

DER ZÜCHTER

30. BAND

1960

HEFT 5

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung der Martin-Luther-Universität Halle, Hohenthurm, und der Forschungsstelle für Getreidezüchtung Kloster Hadmersleben der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften

Mutationsversuche an Weizen-Roggenbastarden (*Triticale*)

II. Zytologische Untersuchungen und Fertilitätsbestimmungen an *Triticale* Rimpau und einigen Mutanten

Von F. K. VETTEL

Mit 10 Abbildungen

I. Einleitung

Bereits 1959 (VETTEL 1959) wurde über die Zytologie von *Triticale* Rimpau und einiger Mutanten dieser Form kurz berichtet; es schien angebracht, die Fertilitäts- und chromosomalen Konfigurationsverhältnisse dieser Formen weiter zu verfolgen.

Nachdem MORRISON (1956), HILPERT (1957), WALTHER (1959) sowie HAGBERG und ELLERSTRÖM (1959) nachgewiesen hatten, daß beim tetraploiden Roggen zwischen den Konfigurationsverhältnissen in MI und der Fertilität keine unmittelbaren Beziehungen bestehen und somit die zytologische Selektion (PLARRE 1954, BREMER-REINDERS 1954) im Hinblick auf eine Fertilitätsverbesserung keinen oder nur einen sehr geringen Effekt hat, scheint nach Übereinstimmung aller Autoren zwischen der Häufigkeit der Aneuploiden und der Fertilität eine Beziehung zu bestehen. Es schien daher ratsam, die Untersuchungen bei *Triticale* auf Mitosen auszudehnen. Da beim tetraploiden Roggen zwischen verschiedenen Ährenzonen signifikante Konfigurationsunterschiede existieren (WALTHER 1959), wurde auch diesem Umstand bei der zytologischen Untersuchung von *Triticale* in vereinfachter Form Rechnung getragen.

Es sollte in dieser Arbeit untersucht werden, inwiefern die zytologischen Verhältnisse und die Fertilitätsverhältnisse beim autotetraploiden Roggen und beim allopolyploiden *Triticale* gemeinsame Züge aufweisen.

II. Material und Methoden

1. Ausgangsmaterial

Als Ausgangsmaterial dienen die *Triticale*-Formen Rimpau, Meister und Stamm 8324 sowie einige der am häufigsten vertretenen Mutanten von *Triticale* Rimpau. Bei den aus dem Mutantensortiment (nach der Generationsfolge X_5 1957 und X_6 1958) entnommenen Formen handelt es sich um direkt vergleichbare Formen, die durch Typauslese aus der jeweils vorhergehenden Generation hervorgegangen sind (vgl. Tab. 7). Bei Vergleichen der Mutanten in X_5 und X_6 ist zu beachten, daß es sich möglicherweise nur um analoge morphologische Mutantenklassen handelt und daß der augenscheinlich gleiche Mutationstyp unterschiedliche genetische Ursachen haben kann (HAGBERG 1958).

2. Fertilitätsbestimmungen

Die Methodik des Anbaus und der Verarbeitung ist bereits früher (VETTEL 1959) ausführlich beschrieben.

Der Fertilitätsverlauf innerhalb der Ähre wurde nach WALTHER (1959) bestimmt. Dabei werden die Spindel-

stufen der beiden Ährenhälften für jede untersuchte Ähre relativ ausgedrückt. Die Fertilität wird für jede Spindelstufe im Verhältnis zur Blütchenzahl ebenfalls relativ ausgedrückt. Die beiden Ährenhälften werden zusammengefaßt und die „schematische Ähre“ wird wieder in eine „Normalähre“ umgerechnet, wobei die durchschnittliche Spindelstufenzahl der n (195–250) untersuchten Ähren zugrundegelegt wurde. Im übrigen wurde wie schon früher erwähnt (VETTEL 1959) verfahren.

3. Zytologische Untersuchungen

a) Zur Untersuchung von Meiosen wurden die jungen Ähren in Carnoy (3 Teile Alkohol, 1 Teil Eisessig) fixiert und in 70%igem Alkohol in einem Kühlschrank bis zur Untersuchung aufbewahrt. Untersucht wurde nach der Quetschmethode in 2%iger Orceinessäurelösung. Zu vor wurde die junge Ähre nach Abzählen der Spindelstufen in 3 gleiche Ährenzonen (U = unten, M = Mitte, O = oben) geteilt und getrennt untersucht. Ein überzähliges Ährchen wurde der Zone M zugeschlagen, zwei überzählige Ährchen wurden den Zonen U und O zugeschlagen; z. B. $19 = 3 \times 6 + 1$, d. h. U = 6, M = 7, O = 6; $20 = 3 \times 6 + 2$, d. h. U = 7, M = 6, O = 7. Untersuchungen wurden PMZ in MI, AI und Pollentetraden, die Untersuchungen in AII wurden nur als Kontrolluntersuchungen gewertet. Insgesamt wurden 17924 PMZ sowie 13089 Pollen untersucht.

b) Mitotische Untersuchungen. Die Körner der entsprechenden Varianten wurden angekeimt und gemäß der Oxychinolinmethode von TJJIO und LEVAN (1950) behandelt und mit Orcein gefärbt. In jedem Falle wurden mehr als 5 verschiedene Präparate je Variante mit auszählbaren Metaphasenplatten zur Untersuchung herangezogen, im übrigen auch mehrere Metaphasenplatten eines Präparates. Von 14 Varianten wurden insgesamt 232 Metaphasenplatten ausgezählt.

c) Zählung der Chromosomen in AI. Bei besonders günstiger Lage der PMZ in AI läßt sich die haploide Chromosomenzahl (Abb. 3d) der Tochterhälften genau nachweisen; ein Verfahren, das bei der hohen Chromosomenzahl des *Triticale* ($2n = 56$) den Vorzug verdient, da Chromosomenzahlen um 28 noch mit Sicherheit genau erfaßt werden können. Das Verfahren hat jedoch den Nachteil, daß diese günstige Lage der PMZ in AI nur selten zu finden ist und häufig nur eine der Tochterhälften auszählbar ist. Ein Rückschluß von $2n = 56$ minus n_x auf die zweite Tochterhälfte ist nicht exakt, da nicht mit Sicherheit behauptet werden kann, daß die ursprüngliche Chromosomenzahl der PMZ $2n = 56$ betrug.

4. Statistische Auswertung

Vor der Zusammenfassung der einzelnen Konfigurationshäufigkeiten wurde der Homogenitätstest nach der χ^2 -Methode durchgeführt. Der Grenzwert wurde bei $P > 5\%$ angenommen. Es wurde ermittelt, ob Homogenität besteht:

a) zwischen verschiedenen Präparaten innerhalb gleicher Ährenzonen,

- b) zwischen verschiedenen Ährenzonen derselben Ähre,
 c) zwischen gleichen Ährenzonen verschiedener Ähren (Pflanzen) desselben Versuchsgliedes,
 d) zwischen verschiedenen Ährenzonen verschiedener Ähren (Pflanzen) desselben Versuchsgliedes.

Um zu ermitteln, ob statistisch gesicherte Konfigurationsunterschiede zwischen verschiedenen Versuchsgliedern und Jahresergebnissen bestehen, wurde der gleiche Test „jeder gegen jeden“ in umgekehrter Richtung angewandt, d. h., überall dort, wo Heterogenität durch $P < 5\%$ angezeigt ist, werden signifikante Unterschiede angenommen.

Tabelle 1. Zusammenfassung der Ergebnisse in Metaphase I auf Grund von Homogenitätstesten (χ^2 -Methode).

Bezeichnung	Ähren- typ	Anzahl der Prä- parate	Ähren- zonen	PMZ mit			gestörte PMZ insges. %	PMZ insges. (= 100%) Anzahl
				II %	I %	irregul. Multi- valenten %		
T. Rimpau Σ \bar{x}	Δ	11	O, M, U	9,7	88,6	1,7	90,3	1966 178,7
T. Meister	spelt.	1	M	8,2	91,8	0,0	91,8	353*
T. 8324 Σ \bar{x}	Δ	2	M, U	26,1	73,9	0,0	73,9	533 266,5
X ₆ /4 Σ \bar{x}	lg. di. Ähre	3	M, U	12,1	86,4	1,5	87,9	471 157,0
X ₆ /65	lg. di. Ähre	1	M	28,6	71,4	0,0	71,4	203*
X ₆ /7 Σ \bar{x}	//Ähre	2	M, U	9,0	90,2	0,8	91,0	601 300,5
X ₆ /34	lo. — spelt.	1	M	7,0	92,8	0,2	93,0	345*
Gesamt (Tritic.) Σ \bar{x}	—	14	O, M, U	12,6	86,3	1,1	87,4	2852 203,7
Gesamt (Mutanten) Σ \bar{x}	—	7	M, U	11,9	87,3	0,8	88,1	1620 231,5

* auf Grund der Homogenitätsteste keine Zusammenfassung möglich, daher nur ein repräsentatives Präparat aus der Mitte einer Ähre bzw. Pflanze.

Δ = pyramidale Ähre; spelt. = speltoidale Ähre; lo = lockere Ähre; lg. di. Ä. = lange dichte Ähre; // Ä = parallelährig; I = Univalente, II = Bivalente

Tabelle 2. Zusammenfassung der Ergebnisse in Anaphase I auf Grund der Homogenitätsteste (χ^2 -Methode).

Bezeichnung	Ähren- typ	Anzahl der Prä- parate	Ähren- zonen	PMZ normal %	PMZ mit Nachzüglern %	PMZ mit Brücken %	gestörte PMZ insges. %	PMZ insges. (= 100%) Anzahl
T. Meister	spelt.	1	M	23,8	75,0	1,2	76,2	164*
T. 8324 Σ \bar{x}	Δ	2 1	M	63,7	36,1	0,2	36,3	512 256
X ₆ /4 Σ \bar{x}	lg. di. Ähre	3 1	M, U	32,3	67,5	0,2	67,7	412 137,3
X ₆ /65 Σ \bar{x}	lg. di. Ähre	3 1	M, U	33,6	65,9	0,5	66,4	706 235,3
X ₆ /7 Σ \bar{x}	// Ä.	3 1	M	33,2	66,1	0,7	66,8	407 135,7
X ₆ /34 Σ \bar{x}	lo. — spelt.	5 1	O, M, U	21,6	78,0	0,4	78,4	948 189,6
Gesamt (Tritic.) Σ \bar{x}	—	6 1	M, U	53,7	45,5	0,8	46,3	1033 172,1
Gesamt (Mutanten) Σ \bar{x}	—	14 1	O, M, U	28,7	70,8	0,5	71,3	2473 176,7

* Auf Grund der Homogenitätsteste keine Zusammenfassung möglich, daher nur ein repräsentatives Präparat aus der Mitte einer Ähre bzw. einer Pflanze.

III. Ergebnisse

A. Meiosen

1. Strukturelle Aberrationen und ihre Bedeutung.

Untersucht wurde in den Stadien MI, AI, AII und Pollentetraden. Als augenscheinlich „normale“ oder „störungsfreie“ PMZ bzw. Pollen wurden in MI PMZ mit ausschließlicher Bivalentenbildung, in AI PMZ ohne Nachzügler und Brücken und im Stadium der Pollentetraden Pollen ohne Mikronuclei registriert; als augenscheinlich gestörte PMZ bzw. Pollen wurden in MI PMZ mit Univalenten (I) und PMZ mit irregulären Multivalenten¹

(nicht Zick-Zack-Ketten und Ringe), in AI PMZ mit Nachzüglern und Brücken und im Stadium der Pollentetraden Pollen mit Mikronuclei und leere Pollen gezählt.

Die auf Grund der vielschichtigen Homogenitätsteste zusammengefaßten Ergebnisse sind für MI in Tab. 1, für AI in Tab. 2 und für Pollentetraden in Tab. 3 sowie in Abb. 1 dargestellt. Die Auswertung der Homogenitätsteste zeigt, daß die Modifikabilität der Konfigurationsverhältnisse in allen Stadien so groß ist, daß für die Zusammenfassung der Einzelergebnisse oft nur ein bis zwei Werte verbleiben, während alle anderen Wertepaarungen heterogen sind, und zwar in der überwiegenden Mehrzahl mit einer Grenzwahrscheinlichkeit von $P < 0,1\%$.

Treten innerhalb gleicher Ährenzonen derselben Ähre nur sehr selten heterogene Paarungen auf, die man vernachlässigen kann, so sind signifikante Konfigurationsunterschiede zwischen verschiedenen Ährenzonen derselben Ähre die Regel. Aus Tab. 4, in der die Ergebnisse der Homogenitätsteste summarisch aufgeführt sind, geht hervor, daß am ehesten die Ergebnisse der Ähren-

¹ reguläre Zick-Zack-Multivalente wurden wie bereits 1957 nicht gefunden.

zonen U und M vergleichbar sind. Die Tatsache, daß in den vorhergehenden Untersuchungen (VETTEL 1959) nur selten signifikante Konfigurationsunterschiede innerhalb derselben Ähre beobachtet wurden, ist darauf zurückzuführen, daß bei Nichtachtung der einzelnen Ährenzonen automatisch vorwiegend die Mittelzone einer Ähre nach brauchbaren Präparaten abgesucht wurde. Um zu reproduzierbaren Ergebnissen zu kommen, wird am besten immer nur die Mittelzone einer Ähre untersucht. Das gleiche gilt in etwa für die Gruppierung nach gleichen Ährenzonen verschiedener Ähren (Pflanzen) desselben Versuchsgliedes (vgl. Tab. 5). Diese Gruppierungen sind fast ausschließlich heterogen.

Die Ergebnisse in Abb. 1 und 2 zeigen den bereits früher beschriebenen (VETTEL 1959) Anstieg normaler Konfigurationen in AI, AII und Pollentetraden gegenüber Metaphase I¹. Die Konfigurationslinien verhalten sich (vgl. Abb. 2), geordnet nach dem Prozentsatz augenscheinlich „normaler“ PMZ bzw. Pollen, in den einzelnen Stadien keineswegs parallel, daher sind Rückschlüsse des Konfigurationsverhaltens zwischen den verschiedenen Stadien nicht möglich. In allen Stadien zeichnen sich die *Triticale*-Formen 8324 und Rimpau sowie die Mutanten X₆/65 (lange dichte Ähre) und X₃/94 (Dickkopftyp) durch relative Stabilität, gemessen an dem Prozentsatz augenscheinlich normaler Konfigurationen aus. Die signifikanten Unterschiede sind der Übersichtlichkeit halber in Abb. 1 graphisch dargestellt (HÜBNER 1957). Verfolgt man die aus einer Säule herausweisende Linie bis zu den Abzweigungen von der Waagerechten zu jeder anderen Säule, so zeigen die entsprechend der Höhe der Signifikanz ausgefüllten Ecken der Abzweigung, ob und in welcher Höhe hier signifikante Unterschiede vorliegen. Aus Abb. 1 geht hervor, daß die Konfigurationsunterschiede zwischen den verschiedenen Versuchsgliedern häufig gut oder sehr gut signifikant sind. So besitzt z. B. in MI Mutante X₆/65 (lange dichte Ähre) mit Ausnahme von *Triticale* 8324 allen anderen Formen gegenüber eine sehr gut signifikant stabilere Konfiguration. Es handelt sich hierbei um eine Typenauslese aus der Mutante 24/56, die auch in den Untersuchungen des Vorjahres (VETTEL 1959) durch besondere Stabilität herausragte. Insgesamt wird durch die neuerlichen Untersuchungen bestätigt, daß die Mutanten mit „langen dichten Ähren“ und einige Dickkopftypen eine relativ stabile Konfiguration in der Meiosis besitzen.

Aus dem deutlich niedrigeren Prozentsatz normaler PMZ der Mutanten in X₃ gegenüber den Mu-

¹ Dieser Vorgang kann teilweise darauf zurückgeführt werden, daß durch Elimination von Mikronuclei in AI und AII aneuploide Diaden bzw. Pollen als augenscheinlich normal registriert werden (s. VETTEL 1959).

Tabelle 3. Zusammenfassung der Ergebnisse im Stadium der Pollentetraden auf Grund der Homogenitätsteste (χ^2 -Methode).

Bezeichnung	Ähren- typ	Anzahl der Prä- parate	Ähren- zonen	Pollen ohne Mikro- nuclei		Pollen insges. (= 100%) Anzahl	
				%	%		
T. Rimpau	Σ \bar{x}	Δ	5 1	M	79,6	20,4	1339 267,8
T. Meister	Σ \bar{x}	spelt.	2 1	M	66,7	33,3	450 225
T. 8324	Σ \bar{x}	Δ	3 1	M, U	86,3	13,7	591 197
X ₆ /4	Σ \bar{x}	lg. di. Ähre	2 1	M, U	74,1	25,9	594 297
X ₆ /65	Σ \bar{x}	lg. di. Ähre	2 1	M, U	70,1	29,9	428 214
X ₆ /7		// Ä.	1 1	M	76,9	23,1	195*
X ₆ /34	Σ \bar{x}	lo. — spelt.	2 1	M	59,9	40,1	501 250,5
Gesamt (<i>Tritic.</i>)	Σ \bar{x}	—	10 1	M, U	78,8	21,2	2380 238,0
Gesamt (Mutant.)	Σ \bar{x}	—	7 1	M, U	69,3	30,7	1718 245,4

* leere Pollen sind einbegriffen.

Tabelle 4. Prozentuale Häufigkeit der homo- bzw. heterogenen Paarungen (χ^2 -Methode) zwischen verschiedenen Ährenzonen derselben Ähre (MI, AI, Pollentetraden).

	Stadium	Mitte gegen unten		Mitte gegen oben		unten gegen oben		unten / Mitte / oben zusammengefaßt	
		homo- gen %	hetero- gen %	homo- gen %	hetero- gen %	homo- gen %	hetero- gen %	homo- gen %	hetero- gen %
Mutanten/ Mittel	MI	61,5	38,5	30,0	70,0	50,0	50,0	33,3	66,7
Mutanten/ Mittel	AI	87,5	12,5	33,3	66,7	40,0	60,0	20,0	80,0
Mutanten/ Mittel	Poll.- Tetr.	66,7	33,3	16,7	83,3	30,8	69,2	20,0	80,0

MI = Metaphase I; AI = Anaphase I; Poll.-Tetr. = Pollentetraden.

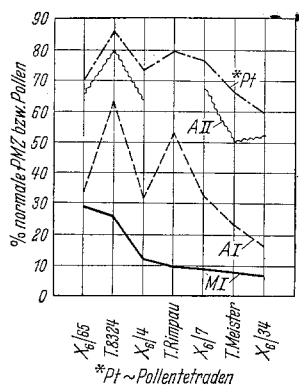
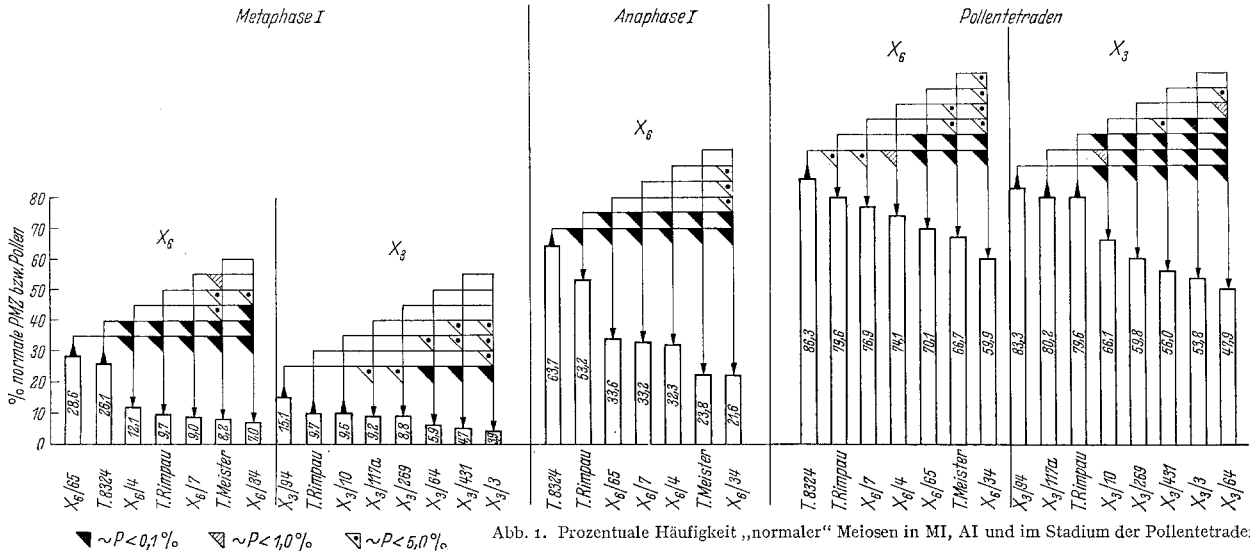
Tabelle 5. Prozentuale Häufigkeit der homo- bzw. heterogenen Paarungen (χ^2 -Methode) zwischen gleichen Ährenzonen verschiedener Ähren (= Pflanzen) desselben Versuchsgliedes (MI, AI Pollentetraden).

	Stadium	unten		Mitte		oben	
		homo- gen %	hetero- gen %	homo- gen %	hetero- gen %	homo- gen %	hetero- gen %
Mutan- ten/ Mittel	MI	44,4	55,6	22,2	77,8	57,1	42,4
Mutan- ten/ Mittel	AI	16,7	83,3	83,3	16,7	75,0	25,0
Mutan- ten/ Mittel	Poll.- Tetr.	42,9	57,1	50,0	50,0	70,0	30,0

MI = Metaphase I; AI = Anaphase I; Poll.-Tetr. = Pollentetraden.

tanten in X₆ könnte man schließen, daß der Stabilisierungsprozeß im Sinne eines Austausches von chromosomalen Elementen in X₆ bereits weiter fortgeschritten ist als in X₃ (TISCHLER 1953).

Aus Tab. 1, 2 und 3 ist ersichtlich, daß der überwiegende Störungsanteil in MI aus PMZ mit Univa-



lenten und daraus folgend in AI aus PMZ mit Nachzüglerchromosomen und im Stadium der Pollentetraden aus Pollen mit Mikronuclei besteht (vgl. Abb. 3 a—e), während der Anteil PMZ mit Multivalenten in MI und Brücken in AI verschwindend gering ist. Die Anzahl der Univalenten/PMZ ist sehr variabel (1—13/PMZ) und im *t*-Test ergeben sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den ver-

schiedenen Versuchsgliedern. Die Anzahl der Nachzüglerchromosomen in AI ist stets viel geringer (1—4 Nachzügler/PMZ) als die Anzahl der Univalenten in MI (MÜNTZING 1939, BJURMAN 1958). Bemerkenswert ist ferner, daß die Anzahl der Univalenten/PMZ den Wert 14, das ist die Anzahl der Roggenchromosomen im amphidiploiden *Triticale*, nicht übersteigt. Es wäre denkbar, daß das Roggen-genom im *Triticale* sich so etwas wie ein teilweise autonomes Verhalten in bezug auf den Teilungs-rhythmus des amphidiploiden Bastards bewahrt hat und die zahlenmäßig große Fraktion der PMZ mit Univalenten im überwiegenden Teil nicht als Univalente im herkömmlichen Sinne aufzufassen sind, sondern als Erscheinungen etwa einer zeitlichen Verschiebung im Teilungs-rhythmus des Weizen- und

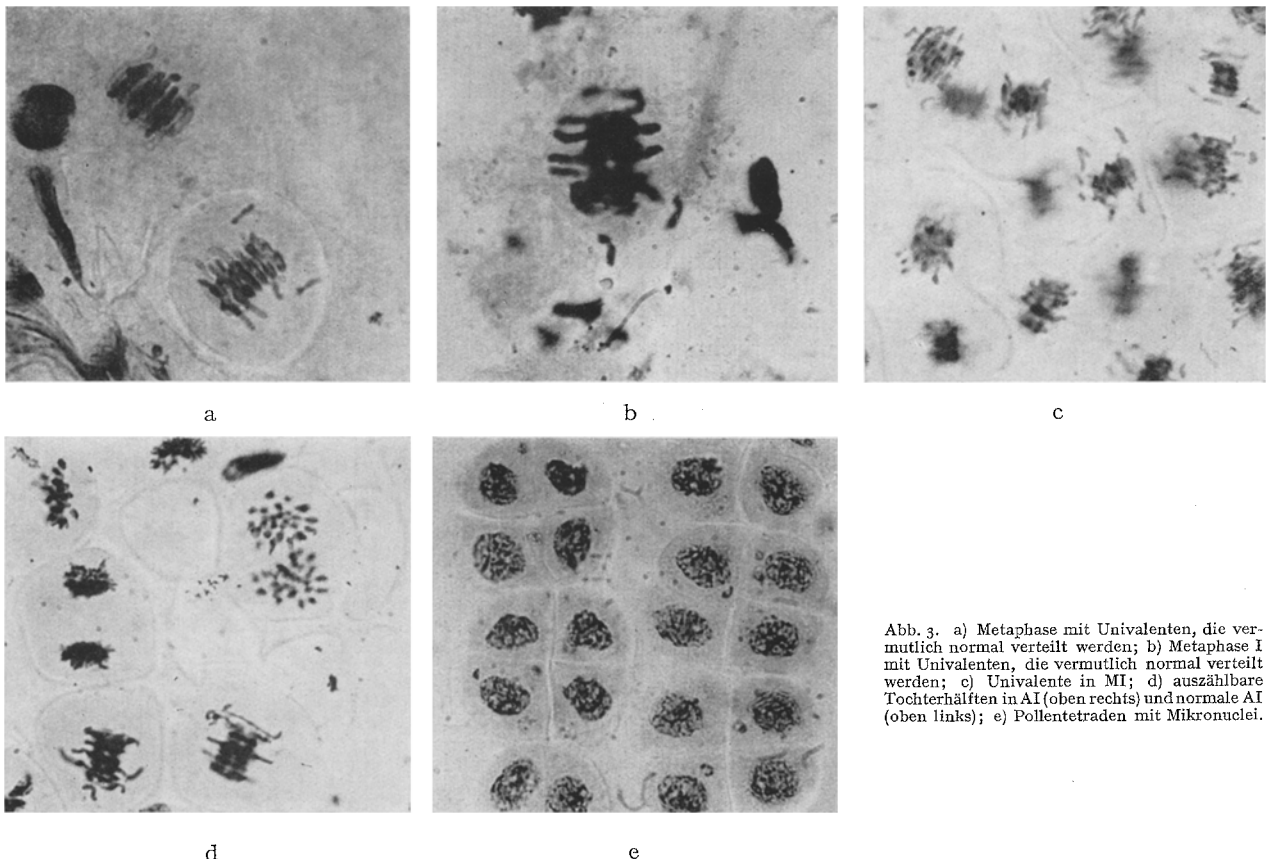


Abb. 3. a) Metaphase mit Univalenten, die vermutlich normal verteilt werden; b) Metaphase I mit Univalenten, die vermutlich normal verteilt werden; c) Univalente in MI; d) auszahlbare Tochterhälften in AI (oben rechts) und normale AI (oben links); e) Pollentetraden mit Mikronuclei.

Roggenenoms im *Triticale*. Weiterhin läßt ein allerdings geringer Prozentsatz der PMZ mit Univalenten (2,3% der Univalentfraktion von *Triticale* Rimpau) durch die besondere Lage ihrer Univalenten eine normale Verteilung in AI vermuten (vgl. Abb. 3a und b). Diese letztgenannten sehr hypothetischen Erörterungen könnten jedoch dazu benutzt werden, die Diskrepanz zwischen der relativ großen Vitalität und Fertilität des *Triticale* auf der einen Seite und der

Prozentsatz irregulärer Multivalenter 1958 verschwindend gering ist, was wiederum darauf hindeutet, daß Multivalentbildungen in höherem Maße von Umwelteinflüssen abhängen. Nur in wenigen Fällen besteht eine Übereinstimmung der Jahresergebnisse, in der überwiegenden Mehrheit sind die Jahresunterschiede sehr gut signifikant. Daraus wird bereits deutlich, daß eine Selektion auf stabile Meiosen über Jahre hinweg mit großen Unsicherheiten behaftet ist.

Tabelle 6. Ergebnisse eines Bestäubungsversuches bei *Triticale*.

	Kastr. u. mit artfremd.**) Pollen best.		angesetzte Körner	Ansatz %	Kastr. u. mit arteilgenen*) Pollen best.				angesetzte Körner		Ansatz %	
	Ähren	Blüth.			Ähren		Blüth.		isol.	n. isol.	isol.	n. isol.
					isol.	n. isol.	isol.	n. isol.				
T. Rimpau	30	521	3	0,58	10	10	186	198	21	38	11,29	19,19
T. Meister	17	251	—	—	8	5	147	76	8	21	5,44	27,60
T. 8324	26	517	6	1,16	12	10	236	204	51	47	21,6	23,03

*) Gerste und Haferpollen
 **) innersortige Bestäubung isol. = isoliert, n. isol. = nicht isoliert.

Tabelle 7. Vergleich der Konfigurationswerte 1957 und 1958.

	T. Rimpau		T. Meister		T. 8324		X ₅ /24		X ₆ /4**)		X ₅ /24		X ₆ /65**)		X ₅ /17		X ₆ /7**)		X ₅ /2		X ₆ /34**)		
	1957	1958	1957	1958	1957	1958	1957	1958	1957	1958	1957	1958	1957	1958	1957	1958	1957	1958	1957	1958	1957	1958	
Ährentyp	pyramidal		speltoid		pyramidal		lange		dichte		lange		dichte		Parallelähre				speltoid-locker				
Stadium	Metaphase I																						
PMZ mit II %	18,5	9,7	8,9	8,2	8,7	26,1	19,5	12,1	19,5	28,6	13,8	9,0	8,4	7,0									
PMZ mit I %	77,6	88,6	87,1	91,8	87,2	73,9	77,3	86,4	77,3	71,4	81,8	90,2	89,3	92,8									
PMZ mit MV %*)	3,9	1,7	4,0	0,0	4,1	0,0	3,2	1,5	3,2	0,0	4,4	0,8	2,3	0,2									
Signifikanz der Jahresuntersch. in P% (χ ² -Meth.)	<0,1		<0,1(*)		<0,1		<0,1		<0,1		<0,1		3,0(*)										
Stadium	Anaphase I																						
normale PMZ	46,3	53,2	7,9	23,8	16,9	63,7	47,7	32,3	47,7	33,6	33,6	33,2	24,3	21,6									
PMZ mit Nachz.	53,7	45,4	92,1	75,0	83,1	36,1	52,3	67,5	52,3	65,9	65,5	66,1	73,5	78,0									
PMZ mit Brücken	0,0	1,4	0,0	1,2	0,0	0,2	0,0	0,2	0,0	0,5	0,9	0,7	2,2	0,4									
Signifikanz der Jahresuntersch. in P% (χ ² -Meth.)	<0,1		<0,1		<0,1		<0,1		<0,1		50,0		5,0(*)										
Stadium	Pollentetraden																						
normale Pollen	67,2	79,6	24,1	66,7	53,2	86,3	70,0	74,1	70,0	70,1	50,5	76,9	61,2	59,9									
Pollen m. Mikronuclei + leere Poll.	32,8	20,4	75,9	33,3	46,8	17,3	30,0	25,9	30,0	29,9	49,5	23,1	38,8	40,1									
Signifikanz der Jahresuntersch. in P % (χ ² -Meth.)	<0,1		<0,1		<0,1		3,0		90,0		<0,1		30,0										

*) MV = irreguläre Multivalente, keine Zickzackformen
 **) die Formen in X₆ sind jeweils Typauslesen aus der entsprechenden Mutante in X₅;
 (*) ohne Berücksichtigung der Multivalentfraktion bzw. der Brückenfraktion homogen.

geringen meiotischen Stabilität auf der anderen Seite zu erklären.

In einem Bestäubungsversuch an drei *Triticale*-Formen mit Gersten- und Haferpollen (Tab. 6) konnte nachgewiesen werden, daß apomiktische Fortpflanzung in welcher Form auch immer keine Bedeutung für den Samenansatz des *Triticale* hat. Der gegenüber den Kontrollvarianten geringe Ansatz (0,58 bis 1,16%) ist sicherlich auf mangelhafte Kastration zurückzuführen.

In Tab. 7 werden die Jahresergebnisse (1957 + 1958) entsprechender Formen verglichen. 1958 ist der Prozentsatz der PMZ mit Univalenten in MI größer als 1957, während der Prozentsatz PMZ mit Nachzüglern in AI in den beiden Jahren keine einheitliche Tendenz zeigt. Im Stadium der Pollentetraden ist der Prozentsatz gestörter Pollen 1958 durchweg niedriger. Weiterhin fällt auf, daß der

2. Das Verhalten der Konfigurationen zwischen verschiedenen Ährenzonen im Vergleich zum Fertilitätsverlauf innerhalb der Ähre

In Abb. 4 ist der Prozentsatz „normaler“ PMZ bzw. Pollen, getrennt nach Ährenzonen, für einige *Triticale*-Formen und Mutanten in Form eines Säulendiagrammes dargestellt. Es zeigt sich, daß bei fast allen Formen und in allen Stadien der Prozentsatz normaler PMZ bzw. Pollen der Ährenzone „oben“ deutlich geringer ist als der der Ährenzone „Mitte“; hingegen liegen die Werte für die Ährenzone „unten“ häufig nur unbedeutend niedriger, manchmal sogar höher als die der Ährenzone „Mitte“. Ausnahmen von der Regel bilden jedoch die Formen mit speltoider oder lockerer Ähre (*Triticale* Meister, Mutante X₆/34): hier liegt der Prozentsatz normaler PMZ bzw. Pollen der Ährenzone „unten“ deutlich niedriger als der der Ährenzone „Mitte“.

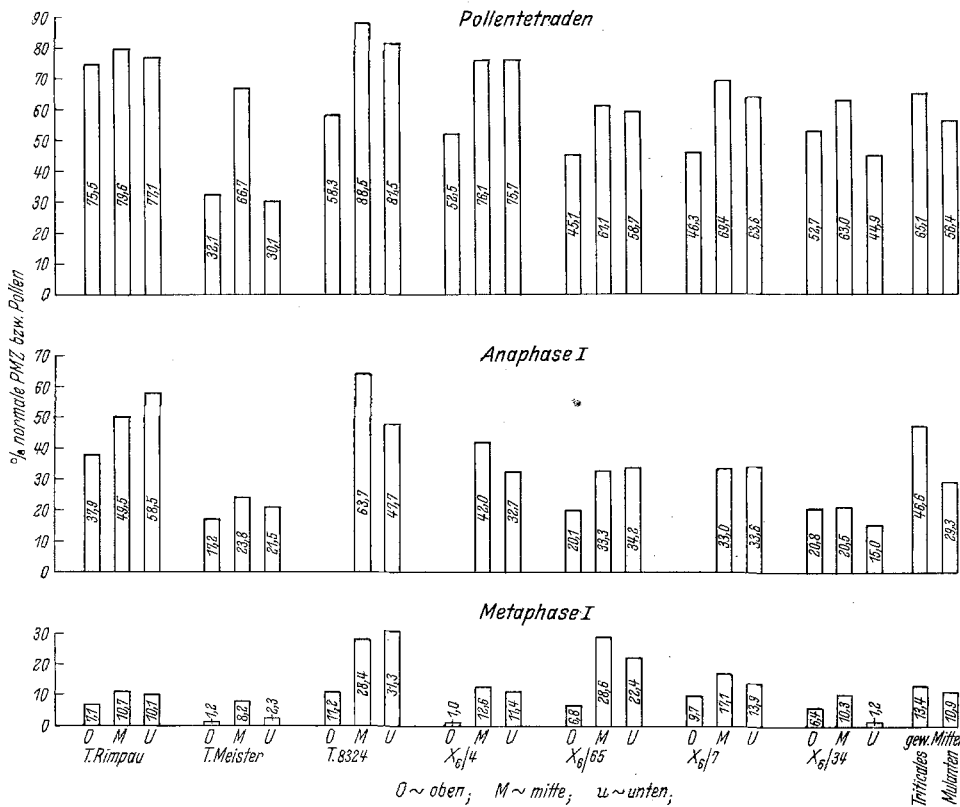


Abb. 4. Prozentuale Häufigkeit normaler Konfigurationen in verschiedenen Ährenzonen (MI, AI, Tetraden).

Vergleicht man das Verhalten der Konfigurationen zwischen verschiedenen Ährenzonen mit dem Fertilitätsverlauf innerhalb der Ähre von *Triticale* Rimpau und den beiden wichtigsten Mutantenklassen („lange dichte Ähre“, „speltoide—lockere Ähre“) in Abb. 5, so ist eine auffällige Parallelität zu beobachten. 1958 und 1959 ist mit Ausnahme der „Speltoiden“ die Fertilität der Ährenzone „unten“ gleichhoch oder höher als die der Ährenzone „Mitte“. Die Fertilität der Ährenzone „oben“ fällt bei allen Formen stark ab. Nur der Fertilitätsverlauf der „Speltoiden“ fällt in der Ährenzone „unten“ stark ab. Die höhere Spindelstufenzahl der Formen mit „langer dichter Ähre“ ist bemerkenswert.

3. Beziehungen zwischen Fertilität und meiotischer Stabilität

In den Punktediagrammen der Abb. 6a, b und c wurde versucht, eine Beziehung zwischen der Fertilität (Kornzahl/Ährchen) und der meiotischen Stabilität, ausgedrückt in Prozent „normaler“ PMZ bzw. Pollen, deutlich zu machen. Wegen der zu geringen Anzahl von Wertepaaren wurde auf eine Korrelationsrechnung verzichtet.

Weder in MI noch in AI noch im Stadium der Pollentetraden ist eine ganz geradlinige Beziehung zwischen Fertilität und meiotischer Stabilität zu erkennen, obwohl man gerade im Stadium der Pollentetraden eine lockere Beziehung zwischen beiden Faktoren nicht leugnen kann (vgl. Abb. 6c). Daß gerade hier eine augenscheinliche Beziehung zwischen Fertilität und meiotischer Stabilität besteht, ist überraschend, da den Auszählungen im Stadium der Pollentetraden kaum größere Bedeutung als den Pollenfertilitätsbestimmungen beigemessen werden kann.

In jedem Falle sind die Beziehungen nicht so eng, daß Fertilitätsunterschiede < 0,5 Korn/Ährchen bei einer zytologischen Selektion erfaßt werden. Außerdem ist zu vermuten, daß ähnlich wie beim Tetragrogen eine Selektion auf Fertilität und andere wichtige agronomische Eigenschaften auch beim *Triticale* automatisch zu einem Anstieg regulärer Meiosen führt. Letzteres Verfahren ist jedoch weit weniger aufwendig und scheint einen höheren Nutzeffekt zu bringen (HILPERT 1957, HAGBERG und ELLERSTRÖM 1959).

B. Mitosen

1. Numerale Aberrationen

In die mitotischen Untersuchungen wurden ebenfalls alle Formen, die in der Meiose untersucht wurden, einbezogen. Die Ergebnisse sind in Tab. 8 zusammengefaßt und in Abb. 7 (2n-Kurve) dargestellt. Im Durchschnitt aller Formen beträgt der Anteil der Aneuploiden 31% und die Variabilität der Chromosomenzahlen reicht von 2n = 49—58. Der Variationsbereich der Häufigkeit der Aneuploiden, aufgliedert nach *Triticale*-Formen und Mutanten, reicht von 0,0—42,9% (vgl. Tab. 8).

Eine zweite Möglichkeit, numerale Aberrationen zu erfassen, besteht, wie bereits erwähnt (vgl. Abb. 3d), in der Auszählung der Tochterhälften in Ana-

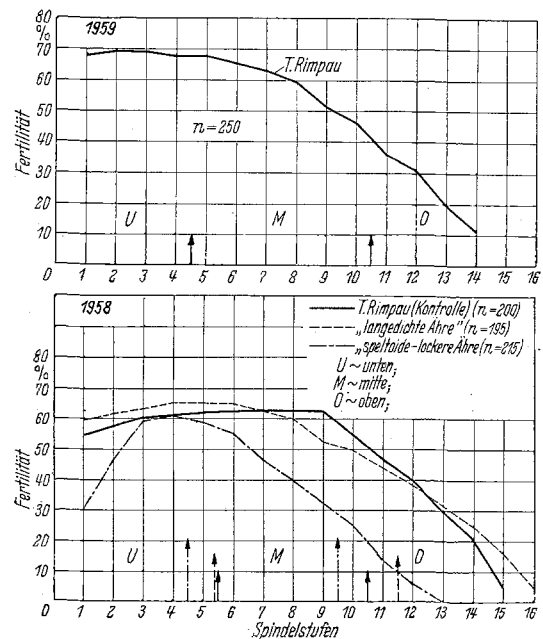


Abb. 5. Fertilitätsverlauf innerhalb der Ähre.

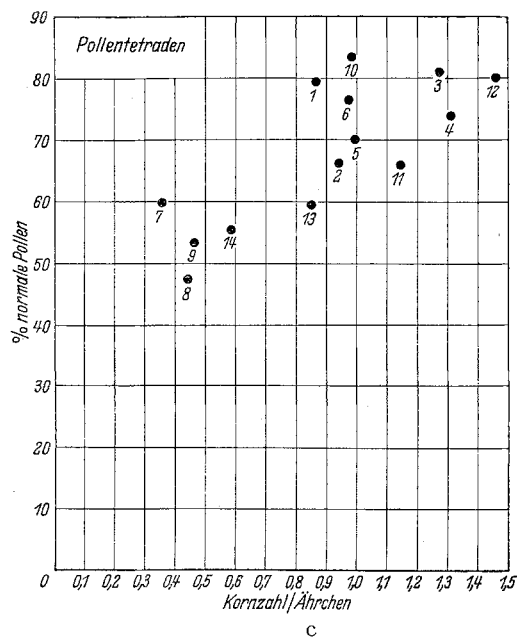
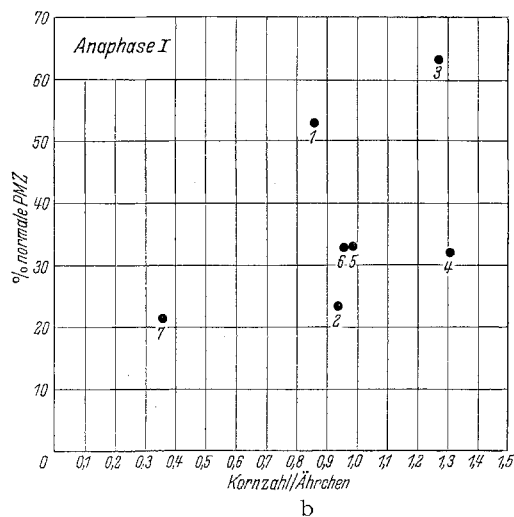
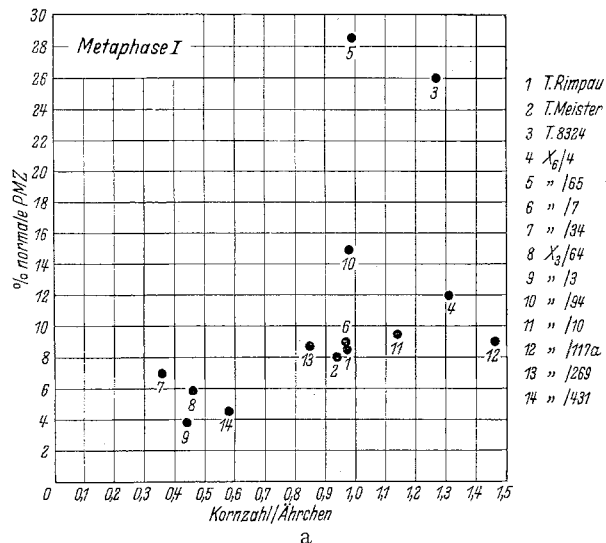


Abb. 6. Beziehungen zwischen Fertilität und meiotischer Stabilität a) in MI; b) in AI; c) Tetraden.

phase I der Meiose. Die Ergebnisse sind für die drei *Triticale*-Formen Rimpau, Meister und Stamm 8324 sowie für 3 Mutanten in X_6 in Tab. 9 und Abb. 7 (n-Kurve) zusammengefaßt. Im Durchschnitt der untersuchten Formen wurden 42,1% Aneuploide

festgestellt, eine Zahl, die noch höher liegt als der Anteil der Aneuploiden in den mitotischen Untersuchungen. Die Variabilität der Chromosomenzahl reicht von $n = 23-32$ und ist damit ebenfalls größer als im $2n$ -Bereich. Die Variationsbreite der Aneuploidienhäufigkeit der einzelnen Versuchsglieder liegt zwischen 27,7 und 57,1%.

Die beträchtliche Differenz der Häufigkeit numeraler Aberrationen im $2n$ - und n -Bereich läßt sich vielleicht dadurch erklären, daß hochgradig hyper- oder hypoploide Gameten nicht mehr befruchtungsfähig (konkurrenzfähig) sind und damit automatisch ausgemerzt werden.

Wie bereits früher dargelegt (VETTEL 1959), kommen von den Pflanzen, die zur Zeit der Jugendentwicklung vital erscheinen, noch zirka 10% (im Kontrollbestand!) nicht zum Ährenschieben. Während 1957 nur einzelne vertrocknete Pflanzen nach dem Ährenschieben gefunden wurden, konnten 1958 im

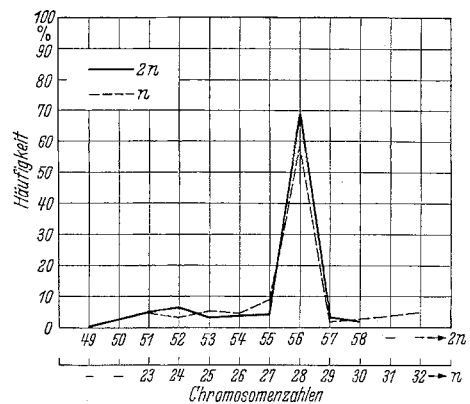


Abb. 7. Prozentuale Häufigkeitsverteilung der Chromosomenzahlen.

Bestand des Mutantensortimentes von *Triticale* Rimpau wie auch im Kontrollbestand zahlreiche „sitzenbleibende“ Individuen zum Zeitpunkt des Schossens beobachtet werden, die bald nach dem Ährenschieben vollkommen vertrocknet waren (vgl. Abb. 8a). Dasselbe Phänomen wurde 1959 in der X_3 -Generation von *Triticale* 8324 beobachtet (vgl. Abb. 8b). Bedingt durch die Trockenheit, traten hier sogar häufig ganze Nachkommenschaften von sogenannten „Sitzenbleibern“ auf. Es könnte vermutet werden, daß es sich bei diesen Individuen um hochgradig aneuploide Formen handelt, die infolge Absterbens vor dem Ährenschieben ausgemerzt werden. Ein exakter Nachweis durch Chromosomenzählung konnte infolge methodischer Schwierigkeiten bei der zytologischen Untersuchung nicht erbracht werden. Es gelang nicht, in Blattspitzen, Blattspreiten und Stengelteilen teilungsfähiges Gewebe zu ermitteln, welches ein Auszählen der Chromosomen gestattet.

Sollten sich die zuletzt genannten Vermutungen als richtig erweisen, so hat der *Triticale* eine Möglichkeit der „Selbstreinigung“ von hochgradig aneuploiden Individuen sowohl im somatischen als auch im Gametenbereich, und die Tatsache, daß trotz hochgradiger zytologischer Instabilität doch immer wieder $2n = 56$ Chromosomen gebildet werden, würde schon eher verständlich.

2. Beziehungen zwischen der Fertilität und der Häufigkeit numeraler Aberrationen

In Abb. 9 und 10 ist der Versuch gemacht worden, in Form von Punktediagrammen Beziehungen zwi-

schen der Fertilität und der Häufigkeit der Aneuploiden im 2n- und n-Bereich deutlich zu machen. Wenn auch die zu geringe Anzahl der Wertepaarungen keinen sicheren Schluß zuläßt, so wird doch deut-

lich, daß sowohl im 2n- als auch im n-Bereich die Tendenz besteht, daß mit abnehmender Häufigkeit der Aneuploiden die Fertilität ansteigt.

Die Bestimmung der Häufigkeit numeraler Aberrationen ist sicher besser geeignet, Rückschlüsse auf die Fertilität zu ziehen, als die Häufigkeit struktureller Aberrationen. Es müßte auch versucht werden, durch Abreinen die Häufigkeit von Aneuploiden weiter zu senken (WALTHER 1959, HAGBERG und ELLERSTRÖM 1959).

IV. Diskussion

Die dargestellten Ergebnisse zeigen, daß im Hinblick auf die zytologischen Verhältnisse und die Fertilitätsverhältnisse zwischen dem autopolyploiden Tetraroggen und dem allopolyploiden *Triticale* gewisse Parallelen bestehen. Während der Tetraroggen als obligater Fremdbefruchter angesehen wird, handelt es sich beim *Triticale* allenfalls um einen fakultativen Selbstbefruchter. Je nach Varietät reicht die Variation der Pollinationstypen bei verschiedenen *Triticale*-Formen vom fakultativen Selbstbefruchter bis zum fakultativen Fremdbefruchter und wird von der Jahreswitterung stark beeinflußt. Bei strenger Tütenisolierung vermindert

Tabelle 8. Häufigkeit der Aneuploiden im somatischen Bereich (Mitosen).

Bezeichnung	Ährentyp	Fertilität (Kornzahl/Ährchen) \bar{x}	Anzahl der Präparate	Anzahl der Euploiden	Anzahl der Aneuploiden	Aneuploide %
T. Rimpau	Δ	0,86	12	11	4	26,7
T. Meister	spelt.	0,94	15	13	7	35,0
T. 8324	Δ	1,27	13	16	2	11,1
X ₆ /4	lg. di.	1,31	10	9	1	10,0
X ₆ /65	lg. di.	0,99	9	9	0	0,0
X ₆ /7	// Ä.	0,97	11	10	4	28,6
X ₆ /34	spelt.-lo.	0,36	10	7	6	46,2
X ₃ /64	compac.	0,46	23	17	13	43,3
X ₃ /3	compac.	0,44	10	6	4	40,0
X ₃ /94	Dickk.	0,98	14	15	7	31,8
X ₃ /10	lg. di.	1,14	9	11	5	31,3
X ₃ /117a	lg. di.	1,46	8	7	2	22,2
X ₃ /269	lo.	0,85	14	13	5	27,8
X ₃ /431	spelt.	0,58	21	16	12	42,9
	—	—	—	160	72	31,0

Tabelle 9. Häufigkeit der Aneuploiden im Gametenbereich (Meiosen, AI).

Bezeichnung	Ährentyp	Fertilität Kornzahl/Ährchen	Ausgez. PMZ	Anzahl der unters. Pflanzen	Anzahl der Euploiden	Anzahl der Aneuploiden	Aneuploide %
T. Rimpau	Δ	0,86	24	24	18	15	45,4
T. Meister	spelt.	0,94	13	11	11	9	40,9
T. 8324	Δ	1,27	18	8	13	5	27,7
X ₆ /4	lg. di.	1,31	12	9	10	5	33,3
X ₆ /65	lg. di.	0,99	9	7	8	6	42,8
X ₆ /34	spelt.-lo.	0,36	13	11	6	8	57,1
			89	70	66	48	42,1



a



b

Abb. 8a und b. „Sitzenbleibende Individuen“.

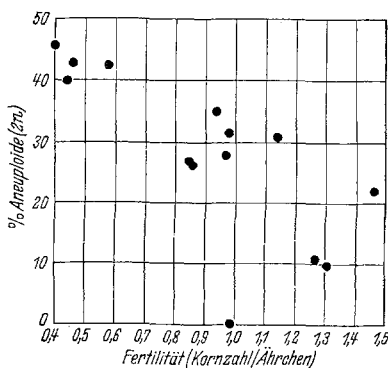


Abb. 9. Beziehungen zwischen Fertilität und prozentualer Häufigkeit der Aneuploiden (Mitosen).

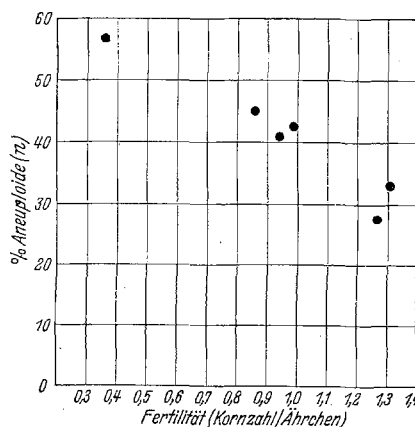


Abb. 10. Beziehungen zwischen Fertilität und prozentualer Häufigkeit der Aneuploiden (Meiosen AI).

sich der Ansatz bei *Triticale* Meister um 22%, bei *Triticale* Rimpau um 8% und bei *Triticale* 8324 um 1,4% (vgl. Tab. 6). Baut man *Triticale* Meister und Rimpau sowie ihre Mutanten nebeneinander an, so wird bei Fremdbestäubung das dominante Gen für rotbraune Spelzenfarbe von *Triticale* Rimpau und seinen Mutanten auf *Triticale* Meister und seine Mutanten (weißährig) übertragen. In der nächsten Generation treten dann rotbraunährige Individuen auf. Die Häufigkeit der Fremdbefruchtung (rotbraunähriger Individuen) betrug bei

der Kontrolle *Triticale* Meister 1959 28,7% und schwankte bei den Mutanten zwischen 0,0 und 33,4%. Die Ursache dafür, daß Mutanten oft noch nach 6jährigem Anbau und wiederholter Typenauslese noch spalten, ist sicherlich nicht auf komplizierte Strukturmutationen, sondern lediglich auf Fremdbefruchtung der Mutanten untereinander zurückzuführen. Es ergibt sich daraus die Forderung, den *Triticale* zuchtmethodisch als Fremdbefruchter zu behandeln.

Aber auch in anderen Verhaltensweisen ist der *Triticale* dem Tetraroggen ähnlich. Der Fertilitätsverlauf innerhalb der Ähre entspricht den Änderungen der meiotischen Konfiguration in verschiedenen Ährenzonen. Die Beziehungen zwischen Fertilität und meiotischer Stabilität sind sehr locker und die Selektion auf reguläre Meiosen im Hinblick auf höhere Fertilität hat, wenn überhaupt, nur einen geringen Effekt.

Viel enger dagegen gestalten sich die Beziehungen zwischen der Fertilität und der Häufigkeit der Aneuploiden. Die Fertilität ist um so geringer, je größer die Häufigkeit der Aneuploiden ist. Darüber hinaus besitzt der *Triticale* vermutlich eine Möglichkeit sogenannter „Selbstreinigung“ sowohl im somatischen Teil der Ontogenese als auch im Gametenbereich (MORRISON 1956, HILPERT 1957, WALTHER 1959, HAGBERG und ELLERSTRÖM 1959).

Auch die Ergebnisse dieser Arbeit sprechen dafür, daß physiologische Störungen vielleicht als Folge der Inzuchtdepression des Roggen-genoms im mehr oder weniger autogamen *Triticale* die Störungen der Meiosis und die partielle Sterilität hervorrufen (MÜNTZING 1939, LAMM 1936) und daß es darauf ankommt, aus der Kombination inzucht-toleranter Roggenlinien und hochleistungsfähiger Weizensorten mit gut fertilen Ähren neue und vielleicht entscheidend fertile *Triticale*-Formen zu schaffen.

Der *Triticale* ist als eine neue Pflanzenart aufzufassen, die am Beginn eines langen Selektionsprozesses steht und sich in ihren Ansprüchen von ihren diploiden Ausgangsformen stark unterscheidet. Die Schaffung einer möglichst großen genetischen Variabilität, um Möglichkeiten zur Bildung neuer komplexer Genkombinationen zu bieten, ist für einen züchterischen Fortschritt unbedingt notwendig; hier kann die Mutationszüchtung einen Beitrag leisten. Fortwährende Kombination und Selektion auf Fertilität, Bestockung und andere wichtige agronomische Merkmale wird auch beim *Triticale* zu regelmäßigeren Meiosen führen. Wenn zytologische Untersuchungen in den Selektionsprozeß eingeschaltet werden, dann sollten sie der Verminderung des Anteils aneuploider Individuen dienen. Meiotische Untersuchungen scheinen hingegen nur als Kontrolluntersuchungen nach mehrjährigen Züchtungszyklen angebracht zu sein (TISCHLER 1953, WALTHER 1959, HAGBERG und ELLERSTRÖM 1959).

Darüber hinaus sollten die Möglichkeiten der interspezifischen Heterosis bei der Wahl der Elternformen des *Triticale* stärker berücksichtigt werden. Was die Wuchshöhe, Ährenlänge und Ährchenzahl/Ähre be-

trifft, so ist nach vorläufigen Untersuchungen nicht bei jeder Kombination in der F_1 eine Heterosis zu verzeichnen. Da bei einigen autopolyploiden Fremdbefruchtern (4n-Roggen und 4n-Mais) hinsichtlich der Fertilität Heterosiskombinationen erzielt wurden, sollte man dieser Tatsache auch beim *Triticale* Rechnung tragen.

V. Zusammenfassung

In Fortsetzung der vom Verfasser 1959 (VETTEL 1959) mitgeteilten Ergebnisse zytologischer Untersuchungen und Fertilitätsbestimmungen bei *Triticale* werden in der obigen Arbeit einige zusätzliche Ergebnisse dargestellt:

1. Die Konfigurationsverhältnisse von 3 *Triticale*-Formen und einigen Mutanten in MI, AI, AII und im Stadium der Pollentetraden der Meiosis werden untersucht und diskutiert.

2. Die Beziehungen zwischen Fertilität und meiotischer Stabilität erwiesen sich als locker.

3. Die Häufigkeit der Aneuploiden im Durchschnitt aller untersuchten Formen ist mit 31% im somatischen Bereich (Mitosen) und mit 42,1% im Gametenbereich (AI) sehr hoch.

4. Zwischen der Häufigkeit der Aneuploiden und der Fertilität besteht eine deutlich negative Beziehung.

5. In der Diskussion werden bestimmte parallele Verhaltensweisen zwischen dem autopolyploiden Tetraroggen und dem allopolyploiden *Triticale* erörtert.

Literatur

- HAGBERG, A.: Cytogenetik einiger Gerstenmutanten. Der Züchter 28, 32—36 (1958). — 1a. BJURMAN, B.: Note on the frequency of univalents in some strains of *Triticale* and their hybrids. Hereditas 44, 189—92 (1958). — 1b. BREMER, G. u. D. E. BREMER-REINDERS: Breeding of tetraploid rye in the Netherlands. I. Method and cytological investigation. Euphytica 3, 49—63 (1954). — 2. HAGBERG, A., and S. ELLERSTRÖM: The competition between diploid, tetraploid and aneuploid rye. Theoretical and practical aspects. Hereditas 45, 367—416 (1959). — 3. HILPERT, G.: Effect of selection for meiotic behaviour in autotetraploid rye. Hereditas 43, 318—322 (1957). — 4. HÜBNER, R.: Ein graphischer Ertragsvergleich unter Berücksichtigung der Grenzdifferenzen (GD), dargestellt an den Ergebnissen einer Futterroggenprüfung. Zeitschrift f. Acker- und Pflanzenb. 102, 299—310 (1957). — 5. LAMM, R.: Cytological studies on inbred rye. Hereditas 22, 217 bis 240 (1936). — 6. MORRISON, J. W.: Chromosome behaviour and fertility of tetra Petkus rye. Canad. J. Agric. 36, 157—165 (1956). — 7. MÜNTZING, A.: Studies on the properties and the ways of production of rye-wheat amphidiploids. Hereditas 25, 387—430 (1939). — 8. PLARRE, W.: Vergleichende Untersuchungen an diploidem und tetraploidem Roggen (*Secale cereale* L.) unter besonderer Berücksichtigung von Inzuchterscheinungen. Zeitschrift f. Pflanzenz. 33, 303—353 (1954). — 9. TJIO, J. H., and A. LEVAN: The use of oxyquinoline in chromosome analysis. An. Est. Exp. Aula Dei 2, 21—63 (1950). — 10. TISCHLER, G.: Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. II: Allgemeine Pflanzenkaryologie. Berlin-Nikolassee 1953: Verlag Gebr. Borntraeger. — 11. VETTEL, F. K.: Mutationsversuche an Weizen-Roggenbastarden (*Triticale*). I. Mutationsauslösung bei *Triticale* Rimpau. Der Züchter 29, 293—317 (1959). — 12. WALTHER, F.: Fertilitätsuntersuchungen beim Roggen. Zeitschrift für Pflanzenz. 41, 1—32 (1959).