufiger. Selten waren Pollenmutterzellen mit mehr als einem Polyvalent. In Abb. 1 sind die Chromosomen von einer Pollenmutterzelle (PMZ.) dargestellt, in der zwei Bivalente und zwei Trivalente festgestellt werden konnten.

Tabelle 1. Die Frequenz der Bivalenten.

Zahl der Bivalenten . . .	2	3	4	5	6	7
Zahl d. Pollenmutterzellen	2	8	8	6	5	1

Anm.: Zellen mit Trivalenten sind nicht berücksichtigt worden.

In Tabelle 1 ist die Frequenzverteilung der Bivalenten in 30 untersuchten Pollenmutter-

zellen des Bastardes *T. Timopheevi* ($2n = 28$) \times *Agropyrum repens* ($2n = 42$) wiedergegeben. Dabei wurden nur die mit Bivalenten ausgestatteten Pollenmutterzellen berücksichtigt. Am häufigsten treten drei und vier Bivalente in den PMZ. auf, im Mittel aber 4,23 je PMZ.

Während der ersten Metaphase sind die Bivalente gewöhnlich mit einem Chiasma verbunden.

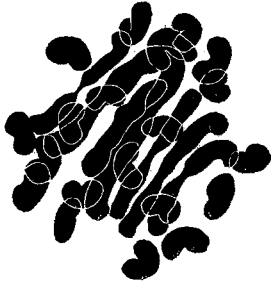


Abb. 2. Erste meiotische Metaphase (PMZ.) mit 5 Bivalenten, 20 Univalenten und einem Multivalent, welcher höchstwahrscheinlich ein 5-Valent ist (*T. Timopheevi* \times *A. repens* F_1 -Bastard).

Es sind aber auch Pollenmutterzellen zu beobachten, in denen Komponentenchromosomen der Bivalenten mit zwei Chiasmata verbunden sind (Abb. 3b). 13,3% der PMZ. hatten Bivalente mit zwei Chiasmata. Pollenmutterzellen mit

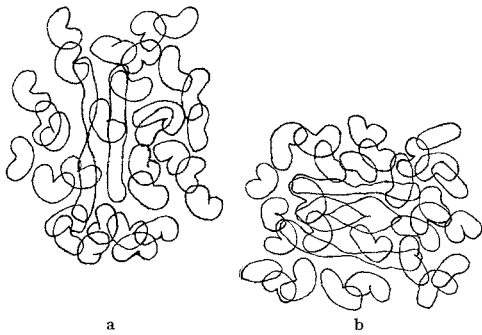


Abb. 3. Erste meiotische Metaphase in zwei PMZ. von F_1 -Bastard *T. Timopheevi* \times *A. repens*. Eine Zelle (a) hat zwei Bivalenten mit je einem Chiasma, die andere Zelle (b) hat drei Bivalente, eine hat zwei Chiasmata, die anderen zwei Bivalenten haben je ein Chiasma.

mehr als einem Bivalent mit zwei Chiasmata konnten nicht beobachtet werden, damit soll aber nicht gesagt sein, daß solche nicht etwa vorkommen können.

Berücksichtigt man die Zahlen in Tabelle 1 im Zusammenhang mit dem Auftreten von Bivalenten mit zwei Chiasmata, so ist festzustellen, daß die Bastarde am häufigsten vier und fünf Chiasmata je PMZ. haben.

In Abb. 2 ist eine meiotische Metaphase mit fünf Bivalenten und einem Multivalent dargestellt, der offenbar ein 5-Valent ist, wenn man ihn nach seinem morphologischen Aufbau beurteilt. Die Gesamtzahl der Univalenten (20)

und der Bivalenten (5) i. e. ($5 \times 2 = 10$) sprechen für diese Annahme, denn in dieser Zelle wurden insgesamt 30 Chromosomen (5 Bivalente \times 2 = 10 und 20 Univalente) sowie ein Multivalent gefunden; der Bastard hatte $2n = 35$ Chromosomen.

Diese PMZ. enthält die größte Zahl von Chiasmata, nämlich 9; fünf von 5 Bivalenten und vier von dem einen Multivalent. Das Auftreten von 2—9 Chiasmata je PMZ. besagt, daß in jeder Pollenmutterzelle von 2—9 Chromosomenaustausche stattfinden; die zur Bildung von Geschlechtszellen mit ungleicher genetischer Konstitution führen. Es ist schwer zu sagen, ob die Bivalente eine Folge der auto- oder der allosynthetischen Konjugation der Chromosomen sind.

Die cytologischen Untersuchungen *T. Timopheevi* \times *Secale cereale* haben gezeigt „the absence of bivalents in the first metaphase of PMZ.s in the hybrid and the appearance of only one or sometimes of two bivalents with one terminal chiasma . . .“ (KOSTOFF 1936).

Diese Beobachtungen lassen erkennen, daß gewöhnlich keine Autosynthese unter den Chromosomen von *T. Timopheevi* auftritt, und daß die Chromosomen von dem Genom von *Secale cereale* (S) keine Konjugationsaffinität mit den Chromosomen der *T. Timopheevi*-Genom haben. Es kann daher angenommen werden: Die Bivalente in *T. Timopheevi* \times *Agropyrum repens* werden entweder allosynthetisch zwischen Weizen- und Queckenchromosomen oder autosynthetisch zwischen den Chromosomen von Queckengenomen gebildet. Da bis jetzt weder haploide *Agropyrum repens*-Pflanzen noch asynthetische Bastarde mit *A. repens* untersucht worden sind, ist es zur Zeit unmöglich, zu entscheiden, ob in unserem Weizen-Queckenbastard mit autosynthetischen Bivalenten zwischen den Queckenchromosomen gerechnet werden muß, oder ob ordentliche Allosynthese zwischen den Chromosomen von den Genomen des *T. Timopheevi* und des *Agropyrum repens* vorliegt. Es ist sehr wahrscheinlich, daß beide Möglichkeiten gegeben sind. Die Vermutung liegt nahe, daß Allosynthese vorliegt. Eine ausführliche Analyse über die Polyploidie im Zusammenhang mit der Chromosomenlänge läßt darauf schließen, daß polyploide (hexaploide) Pflanzen, wie die Quecke, mit langen Chromosomen gewöhnlich allopolyploide Herkunft haben. Diese Frage könnte am besten gelöst werden, wenn die meiotischen Prozesse einer haploiden *Agropyrum repens* einer systematischen Untersuchung unterzogen würden. (Im Zusammenhang hiermit verweise ich

auf meine früheren Veröffentlichungen über die *Agropyrum*- und über die Genomenfrage im allgemeinen, KOSTOFF 1940.)

Multivalente sind meistens Produkte von Auto- und Allosynthese. Die Glieder der Multivalenten sind hinsichtlich ihrer Größe nicht immer morphologisch gleich. Einer der Trivalentkomponenten ist stets entweder etwas länger oder etwas kürzer als die anderen zwei Komponenten. Der Ausfall der Konjugation und die Bildung von nur 4,23 Bivalenten je Zelle zeigt, daß die Chromosomen der Elternarten strukturell sehr verschieden sein müssen. In einigen Pollenmutterzellen konnte während der ersten Anaphase eine Chromatinbrücke beobachtet werden (Abb. 4 A). Solche Chromatinbrücken sind gewöhnlich Folgen von Überkreuzung (crossing-over) zwischen einem normalen Chromosom und einem mit invertierten Stückchen.

Der Bastard *T. Timopheevi* × *Agropyrum repens* hat — wie jeder numerisch strukturelle Bastard — einen anormalen Verlauf in der zweiten Reifeteilung als Folge der Anomalien, die während der ersten Teilung auftreten. Das Zurückbleiben von einzelnen Univalenten in dem Cytoplasma, z. B. während der ersten Teilung, verursachte das Auftreten von einzelnen Chromosomen im Cytoplasma während der zweiten Teilung (Abb. 4 B) und führte weiter zur Bildung von kleineren oder größeren Mikrozyten mit verschiedenen Chromosomenzahlen und Pollenkörnern mit anormalen Kernen oder mit mehr als einem Kern (Abb. 4 C).

Anormale meiotische Prozesse führen zur Bildung von anormalen und nicht lebensfähigen Geschlechtszellen; hierin liegt die Unfruchtbarkeit der Bastarde begründet.

Es fragt sich nun, ob *T. Timopheevi* × *Agropyrum repens*-Bastarde eine gewisse praktische Bedeutung haben können. Größte Bestockungsfähigkeit, Mehrjährigkeit, üppiges Wachstum, Rostresistenz usw. sind sicherlich Merkmale von großer wirtschaftlicher Bedeutung. Ein allopolyploider Bastard von solchen Eltern wäre fruchtbar, wenn verhältnismäßig wenig Bivalente in dem normalen Bastard wie bei hier beschriebenen gebildet worden sind. Ein derartig fruchtbarer Bastard *T. Timopheevi* × *A. repens* wäre als Futterpflanze sehr wohl von Bedeutung, ganz besonders in Gebirgslagen.

Wie ich im Jahre 1938 beobachtet habe, tritt eine natürliche Bastardierung zwischen systematisch entfernten Einheiten sehr häufig ein. Hierfür sind besondere Umweltbedingungen notwendig, die die Fremdbestäubung begünstigen. Im Saratovbezirk (Rußland) haben VAVILOV,

MEISTER und viele andere des öfteren Weizen-Roggen-Gattungsbastarde beobachten können. 1929 konnte Prof. IWANOFF nachweisen, daß die Degeneration des *durum*-Weizens und dessen Ersatz durch *vulgare*-Weizen in Südbulgarien auf eine natürliche *durum-vulgare*-Artkreuzung zurückzuführen ist.

Die natürliche Bastardierung spielt eine bedeutende Rolle in der Vergrößerung der Mannigfaltigkeit der Organismen. Sie steigert die Mannigfaltigkeit der neuen Formen:

1. Durch Verbreitung der bis jetzt existierenden und der neu mutierten Gene.

2. Durch die Verursachung der Bildung der Formen mit neuer Chromosomenstruktur (KOSTOFF und SARANA 1939):

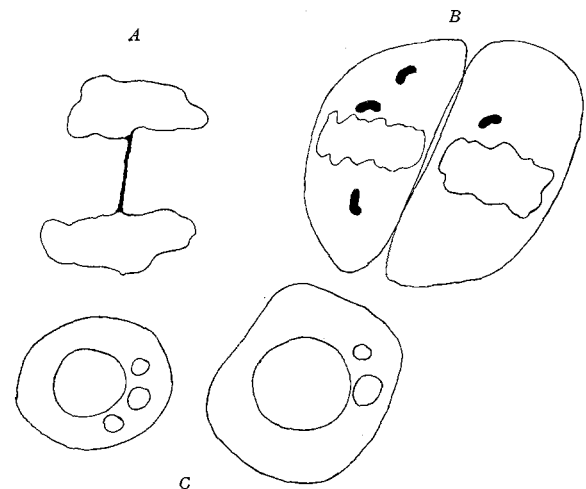


Abb. 4. A. Erste Anaphase mit Chromatinbrücke. B. Zweite Metaphase mit vier Chromosomen in dem Zytoplasma, als Folge der anormalen ersten Teilung. C. Zwei Pollenkörner mit mehr als einem Kern. A. und B. PMZ. A, B und C von F_1 -Bastard *T. Timopheevi* × *A. repens*.

3. Durch die Verursachung der Bildung der Formen mit neuen euploiden und aneuploiden Chromosomenzahlen. (KARPECHENKO 1927, RYBIN 1927, R. CLAUSEN u. GOODSPEED 1925, R. CLAUSEN 1927, J. CLAUSEN 1932, KOSTOFF 1930, 1931, 1933, 1935—1941).

4. Durch die Förderung der Mutationsprozesse (KOSTOFF 1935). Auf diese Weise wird der Reichtum der natürlichen Populationen wesentlich vermehrt und so eine viel größere Anzahl von geeigneten Pflanzen für die natürliche und künstliche Selektion geschaffen. Auf diese Frage soll hier nicht näher eingegangen werden, ich verweise daher auf die nachstehenden Veröffentlichungen (KOSTOFF 1938a und b, 1940, KOSTOFF u. SARANA 1939):

Literatur.

CLAUSEN, J.: Proc. Sixth Internat. Congr. of Genetics 2, 366—349 (1932). — CLAUSEN, R. E.:

Z. Abstammungslehre 46, 25 (1927). — CLAUSEN, R. E., and T. H. GOODSPEED: Genetics 10, 278—84 (1925). — IVANOV, IV.: Bull. Soc. bot Bulg. 3, 125—157 (1929). — KARPECHENKO, G. D.: Z. Abstammungslehre 48, 1—85 (1928). — KOSTOFF, D.: Genetica (s' Gravenhage) 12, 33—139 (1930); Amer. J. Bot. 18, 112 (1931); Bull. Appl. Bot. Genet. and Plant breeding (USSR), Ser. II, Nr. 5, 167—205 (1933); Current Science 3, 302—304 (1935); Bull. Acad. Sci. USSR 1, 5—22 (1936); Z. Abstammungs-

lehre 72, 115—118 (1936); Z. Züchtg A 21, 378—379 (1937); Bull. Acad. Sci. USSR Biol. 3, 565—596 (1938); J. Genet. 37, 129—209 (1938a); C. r. Acad. Sci. USSR 18, 459—462 (1938b); Nature (Lond.) 144, 868—869 (1939); Cur. Sci. 8, 110—112 (1939); Biodynamica (Normandy, Mo.) 51, 14 (1939); Bull. Acad. Sci. USSR Biol. 1, 56—93 (1940). — KOSTOFF, D., and M. SARANA: J. Genetics 37, 499—547 (1939). — RYBIN, V. A.: Bull. Acclim. stat. Detsckoé selo 6, 191—240 (1927).

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Erwin Baur-Institut, Müncheberg/Mark.)

Eine unifoliata-Mutante bei *Medicago media* PERSS.

Von **Wilhelm Rudolf.**

Im Sommer 1940 wurde in der Nachkommen-schaft einer Pflanze von *Medicago media* das Auftreten von unifoliata-Pflanzen beobachtet. Sie weisen nicht die normalen, dreiteiligen

unifoliata-Mutanten bei *Pisum* (2), *Phaseolus* (4) und *Trifolium repens* (1) (Abb. 1). Außer dieser Anomalie zeigen die unifoliata-Mutanten auffallende Veränderungen der Blüten. Bei völliger Vergrünung hat eine starke Umbildung aller Blütenorgane stattgefunden. An den Blütenstielen läßt sich durch Auszählen der Blüten ungefähr die gleiche ist wie bei normalen Blüten (Abb. 2). Jedes Blütenstielchen trägt ein Knäuel von z. T. fädigen, z. T. fedrigen Umbildungen der Kelchblätter, der Petalen und der normalerweise zu einer Röhre verwachsenen 9 Staubfäden und des zehnten freien. Antheren und Blütenstaub werden niemals ausgebildet, die Mutanten sind daher männlich völlig steril (Abb. 3). Diese von einem Blütenstiel getragenen Knäuel lassen bei genauer Überprüfung wieder kurze Stielchen erkennen, sind also verzweigt. Es ist demnach eine starke Ähnlichkeit mit der unifoliata-Mutante von *Pisum* vorhanden (2). Die Verlängerung des Blütenstielchens trägt in jedem Falle die weiblichen Samenanlagen mit Fruchtknoten, Griffel und Narbe. Durchweg hat aber eine starke Verkürzung und Verdickung stattgefunden. Die Narbe ist verhältnismäßig normal ausgebildet, und im Fruchtknoten sind die Ovarien deutlich zu erkennen. Eine starke Abweichung von den normalen weiblichen Samenanlagen zeigt sich insofern, als die Ovarien nicht an einer Bauchnaht allein angeheftet sind. Meist sind wenigstens zwei Leisten zu erkennen, welche Samenanlagen tragen (Abb. 4). Es kommen aber nicht selten Fälle vor, in denen ein Stielchen gegabelte Samenanlagen aufweist (Abb. 5). In einem ungewandelten Blütchen konnten sogar 9 weibliche Samenanlagen beobachtet werden. Die Neigung zur Verzweigung, welche bei den übrigen Blütenorganen zu erkennen ist, zeigt sich also auch bei den weiblichen Samenanlagen. Im Gegensatz zu den Beobachtungen LAMPRECHTS an unifoliata-Mutanten bei *Pisum* (2)



Abb. 1. Eine unifoliata-Pflanze.

Blätter auf, sondern der Blattstiel trägt nur das Gelenk mit dem Endblättchen und läßt nicht einmal Anzeichen für die Blattgelenke der basalen Teilblättchen erkennen. Die Mutanten tragen einheitlich an allen Trieben von oben bis unten nur unifoliata-Blätter im Gegensatz zu