

H. Feldman
Überreicht vom Direktor des Instituts

Zeitschrift für Vererbungslehre, Bd. 89, S. 170—188 (1958)

Aus dem Institut für Gärtnerische Pflanzenzüchtung
der Technischen Hochschule Hannover

VARIABILITÄT DER CHROMOSOMENZAHLEN UND ANDERE KERN-
PATHOLOGIEN IN AEGILOPS TRIUNCIALIS \times TRITICUM AESTIVUM-
BASTARDEN *

Von

G. POHLENDT

Mit 14 Textabbildungen

(Eingegangen am 30. August 1957)

* Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

A. Einleitung

Seit GODRON im Jahre 1854 zum ersten Male die Bastardnatur der spontanen pentaploidien Bastarde zwischen *Aegilops ovata* ($2n = 28$) und *Triticum aestivum* ($2n = 42$) erkannt hatte, sind unzählige Veröffentlichungen über die gleichen Objekte unter den verschiedensten Fragestellungen erschienen. Abstammungsgeschichte, Systematik, Cytologie und Cytogenetik sowie Pflanzenzüchtung waren gleichermaßen an diesem Objekt interessiert. Zwar sind manche dieser Fragen, wie z. B. die Verwandtschaftsverhältnisse im *Triticum-Aegilops*-Kreise, bereits zu einer gewissen Lösung gelangt (LILIENFELD 1951). Doch andere, wie die von BLEIER (1930) begonnene Auseinandersetzung mit der *Methode* der Genomanalytiker, befinden sich immer noch in vollem Fluß (GAUL 1954). Auch die unter Gesichtspunkten der reinen Cytologie durchgeführten Untersuchungen BLEIERS (1930) erscheinen nach dem heutigen Stande cytologischer Forschung ergänzungsbedürftig zumindest durch Einbeziehung *somatischen* Materials. Dies um so mehr, nachdem unsere Kenntnisse von der Pathologie der Zellteilungen, insbesondere der Mitosen, in den letzten Jahren sowohl von der Erscheinungsform wie von den Ursachen her stark erweitert worden sind (OEHLKERS und LINNERT 1949, 1951; MARQUARDT 1950; WOLL 1953; GLÄSS 1955, 1956). Unter den in diesen Arbeiten herausgestellten Gesichtspunkten ist von einem Vergleich der an somatischem Material gemachten Beobachtungen mit den bisher bekannten und ebenfalls ergänzten Befunden an Pollenmutterzellen eine zwangslässere Deutung der cytologischen Verhältnisse in diesen *Aegilops*-Weizen-Bastarden zu erwarten, als sie für BLEIER (1930) nach ausschließlicher Untersuchung von Pollenmutterzellen ohne diese Kenntnisse möglich sein konnte.

B. Material

Spontane Bastarde: F₁ und F₂'. Das Material zu der vorliegenden Arbeit stammt aus einem Sortiment von Getreide, das Professor KUCKUCK (1956) von einer Forschungs- und Sammelreise im Iran in den Jahren 1952—1954 mitbrachte. In der Kollektion Nr. 260b von *Aegilops triuncialis* traten nach Aussaat

im Iran Abweicher auf, die dem Phänotyp nach und ihrem Fundort nach eindeutig als F_1 -Bastarde zwischen *Aegilops triuncialis* und *Triticum aestivum* erkannt werden konnten. Die Kollektion Nr. 260b von *Aeg. triuncialis* war als Unkraut in einem Tr. *aestivum*-Feld (162 km von Tabriz nach Miami, 1024 m hoch) gesammelt worden. Die phänotypischen Merkmale solcher *Aegilops triuncialis* \times Tr. *aestivum*-Bastarde sind gut bekannt und in der Literatur mehrfach beschrieben und abgebildet worden (z. B. OEHLER 1933). Im Iran setzten diese F_1 -Bastarde spontan eine F'_2 an, von der mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden kann, daß sie durch Rückkreuzung mit Weizen entstanden ist. Selbstungen sind bisher nämlich weder experimentell gelungen noch spontan beobachtet worden, Rückkreuzungen mit *Aegilops* lassen sich zwar *experimentell* erzwingen (OEHLER 1933), doch ist *spontaner* Ansatz bisher nur nach Rückkreuzung mit dem Weizeneltern bekannt geworden. Sechs von diesen spontanen F'_2 -Pflanzen konnten bis zum blühfähigen Alter kultiviert und durch Verklonen mehr als $1\frac{1}{2}$ Jahre am Leben erhalten werden. Sie bildeten zusammen mit zwei F_1 -Bastarden, die in einer Restaussaat der Kollektion 260b in Hannover noch gefunden wurden, das spontane Untersuchungsmaterial der vorliegenden Arbeit.

Experimentelle Bastarde. Im Laufe der Untersuchungen erschien es wünschenswert, mehr Material, insbesondere auch experimentelle Bastarde zu untersuchen, um den Befunden eine bessere Allgemeingültigkeit zu verleihen. Zu diesem Zweck wurde *Aeg. triuncialis* mit Tr. *aestivum* gekreuzt, und zwar sowohl die Originalherkünfte der Eltern der spontanen Bastarde wie auch *Aeg. triuncialis* und Tr. *aestivum* anderer Herkünfte. Aus diesen Kreuzungen konnten 12 F_1 -Pflanzen erhalten werden.

Im ganzen bestand das untersuchte Material also aus 14 F_1 -Pflanzen und 6 F'_2 -Pflanzen.

C. Methode

Die meisten Präparate besonders von Pollenmutterzellen wurden nach der von ERNST (1938) modifizierten Heitzschen Karminessigsäuremethode hergestellt, wobei es sich wiederum als vorteilhaft erwies (POHLENDT 1942), von überfärbten Objekten auszugehen und diese durch Aufkochen in 50%iger Essigsäure auf die gewünschte Farbstärke zurückzudifferenzieren.

Um wirkliche Befunde von Quetschartefakten unterscheiden zu können und die analysierten Zellen auch im ungestörten Gewebsverband beobachten zu können, wurden auch Paraffinschnitte hergestellt sowie Rasiermesserschnitte, die nur leicht angeklopft statt gequetscht wurden.

Spezifische Schwierigkeiten ergaben sich bei der Untersuchung von oberirdischem vegetativem Gewebe (Spelzenbasen, junge Antheren usw.). Oberirdisches Gewebe weist nicht nur bei den Objekten dieser Arbeit, sondern ganz allgemein im Vergleich zu Wurzelspitzen sehr kleine Zellumren auf. Die Chromosomen erscheinen daher sehr dicht gepackt und haben beim Quetschen nicht die gleichen Ausbreitungsmöglichkeiten wie in Wurzelspitzenzellen. Erschwerend kommt hinzu, daß sowohl die *Aegilops*- wie auch die *Triticum*-Chromosomen eine beachtliche Länge aufweisen. Als Ergebnis nach einer Ernstschen KES-Färbung erscheint daher in oberirdischem Gewebe ein dichter Knäuel nicht auszählbarer Chromosomen. Gute Erfolge dagegen stellten sich ein nach einer Vorbehandlung mit Oxychinolin nach Tjio (1950). Die Gewebsstücke wurden etwa 3 Std in die Tjiosche Lösung gelegt und danach in dem Ernstschen Fixierungsfärbegemisch wie üblich fixiert und gefärbt. Sorgfältig mußten vor der Überführung in das Ernstsche Gemisch alle Reste von Wasser bzw. Tjio-Lösung durch Abtupfen auf Fließpapier entfernt werden. Selbstverständlich eignen sich so vorbehandelte Objekte wegen der c-mitotischen Wirkung des Oxychinolins nicht mehr zur Beobachtung von Spindel- oder Chromosomenanomalien.

D. Experimenteller Teil

I. Der Phänotyp

F₁. OEHLER hat im Jahre 1933 Untersuchungen über den Erbgang taxonomischer Merkmale bei Aegilops-Weizen-Bastarden unternommen und ist dabei zu dem Ergebnis gelangt, daß die meisten Aegilops-Merkmale dominant über Weizenmerkmale sind, einige Merkmale sich intermediär verhalten und daß nur sehr wenige Weizenmerkmale über Aegilops-Merkmale dominieren. Von dem Aegilops triuncialis \times Tr. aestivum-F₁-Bastard bildet er auf S. 125, Fig. 11b eine Ähre ab. Diese Abbildung wie auch die Beschreibung im Text stimmt gut mit den in dieser Arbeit untersuchten F₁-Bastarden überein.

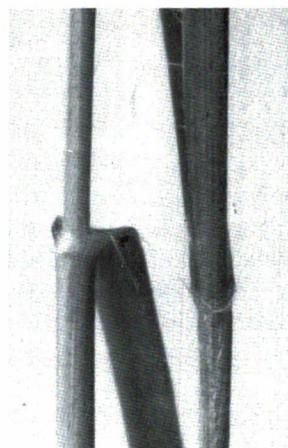


Abb. 1. Pflanze Nr. P I₃/55. F'2-Bastard.
Öhrchenmosaik. 1:6

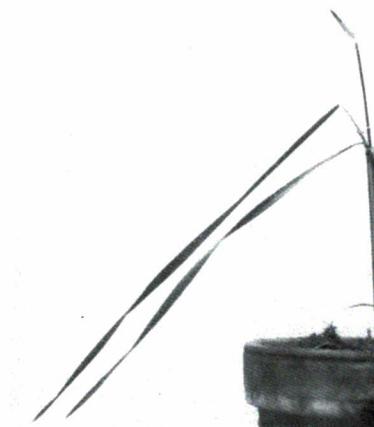


Abb. 2. Pflanze Nr. P I₃/55. F'2-Bastard.
Blattlängenmosaik. 1:1/3

F'2. Mit der Oehlerschen Beschreibung der Phänotypen der F'2 stimmten die spontanen F'2-Bastarde aus dem Iran jedoch nicht überein. Schon frühzeitig ergab sich aus Schwierigkeiten bei der Bonitur die Vermutung, daß die F'2-Pflanzen ein *phänotypisches Mosaik* zwischen Aegilops- und Weizenmerkmale aufweisen. Um diese Vermutung zu bestätigen, wurde das Merkmal „Öhrchen“ über einen längeren Zeitraum hinweg an allen sechs Pflanzen bonitiert. Das „Öhrchen“-Merkmal wurde als besonders geeignet für die Bonitur empfunden, weil es so gut wie keine Variationsbreite aufweist, wenn man ausgewachsene Blätter in gleicher Knotenhöhe miteinander vergleicht. Das Aegilops-Öhrchen ist kurz, breit und gewellt. Da die Scheide auch am alten Blatt noch stengelumfassend sind, treten die Öhrchen, von der Vorderseite des Blattes aus betrachtet, übereinander. Die iranische Originalherkunft des Vaterweizens der untersuchten Bastarde hatte lange, nach vorn spitz zulaufende Öhrchen, die, da die Scheide des alten Blattes den Stengel nicht mehr ganz umfaßt, auch nicht übereinandertraten. Das ältere Aegilopsblatt klappt, wenn es ausgewachsen ist, infolge der eigenen Schwere am oberen Rande des Öhrchens nach unten und bildet dann mit dem Halm einen rechten bis stumpfen Winkel, während das Weizenblatt nicht am Öhrchen abknickt und mit dem Halm einen spitzen Winkel bildet. Sämtliche F'2-Pflanzen zeigten nun Aegilops-Öhrchen und Weizenöhrchen an ein und derselben Pflanze. In Abb. 1 sind zwei solche Öhrchen der F'2-Pflanze Nr. P I₃ abgebildet. Die Blätter waren etwa im gleichen Alter und befanden sich in gleicher Knotenhöhe am Sproß. Der linke Halm zeigt das Aegilops-, der rechte Halm das Weizenöhrchen mit der dazugehörigen typischen Blattstellung. Es wurden in nicht zu seltenen Fällen auch Öhrchen gefunden, die an der einen Hälfte der Scheide aegilops-ähnlich, an der anderen Hälfte weizenähnlich ausgebildet

waren. Das Blatt war dann, da es auf der *Aegilops*-seite zum Herunterklappen neigte, während die Weizenseite nicht nachgab, aus seiner symmetrischen Stellung zum Sproß gedrängt. Für andere taxonomische Merkmale wie: geknickter Halm am Grund bzw. aufrechter Wuchs, Schoßhöhe, Bewimperung bzw. Behaarung der Öhrchen, Blattlänge usw. glaube ich solche Merkmalsmosaiks auch beobachtet zu haben. Jedoch handelt es sich bei diesen um quantitative Merkmale mit großer Variationsbreite, die nach statistischen Methoden hätten bonitiert werden müssen, um zu unangreifbaren Ergebnissen zu kommen. Das lag außerhalb des Rahmens dieser Arbeit. In den *Extremwerten* jedenfalls waren die Unterschiede auch ohne quantitative Analyse eindeutig zu erkennen. Abb. 2 zeigt ein Blattlängenmosaik. Das kurze Blatt hat die Blattlänge des *Aegilops*-Elters und ist in dieser Größenordnung beim Weizeneltern nicht zu beobachten. Die beiden längeren Blätter gehören zum Weizeneltern und liegen ebenfalls weit außerhalb der Variationsbreite der *Aegilops*-Blattlänge. Es handelt sich in beiden Fällen jeweils um das dritte Blatt von unten, die Blätter waren ausgewachsen.

II. Cytologische Untersuchungen

a) **Chromosomenzahlen.** Der cytologischen Untersuchung der spontan entstandenen im Iran gesammelten F_1 - und F_2 -Bastarde lag zunächst keine andere Absicht zugrunde, als durch Auszählen der Chromosomen die Bastardnatur der aufgefundenen Pflanzen zu bestätigen. Für die F_1 ließ sich eine Chromosomenzahl von 35 erwarten (*Aegilops triuncialis* $n = 14$ und *Triticum aestivum* $n = 21$).

Tabelle 1. Chromosomenzahlen in Keimwurzeln experimenteller F_1 -Bastarde zwischen *Aegilops triuncialis* \times *Triticum aestivum*

Eltern	
Koll.-Nr. 260b \times 260a	1. Wurzelspitze 35—40; 42; 16; 30. Es werden auch kleinkernige Zellen beobachtet, die aber nicht ausgezählt werden können
260b \times Heine V	1. Wurzelspitze 52; <35; 38; 47; 48 2. Wurzelspitze 35; 37; 37 \pm 1; 35
2259/1956 \times Heine V	1. Wurzelspitze 35; 35; 39; 27; 41—42 2. Wurzelspitze 35 \pm 1 3. Wurzelspitze 41; um 40; um 32; 30 4. Wurzelspitze 39; 26; 23; 35; 29; 35; 28; 18; 10; 33 \pm ; 30 5. Wurzelspitze 49
Aeg. triuncialis unbek. Koll.-Nr. \times Heine V	1. Wurzelspitze 43—45; 38—39; 52 \pm ; 35 genau; 34—35; 55 (Fragmentationen ?); 35; 35 2. Wurzelspitze 34—35; 35; 42 (Fragmente); 37 3. Wurzelspitze 35; 35; 31; 25 4. Wurzelspitze 35; mindestens 40; 30; 19, davon einige sehr kurze Bruchstücke; 46 ohne Fragmente; 41—42

Für die Chromosomenzahl der F_2 ließ sich eine solche Erwartung nicht aussprechen, da die Chromosomenzahlen wohl für die männlichen Gameten aber nicht für die weiblichen bekannt waren. Auf jeden Fall wäre aber sowohl in der F_1 wie in der F_2 nach allem, was bis jetzt in der Literatur über diese Bastarde bekannt ist, eine für jedes Individuum *konstante* Chromosomenzahl zu erwarten gewesen.

Die Untersuchungsbefunde stimmten mit den Erwartungen nicht überein.

In Tabelle 1 sind die Chromosomenzahlen zusammengestellt, die in Keimwurzeln experimenteller F_1 -Bastarde gefunden worden waren. Aus der Tabelle 1 geht hervor, daß die erwartete Chromosomenzahl 35 zwar noch gezählt werden konnte, daß aber häufig auch Chromosomenzahlen in jeder beliebigen Größen-

ordnung gefunden wurden. Bei der vierten untersuchten Wurzelspitze der Kreuzung *Aegilops triuncialis* [2259 (1956)] \times *Triticum aestivum* (Heine V) (Tabelle 1) trat unter 12 ausgezählten Zellen die Zahl 35 nur zweimal auf, die anderen 10 Zellen wichen von der erwarteten Chromosomenzahl ab. Als höchste Chromosomenzahl wurden in diesen Keimwurzeln 55 gezählt, als niedrigste 10.

Tabelle 2 bringt Chromosomenzahlen in Wurzelspitzen eines spontanen F_1 -Bastards, der sich bereits in blühfähigem Alter befunden hat. Auch hier sind die Chromosomenzahlen variabel und schwanken zwischen 3 Chromosomen im kleinsten Kern und 53 Chromosomen im größten Kern.

Tabelle 2. Chromosomenzahlen in Wurzelspitzen eines spontanen F_1 -Bastards, Juni 1955

Pflanze Nr.	1. Wurzelspitze	2. Wurzelspitze	3. Wurzelspitze	4. Wurzelspitze
3481/5	9, 29+1, 28, 33+, 38, 30, 37, 8, 3	30	18,41±	29,31
	5. Wurzelspitze	6. Wurzelspitze	7. Wurzelspitze	8. Wurzelspitze
	7, 35, 9	41±1, 21, 53±, 35, 41±	25+2 bis 3	24
	9. Wurzelspitze	10. Wurzelspitze	11. Wurzelspitze	
	32±, 13+1	3, 19	35, 34+, 35+, 31, 30, 29, 33, 26 (Fragmente)	

Die älteren Cytologen suchten Kernteilungspathologien bei Bastarden ausschließlich im generativen Gewebe, befangen in der Vorstellung, daß im Soma keine Störungen zu erwarten seien, da sich ja hier die Chromosomen nur längsspalten und weder euploide Zahlenverhältnisse noch Homologie für einen ungestörten Ablauf der Mitose vorauszusetzen sind. Seitdem hat jedoch die cytologische Forschung längst die Einsicht gebracht, daß Störungen des Kernzyklus irgendwelcher Art im vegetativen Gewebe genauso ihren Ausdruck finden können, wie es vom generativen Gewebe seit langem bekannt war. So mehren sich in letzter Zeit die Arbeiten, die über intravariablen Chromosomenzahlen gerade im vegetativen Gewebe berichten (Literaturzusammenstellung hierüber bei PFITZER 1957). Oft wird die Häufigkeit einzelner Chromosomenzahlen statistisch ausgewertet und in graphische Darstellungen gebracht, um aus den Maxima für bestimmte Zahlen eventuell Rückschlüsse auf die Ursachen ziehen zu können.

Für die eigenen Befunde erschien eine Auswertung auf diese Weise unsinnig. Im Zusammenhang mit später noch zu erörternden Störungen des Kernzyklus betrachtet, muß angenommen werden, daß Kerne trotz gleicher Chromosomenzahlen aus den verschiedensten Chromosomenelementen zusammengesetzt sein können, d. h. *inkomparable Größen* in biologischer Hinsicht darstellen. Im Falle der vorliegenden F_1 -Bastarde sind lediglich Zellen untereinander vergleichbar, die die Ausgangschromosomenzahl der Zygote $2n = 35$ aufweisen. Von dieser Zahl kann angenommen werden, daß sie primär durch Kombination der männlichen und der weiblichen Gameten entstanden ist. Sie haben also in bezug auf eine normale Verteilung der Chromatiden in der Anaphase noch keine Störung erlitten.

Als zweite Gruppe von Kernen lassen sich solche mit einer Chromosomenzahl auffassen, die von 35 abweicht, d. h. gestörte Kerne, wobei natürlich die Ursachen für die Störungen recht heterogener Natur sein können. Aus Tabelle 1 läßt sich ein Anteil von 61% gestörten Kernen und 39% ungestörten Kernen für Keimwurzeln von F_1 -Bastarden errechnen, aus Tabelle 2 75% gestörte und 25% ungestörte Kerne für Wurzelspitzen blühfähiger Pflanzen. Nicht alle Kernteilungspathologien werden sich auf die Chromosomenzahl auswirken. So

wird der Anteil gestörter Zellen wahrscheinlich noch etwas höher sein, als er sich in pathologischen Chromosomenzahlen zu erkennen gibt. Erstaunlicherweise ist er sehr hoch. Etwa $\frac{2}{3}$ der Zellen können intravariablen Chromosomenzahlen aufweisen, ohne Letalwirkung auf den Organismus.

Chromosomenzählungen in hochchromosomigen Zellen sind mit einem größeren Unsicherheitsfaktor belastet als in niedrigchromosomigen. Je mehr Chromosomen ein Kern enthält, desto seltener werden alle freiliegend angetroffen werden. Um die Zahl der auszählbaren Kerne in einem Präparat nicht allzu stark zu reduzieren, wurden auch Kerne gewertet, deren Chromosomenzahlen nur mit einer Genauigkeit von ± 2 bestimmt werden konnten. Daher sind in der Gruppe „ungestörte Chromosomenzahlen“ Kerne von 35—37 Chromosomen zusammengefaßt. Die errechneten Prozentzahlen sind also nur Annäherungswerte.

Tabelle 3 bringt Chromosomenzahlen in Wurzelspitzen der F'_2 -Pflanzen. Die Untersuchungen konnten hier über einen längeren Zeitraum ausgedehnt werden, da die Pflanzen sich nach Verklonung überwintern ließen. Sie wurden zu drei verschiedenen Terminen untersucht. April 1955: die Pflanzen hatten hier etwa das Alter, wo das 2. Laubblatt geschoben wird; Sommer 1955: in blühfähigem Alter; März 1956: überwinterte Klonteile, die gerade anfingen zum 2. Mal Ähren, zu schieben. Eine quantitative Auswertung wie bei der F_1 läßt sich für die F'_2 nicht geben, da die Chromosomenzahl der weiblichen F_1 -Gameten und damit auch die Ausgangschromosomenzahl der Zygote unbekannt war. Jedoch läßt sich nach dieser Tabelle sagen, daß die grundsätzlichen Befunde in der F'_2 dieselben sind wie für die F_1 : nämlich, daß das Wurzelspitzengewebe aus einem Mosaik von Kernen variabler Chromosomenzahlen besteht, das schon in Keimwurzeln und noch nach einem ganzen Jahr vegetativer Entwicklung festgestellt werden konnte.

Tabelle 3. Chromosomenzahlen in Wurzelspitzen; spontane F'_2

Pflanze Nr.	April 1955	Sommer 1955	März 1956
III ₁	23, 5, 21, 13	35 \pm , 50 \pm , 45 \pm , 42, 21, 48, 20, 46, 48, 6, 3	46, 37, 15, 47, 44, 45, 37, 38
I ₃	38 \pm , 48 \pm , 41 \pm , 49, 43 \pm , 7, 50 \pm	44 \pm , 46 \pm , 42, 39, 49, 59, 5, 24, 44, 44, 50	50, 10, 35, 26, 8
I ₂	32 und mehrere	55 \pm , 69, 70 \pm	
III ₂		49, 47, 20, 24, 36, 49, 39, 44, 4, 9, 22, 4, 47, 47	
II ₂		49	
II ₁		44, 52, 39, 21, 45, 50, 66, 30, 60, 60, 46, 51, 44, 47, 52, 21, 27	45, 42, 7 + 6 Bruchstücke, 46, 19

Die Feststellung aberranter Chromosomenzahlen ausschließlich an Wurzelspitzengewebe würde nur sehr eingeschränkte Rückschlüsse erlauben. Wurzelspitzengewebe scheint eine besondere Labilität in bezug auf Störungen im Kernzyklus zu haben, wie nach Routineuntersuchungen an Wurzelspitzengewebe der verschiedensten Objekte im hiesigen Institut bekannt ist. Zwar war bei der cytologischen Durcharbeitung eines Getreidesortimentes die Erfahrung gemacht worden, daß gerade Gramineen unter normalen Verhältnissen sehr konstante, artspezifische Chromosomenzahlen auch in Wurzelspitzen aufweisen. Doch wurden zur Sicherheit auch noch Wurzelspitzen der Eltern der spontanen Bastarde wie auch anderer Herkünfte von *Tr. aestivum* und *Aeg. triuncialis* auf die Chromosomenzahlen hin untersucht.

Die Zählungen an mehreren Wurzelspitzen von acht verschiedenen Pflanzen von *Aeg. triuncialis* ergaben stets 28 ± 1 Chromosomen an ebensoviel *Tr. aestivum*-Pflanzen 42 ± 2 Chromosomen, wobei die Schwankung von ± 1 bzw. ± 2 Chromosomen als Untersuchungsfehler gelten muß. Der Unterschied zum Erscheinungsbild des Bastardgewebes fiel so stark ins Auge, daß eine genauere statistische Analyse unnötigen Aufwand bedeutet hätte.

Tabelle 4. *Chromosomenzahlen in oberirdischem, somatischem Gewebe (Spelzenbasen, junge Antheren usw.); spontane F₂', Mai 1956*

Pflanze Nr.	Chromosomenzahlen
III ₁	27, 25, 45 \pm , 20, 44 \pm , 25, 11, 29 \pm , 8, 32
I ₃	1. Präparat: 11, um 42, um 42, um 34, 9, einige hochchromosomige Zellen 2. Präparat: 8, 10, um 42, nicht auszählbare hochchromosomige Zellen in großer Menge 3. Präparat: 30, 33, 17, 29, 45 \pm , 40 \pm , hochchromosomige Zellen um 60 in großer Menge 4. Präparat: 9, 34, 21, 39, 46 \pm , 29 \pm 5. Präparat: 41, 52, 9, 46 6. Präparat: 49, 48, 46, 46, 49, 42, einige niedrigchromosomige Zellen
II ₁	um 50, 53, 3, 63, 27

Tabelle 5. *Chromosomenzahlen und Paarungsverhältnisse während der Diakinese in Pollenmutterzellen der F₂', Sommer 1956*

Pfl.-Nr. I ₃ F ₂ '	Paarung Gesamtzahl	1. 5 _{II} 10	2. 10 _{II} +1 _I 21	3. 14 _{II} +15 _I 43	4. 1 _{IV} +7 _{II} +24 _I 42
	Paarung Gesamtzahl	5. 2 _{II} +18 _I	6. 12 _{II} +7 _I	7. 8 _{II} +1 _{II} inh. +1 _{IV} Transl. +7-8 _I 29-30	8. 8 _I
	Paarung Gesamtzahl	22	31		8
	Paarung Gesamtzahl	9. 12 _{II} +8 _I 32	10. 10 _{II} +10 _I 30		
Pfl.-Nr. III ₁	Paarung	1. 5 _{II} +26 _I	2. 7 _{II} +25 _I	3. 9 _{II} +3 _I + einige nicht zählbare 21+ einige	4. 6 _{II} +21 _I
	Gesamtzahl	36	39		33
	Paarung Gesamtzahl	5. 3 _I 3	6. 7 _I 7	7. 7 _{II} +29 _I 43	8. 1 _{II} +11 _I 13
	Paarung Gesamtzahl	9. 8 _{II} +21 _I 37	10. 9 _{II} +15 _I 33		

Untersuchungen an oberirdischem Gewebe sollten den Nachweis erbringen, ob das Kernmosaik ausschließlich auf Wurzelspitzen beschränkt ist oder ob die ganze Pflanze von den Störungen erfaßt ist. Tabelle 4 bringt die Chromosomenzahlen, die in oberirdischem somatischem Gewebe (Spelzenbasen, jungen Antheren usw.) von spontanen F₂'-Pflanzen gefunden wurden. Die Untersuchungen haben bestätigt — wenn auch nur stichprobenartig für einige F₂'-Pflanzen —, daß auch das oberirdische Gewebe der untersuchten Bastarde intravariablen Chromosomenzahlen aufweist, die zwischen ähnlichen Extremen (Pflanze II₁ 3—63) schwanken können, wie in den Wurzelspitzen. Abb. 3 stammt aus dem vegetativen Gewebe

einer jungen Anthere einer F'_2 -Pflanze. Sie zeigt zwei Metaphaseplatten in nur wenig gestörtem Gewebsverband. Die Chromosomen sind nicht auszählbar, worauf in diesem Falle auch verzichtet werden konnte, da der Kerngrößenunterschied von etwa 1:3 ohne weiteres ins Auge fällt. Waren die Kerngrößenunterschiede extrem, so konnten sie auch schon an Ruhekernen und in frühen Teilungsstadien erkannt werden. — In allen anderen Stadien wie Anaphase und Telophase konnten Kernmosaiks auch beobachtet werden, aber selbstverständlich können in diesen Stadien auch immer nur extreme Unterschiede

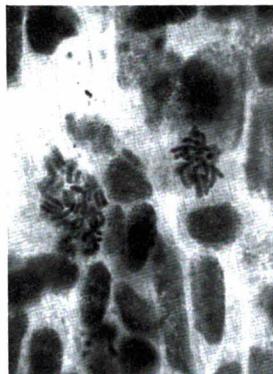


Abb. 3. Pflanze Nr. P I₃/55. F'₂. Soma-tisches Gewebe aus junger Anthere. Zwei Metaphasen, der größere Kern enthält etwa dreimal soviel Chromosomen wie der kleinere. Vorbehandelt nach Tijo, gefärbt nach ERNST. Etwa 700×

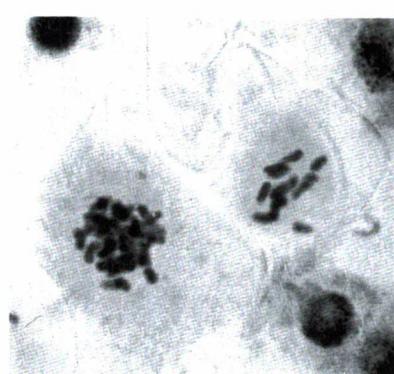


Abb. 4. Pflanze Nr. P I₃/55. F'₂. Zwei Pollenmutterzellen aus derselben Anthere, die kleinere mit 8_I + 1_{II}, die größere nicht auszählbar. 600×

erfaßt werden, während die feineren Zahlenunterschiede nur einer Analyse in der Metaphase zugänglich sind.

Die Untersuchung von Pollenmutterzellen gestaltete sich aus Materialgründen außerordentlich schwierig. So wurden genauere Chromosomenzählungen mit Berücksichtigung der Bivalentenpaarung nur an zwei F'_2 -Pflanzen vorgenommen. Beide Pflanzen zeigen auch in den Pollenmutterzellen intravariablen Chromosomenzahlen. Bei den Pollenmutterzellen der Pflanze I₃ bewegen sich diese Zahlen zwischen den extremen Werten 8 und 43, bei der Pflanze III₁ zwischen 3 und 43. Die Bivalente streuen zwischen 0 und 14 bei der Pflanze I₃ und 0 und 9 bei der Pflanze III₁, wobei selbst Zellen mit annähernd gleichen Chromosomenzahlen große Unterschiede in der Bivalentenpaarung aufweisen können. Die Zelle 1 der Pflanze I₃ weist 10 Chromosomen in 5 Bivalenten auf, die Zelle 8 8 Chromosomen, die ungepaart vorlagen. Abb. 4 zeigt zwei Pollenmutterzellen aus einer Anthere der Pflanze PI₃, die kleinere davon mit $8_I + 1_{II} = 10$ Chromosomen, die größere wegen Schrumpfung des Kerns nicht auszählbar, aber deutlich wesentlich mehr Chromosomen enthaltend als die kleinere. Für die F'_1 konnte das Kernmosaik in den Pollenmutterzellen in Übersichtsbildern auch festgestellt werden, doch waren hier genauere Zählungen wegen der noch unübersichtlicheren Paarungsverhältnisse nicht möglich.

b) Multipolare Spindeln. In den Pollenmutterzellen von *Aegilops*-Weizen-Bastarden der verschiedensten Kombinationen sind tri- bis tetraploide Spindeln schon von den ältesten

Autoren, die sich mit der Cytologie dieser Objekte befaßt haben, beobachtet worden (BALLY 1919). In mehreren folgenden Arbeiten konnte dieser Befund bestätigt und ausgebaut werden (z. B. BLEIER 1930, PERCIVAL 1930). Zwar ist er von MATSUMOTO (1933), der das Vorkommen tri- bzw. tetrapolarer Spindeln in Pollenmutterzellen mit der genomanalytischen Methode für unvereinbar hielt, angezweifelt worden. Die tetraploiden Spindeln BLEIERS möchte er als Teilungsfiguren zweikerniger Zellen, tripolare Spindeln als extrem lange, aus Raummangel in der Zelle verbogene zweipolige Spindeln gedeutet wissen. Bestimmt gibt es Konfigurationen, die nur im Sinne MATSUMOTOS gedeutet werden können. BLEIER selbst bringt in Abb. 30 eine solche „besonders lange Spindel“.

Ebenso sicher aber wurden von BALLY, BLEIER, PERCIVAL und mir selbst Konfigurationen beobachtet, die nur als drei- bzw. vierpolige Spindeln gedeutet werden können. (Hierzu eigene Abb. 13 und deren Beschreibung unter dem Abschnitt „Fragmentationen“.) Schon hier soll auf die wichtige Tatsache hingewiesen werden, daß in Pollenmutterzellen weder von BLEIER und PERCIVAL noch von mir selbst *jemals mehr als vier Pole* beobachtet werden konnten.

Größtes Interesse verdient das Vorkommen multipolarer Spindeln in *somatischem Gewebe* — sowohl in Wurzelspitzen wie in oberirdischen Pflanzenteilen — bei F_1 -Bastarden wie bei F_2 -Bastarden und die ganz spezifische Art ihrer Ausbildung. Abb. 5 zeigt eine tetrapolare Spindel aus der Wurzelspitze eines experimentellen F_1 -Bastards. Optisch untere und optisch obere Zellwandgrenzen sind zu erkennen, so daß noch ein gewisser räumlicher Eindruck vorhanden ist, der im allgemeinen in stärker gequetschten Präparaten wie in Abb. 6 verlorengeht. Neben tetra- und tripolaren Spindeln, die von Pollenmutterzellen her schon bekannt waren, können aber auch solche Kon-

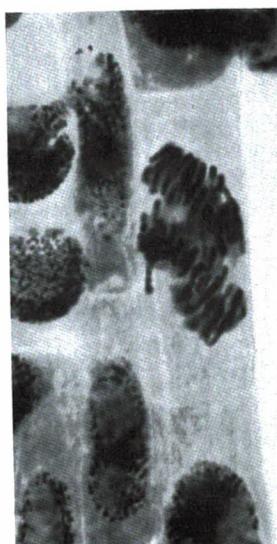


Abb. 5. Experimenteller F_1 -Bastard zwischen *Aegilops triuncialis* \times *Triticum aestivum*. Tetrapolare Spindel aus Keimwurzel. $1200 \times$

figurationen wie Abb. 7 beobachtet werden. Die Spindel — es handelt sich um eine sehr späte, daher schon stark kontrahierte Telophase — weist auch hier vier Pole auf, von denen aber drei in die gleiche Richtung ziehen und nur einer in die andere. Die Spindel ist *multiheteropolar*. Im ganzen konnten bis zu fünf Pole beobachtet werden, die in einem Falle 4:1, in einem anderen 2:3 gegenüberlagen.

Multipolarität gibt sich nicht nur in der Anaphase zu erkennen, wo sie an der Spindel direkt beobachtet werden kann, sondern müßte sich auch auf alle folgenden Stadien auswirken, in denen die Spindel aufgelöst ist. So begegnet man solchen Telophasekonfigurationen, wie in Abb. 8 dargestellt. Diese Abbildung zeigt einen Telophasekern, von dem nur ein Pol scharf abgebildet ist, der zweite liegt unter der Bildebene und erscheint deshalb unscharf. Am scharf abgebildeten Pol sind die Chromosomen in zwei Gruppen geteilt, eine größere und eine kleinere. Die größere Gruppe ist fast genau in Polansicht zu sehen und zeigt die Chromosomen im Kreis angeordnet. Die Zentromere deuten auf den

Mittelpunkt dieses Kreises, den einen Spindelpol. Die kleinere Gruppe ist einem eigenen Pol gefolgt, wenn sie auch die typische Anordnung der Chromosomen im Kreis um den Pol wie in der größeren Gruppe des Präparates nicht erkennen läßt, da sie nicht genau in Polansicht getroffen ist. Der einer solchen Telophase folgende Ruhekern müßte in seiner Form die Herkunft von einer zweipoligen Telophase noch erkennen lassen. Tatsächlich können langgestreckte Ruhekerne

mit einer hantelförmigen Einschnürung auch gefunden werden. Jedoch sind solche Ruhekerne auch nach anderen Zyklusstörungen, z. B. Endomitosen im weiteren Sinne, Pseudoamitosen usw. zu erwarten.

Es ist bekannt, daß die Chromosomen die ihnen in der Telophase zugeordnete Lage im darauffolgenden Zyklus bis in die frühe Metaphase hinein beibehalten und daher zu erwarten, daß die Folgestadien eines durch eine multipolare Spindel geteilten Kerns die Herkunft von zwei



Abb. 6. Pflanze Nr. P III₁/55. F₂-Bastard. Te-trapolare Spindel aus Wurzelspitze. 720 ×

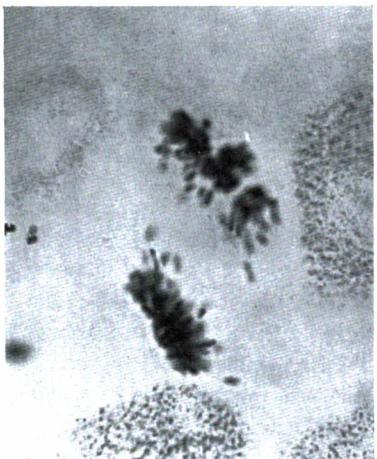


Abb. 7. Pflanze Nr. 55/3481/5. F₁-Bastard. Multi-heteropolare Spindel aus dem Soma einer jungen Anthere. 1200 ×

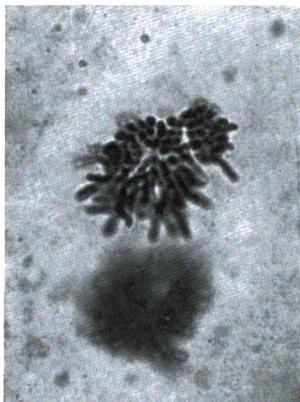


Abb. 8. Pflanze Nr. P II₁/55. F₂-Bastard. Wurzelspitze. Telophase. Der im Photo scharf abgebildete Tochterkern ist an zwei gleichsinnig gerichteten Polen entstanden. 1200 ×.
Siehe Text

oder mehreren Polen erkennen lassen. Die Zelle in Abb. 9 zeigt zwei Prophasekerne. Der obere — langgestreckte — in Polansicht getroffene, hat zwei Kreise von Chromosomen, die an ihrem Zentromer abgewinkelt sind und mit diesem auf den Mittelpunkt des Kreises weisen, der untere Kern annähernd rund, nur einen solchen Kreis. Wenn wir die Annahme machen, daß hier die Zellwandbildung ausgefallen ist, und diese Annahme ist berechtigt, da auch sonst häufig beobachtet wird, daß die Zellwandeinziehung zwischen zwei Tochterkernen unterbleiben kann, so erklären sich die zwei Kerne dieser Zelle zwangslässig als Tochterkerne eines durch eine tripolare Spindel geteilten Mutterkerns.

In der Metaphase konnten ebenfalls in Gruppen zerfallene Kerne beobachtet werden, doch ist hier Herkunft und Ursache solcher Kerne nicht so einfach durchschaubar. Es läßt sich häufig nicht entscheiden, ob die Gruppen aus *einem* Kern hervorgegangen sind oder ob sie aus *mehreren* (Mikro-)Kernen stammen.

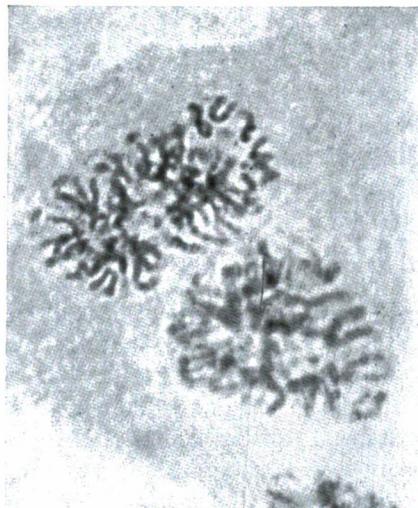


Abb. 9. Pflanze Nr. P III₃/55. F₂. Zweikernige Zelle in der Prophase. Der obere Kern besteht aus zwei Gruppen. Die Konfiguration geht zurück auf eine Kernteilung durch eine dreipolige Spindel, bei der die Zellwandeinziehung zwischen den Tochterkernen ausgefallen ist.

Etwa 1000 \times . Siehe Text

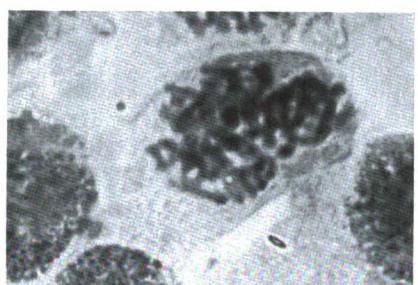


Abb. 10. Pflanze Nr. 55/3481/5. F₁. Soma aus junger Anthere. In drei Gruppen zerfallene Metaphase. 1200 \times . Siehe Text

Dagegen läßt sich die beobachtete metaphasische Gruppenbildung nicht in Vorgänge einordnen, die HUSKINS und seine Schüler unter dem Begriff der „somatischen Reduktion“ beschreiben¹.

c) Fragmentationen und Chromosomenumbauten. Sowohl in der F₁ als auch in der F₂ konnten häufig meiotische Paarungskonfigurationen beobachtet werden, die den Rückschluß auf komplizierte mehrfache Fragmentationen und Chromosomenumbauten in prämeiotischen Mitosen erlaubten. Als ein willkürlich herausgegriffenes Beispiel sei die in Abb. 11 dargestellte Zelle diskutiert. Es ist die

Im erstenen Falle möchte ich — wenigstens bei den von mir untersuchten Objekten — annehmen, daß sie als unmittelbare Folge — zeitlich und kausal — einer multipolaren Spindel zu deuten sind, während im zweiten auch andere Ursachen (Verklebungen,

Fragmentationen, liegengebliebene Chromosomen des voraufgegangenen Zyklus, die eigene Kerne gebildet haben) für die metaphasische Gruppenbildung eine Rolle spielen können. Abb. 10 bringt eine somatische Metaphase aus einer jungen Anthere eines F₁-Bastards. Es sind drei Metaphaseplatten gebildet statt einer, die sich alle drei in Äquatoransicht darbieten. Die Chromosomen hängen infolge ihrer Länge mit den Enden aus den Äquatorplatten heraus. Die Zelle ist nur wenig gequetscht, um die ursprüngliche Lage der Chromosomen nicht zu verändern. Der allgemeine Eindruck dieser Zelle (bis auf die Gruppenbildung wenig gestört) geht dahin, daß diese Metaphasegruppen die unmittelbare Folge einer mehrpoligen Spindel sind, bei der drei Pole in die gleiche Richtung zogen.

Doch sind häufig auch Bilder beobachtet worden, die den Schluß erlaubten, daß die Metaphasegruppen aus mehreren verschiedenen Kernen hervorgingen.

¹ J. Hered. 40, 3; 41, 13; 42, 183.

Diakinese des F'_2 -Bastardes Nr. P I₃, derselben Pflanze, von der auch Abb. 4 stammt. Eine Auszählung der Chromosomen ergibt 7—8 Univalente, 8 Bivalente, von denen angenommen werden kann, daß sie nicht fragmentiert und normal homolog gepaart sind, ein Bivalent, von dem ein Chromosom deutlich kürzer ist als das andere, also einen Stückverlust erlitten haben muß, und einen Vierer-translokations-Kreuzpaarungsverband, dessen Paarung aus unbekannten, vielleicht rein mechanischen Gründen nicht vollkommen geschlossen ist.

In somatischen Zellen

lassen sich Chromosomenbrüche und Umbauten nur dann eindeutig erkennen, wenn azentrische Chromosomenstücke beobachtet werden, die in der Anaphase nicht mittransporiert werden, oder wenn eine morphologische Veränderung der in nichtfragmentiertem Zustand morphologisch gut bekannten Chromosomen festgestellt werden kann. Für die Eltern der untersuchten Bastarde ist eine derartig genaue Kenntnis der Chromosomenmorphologie noch nicht erarbeitet worden. Nur soviel ist bekannt, daß beide Eltern — sowohl *Aegilops triuncialis* wie auch *Triticum aestivum* — Chromosomen von beacht-

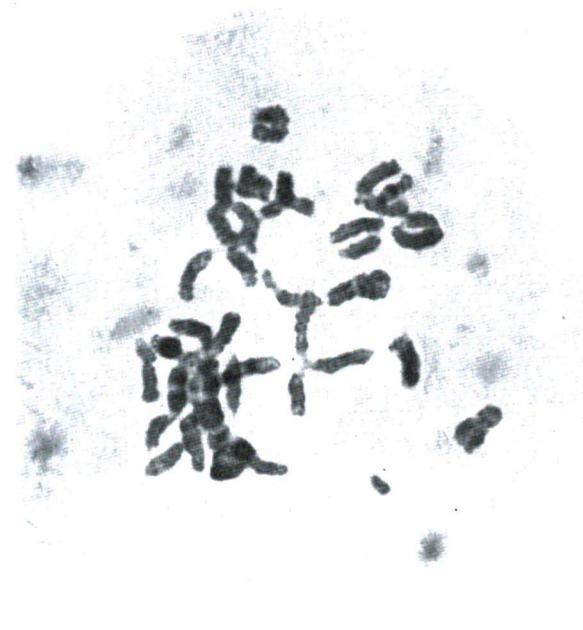


Abb. 11. Pflanze Nr. P I₃/55. F'_2 . Pollenmutterzelle. Diakinese, 8_{II} + 1_{II} inhomolog + 1_{IV} Translokationspaarungsverband + 7—8_I = 29—30 Chromosomen. 1200 \times

licher Länge aufweisen. Trifft man Metaphaseplatten, wo auffallend viele punktförmige Chromosomeneinheiten zu sehen sind, und solche Bilder sind häufig zu beobachten, kann wohl mit Sicherheit angenommen werden, daß diese durch Fragmentationen entstanden sind.

Als mögliche Ursachen für das Auftreten von Brüchen in somatischen Zellen nennt MARQUARDT (1950) Verklebungen von Chromosomenoberflächen oder Chromatiden und „lokale Achromasien“. Beide Erscheinungen können beobachtet werden. Abb. 12 zeigt eine somatische Metaphase eines F_1 -Bastards, in der fast jedes einzelne Chromosom ungefärbte mit DNS unterbeladene „Querbanden“ zeigt, Lockerstellen, die im Verlauf des weiteren Kernzyklus zum mehr oder minder „totalen Zusammenbruch“ des Chromosomengefüges führen können. Solche Konfigurationen werden nur in somatischem Gewebe beobachtet. Verklebungen dagegen fielen nur in Pollenmutterzellen auf. Möglicherweise sind sie in somatischem Gewebe aber nur der Beobachtung entgangen. Abb. 13 bringt eine solche Pollenmutterzelle mit Verklebungen von Chromosomen eines F_1 -Bastards.

Dieses Bild zu kommentieren ist außerordentlich schwierig, weil es so gut wie jede Analogie zu normalen Konfigurationen vermissen läßt. Eine Plasmaausstrukturierung in Winkelform läßt das Vorhandensein von zwei Spindeln mit drei Polen vermuten, von denen ein Pol den beiden Spindeln gemeinsam ist. Die Spindeln stehen im rechten Winkel zueinander. In jeder Spindel liegen je zwei, im ganzen vier, nicht ausdifferenzierte Chromatinklumpen; sie müssen als miteinander verklebte Chromosomen aufgefaßt werden. Durch die in der Abbildung vertikal stehende Spindel zieht sich eine extrem gezerrte Chromosomenbrücke: das eine (obere) Ende des Chromosoms klebt an einem dieser Chromatin-



Abb. 12

Abb. 12. Pflanze Nr. 55/3481/5. F₁. Wurzelspitze. Chromosomen mit lokalen Achromasien. 1200 ×

Abb. 13. Pflanze Nr. 55/3481/5. F₁. Pollenmutterzelle. Tripolar. Weitere Einzelheiten im Text

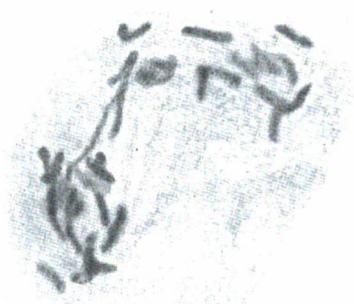


Abb. 13

klumpen, das andere Ende ist — vielleicht durch ein eigenes Kinetochor, vielleicht aber auch mit einem zweiten Klumpen verklebt — mit diesem auf den unteren Pol zu gezerrt worden. Wenig später hätte hier ein Bruch stattgefunden. In derselben — vertikalen — Spindel liegt eine zweite Brücke kreuzweise über der eben geschilderten. Das gezerrte Chromosom ist an seinem unteren Ende bereits aus der Verklebung gelöst oder gerissen. In der zweiten — horizontalen — Spindel liegt am rechten Pol ein weiterer solcher Klumpen miteinander verklebter Chromosomen. Zweifellos weist diese Zelle außer diesen Verklebungen und der Tripolarität noch weitere Störungen auf wie z. B. nicht angeheftete Chromosomen. Doch ist das pathologische Erscheinungsbild bereits so komplex, daß eine Analyse im einzelnen nicht mehr möglich sein dürfte.

E. Diskussion

Für das Studium von Pathologien im Kernzyklus sowohl der Mitose als auch der Meiose gibt es wesentlich günstigere Objekte als die pentaploiden Aegilops-Weizen-Bastarde, die infolge der hohen Chromosomenzahl, ihrer in beiden Eltern sehr langen Chromosomen und infolge fehlender Kenntnis der Chromosomenmorphologie jede Feinanalyse erschweren. Die Wahl des Objektes rechtfertigt sich allein durch die Bedeutung, die diese und ähnliche Bastarde bisher schon für die verschiedensten Zweige botanischer Forschung — Cytologie und Cytogenetik, Phylogenie, Systematik, Pflanzenzüchtung und ähnliche — gehabt haben.

Bereits auf BALLY (1919) geht die Vorstellung zurück, daß väterliche und mütterliche Kernkomponenten ihre Individualität in Bastardkernen bewahrt haben und daß im Laufe der Meiosis Kerne zustande kommen können und auch in besondere Zellen verlagert werden können, die ausschließlich Chromatin des einen Elter enthalten (S. 204). BLEIER (1930) beobachtete in Pollenmutterzellen tri- und tetrapolare Spindeln (und zwar nie mehr als vier Pole), in anderen Fällen eine zeitliche Aussortierung der Chromosomen gleicher Kerne in zwei Portionen gegeneinander, von mir selbst wiederbeobachtet und in der Abb. 14 abgebildet. Da er glaubte, daß Doppelspindeln und zeitlich gegeneinander aussortierte Gruppen väterliche und mütterliche Genome reinlich voneinander trennen, begründete er mit diesen Beobachtungen seine *Kryptogonomerietheorie*, die besagt, „daß Genoplast und Paragenoplast (ein von ihm eingeführter, aber in der cytologischen Literatur nicht heimisch gewordener terminus technicus für den achromatischen Spindelapparat) ihre Individualität behalten haben und sich bei der Reduktionsteilung infolge Disharmonie voneinander trennen“ (S. 137).

Am intensivsten sind cytologische Untersuchungen an Bastarden zwischen *Aegilops* aller Arten und Weizen aller Arten wohl von der genomanalytischen japanischen Schule unter der Leitung von KIHARA durchgeführt worden mit der Absicht, die Verwandtschaftsbeziehungen im *Triticum-Aegilops*-Kreise aufzuklären. Die genomanalytische Methode hat schon bald nach ihrem Bekanntwerden eine heftige Diskussion hervorgerufen, die bis in die jüngsten Arbeiten fortduert (BLEIER 1930, VON BERG 1932, LEVAN 1942, LOVE 1941, GAUL 1954). Inhomologe Paarung, Autosyndese, eine zu große Streuung in der Zahl der Bivalente innerhalb eines Bastards, sowie in jüngster Zeit auch genetisch bedingte Desynapsen und Asynapsen begründeten die Kritik. SEARS (1948) kommt deshalb zu dem Schluß, daß die genomanalytische Methode in vielen Fällen zwar die wahren Verhältnisse erfaßt und geeignet ist, erste Unterlagen für weitere Studien zu liefern, daß sie aber für andere Fälle eine zu große Vereinfachung bedeutet, um noch anwendbar zu sein.

Die vorliegenden Untersuchungen ergaben nun als neues und überraschendes Ergebnis, daß sowohl die F_1 als auch die F'_2 der *Aegilops triuncialis* \times *Triticum aestivum*-Bastarde in Wurzelspitzen wie in oberirdischem, somatischem Gewebe vom Keimlingsalter an bis zur fruchtenden Pflanze sowie in Pollenmutterzellen ein Mosaik von Kernen der verschiedensten Chromosomenzahlen aufweist. Die älteren cytologischen Arbeiten waren noch in der Vorstellung von BLEIER (1930, S. 125) befangen, daß in somatischen Kernteilungen von Bastarden keine Störungen zu erwarten seien, da sich ja hier die Chromosomen längsspalten und weder Homologie noch Euploidie die Voraussetzung für einen ungestörten Ablauf der Mitose bilden. In der cytologischen Literatur der letzten Jahre dagegen erscheinen häufig Berichte über Kernmosaik an den verschiedensten Objekten und unter den verschiedensten Voraussetzungen. Eine Zusammenstellung und Besprechung der wichtigsten Literatur befindet sich bei PFITZER (1957). Zu ergänzen bliebe nur die Arbeit von BRABEC (1949). Er untersuchte an den Burdonen *Solanum nigrum*-*lycopersicum* Ausstriche von Antheren und Fruchtknoten und fand auch intraindividuelle variable Chromosomenzahlen in diesen. Die gefundenen Chromosomenzahlen ließen keinen gesetzmäßigen Zusammenhang etwa im Sinne eines Maximums für eine oder mehrere Zahlen erkennen. Es scheint mir in diesem Falle eine weitgehende Parallele zu den Befunden an



Abb. 14. Pflanze Nr. P II₂/55. F'_2 . Dyade. Telophase II. In der Mitte der Zelle je eine Gruppe verzögter Chromosomen in der Metaphase II-Lage. 600 \times

den untersuchten *Aegilops triuncialis* \times *Triticum aestivum*-Bastarden vorzuliegen, wo eine nicht gesetzmäßige Variabilität der Chromosomenzahlen in den untersuchten Gewebsteilen festgestellt wurde.

Bezüglich der *Ursachen*, die zu intravariablen Chromosomenzahlen führen können, bestehen bisher nur Vermutungen. Einige Autoren begnügen sich mit dem Befund und diskutieren die Ursachen nicht (LOVE 1938, THERMAN und TIMONEN 1951, BRABEC 1949, 1954). Andere Autoren finden Kernmosaik gekoppelt mit multipolaren Spindeln (VAARAMA 1949) oder glauben genkontrollierte Spindelstörungen annehmen zu können (SACHS 1952). In beiden Fällen werden die Spindelstörungen als unmittelbare Ursache für die Fehlverteilungen angesehen. Es ist auffällig, daß bei den eigenen Untersuchungen das Kernmosaik auch zusammen mit multipolaren Spindeln gefunden wurde und es läge nahe, diese beiden Erscheinungen ebenfalls kausal miteinander in Beziehung zu setzen. Jedoch erheben sich hier Bedenken. Multipolare Spindeln können nur dann zu intravariablen Chromosomenzahlen führen, wenn die an gleichsinnig gerichteten Polen befindlichen Chromosomenportionen nicht nur eigene Kerne mit abgeschlossener Kernmembran, sondern möglichst auch noch eine Zellwand dazwischen ausbilden. Nun sind zwar häufig doppelwertige Ruhe- und Prophasekerne beobachtet worden, von denen mit Sicherheit behauptet werden konnte, daß sie von zwei *gleichsinnig* gerichteten Polen gebildet werden (der obere Kern in Abb. 9). Es konnten auch Zellen mit zwei Kernen beobachtet werden, von denen ebenfalls mit Sicherheit gesagt werden konnte, daß die beiden Kerne von *gegenüberliegenden* Polen stammten und durch Ausfall der Zellwandbildung in das gleiche Zellumen zu liegen kamen. Der Fall ist jedoch nicht beobachtet worden, daß Chromosomenportionen an zwei *gleichsinnig* gerichteten Polen eigene Kerne ausbilden. Immerhin wäre er denkbar. Bestimmt wird er dann aber nicht mit einer Häufigkeit eintreten, die ausreichen würde, um *allein* das häufige Vorkommen intravariabler Chromosomenzahlen zu erklären. Gänzlich unvereinbar mit der Vorstellung von der Bildung des Phragmoplasten in der Äquatorplatte erscheint es mir, daß Kerne, die an zwei *gleichsinnig* gerichteten Polen entstehen, durch eine Zellwand voneinander getrennt werden könnten. So ist es im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß multipolare Spindeln intraindividuelle Chromosomenzahlen bewirken können, wenn auch beide Erscheinungen manchmal am gleichen Objekt beobachtet werden.

Von größtem Effekt für die Bildung intravariabler Chromosomenzahlen müßten dagegen *Verklumpungen* von Chromosomen sein, wie sie in der Meiose wohl, dagegen nicht in mitotischen Stadien gefunden wurden. Solche Verklebungen werden sich nicht nur auf die Chromosomenzahlen, sondern auch auf die Chromosomenkombinationen auswirken. Kerne mit gleicher (pathologischer) Chromosomenzahl brauchen und werden in den meisten Fällen nicht identisch sein.

C-Mitosen sind nicht beobachtet worden und können auch nicht allzu häufig vorgekommen sein, weil dann viel häufiger Kerne in euploiden Zahlenverhältnissen hätten beobachtet werden müssen. Dagegen ist es durchaus wahrscheinlich, daß außer Verklebungen von Chromosomen, non-disjunction von Chromatiden sowie Elimination einzelner Chromosomen infolge versäumter Anheftung die normale Verteilung der Chromatiden auf die Tochterkerne gestört haben.

Der Weg vom Auffinden *multipolarer Spindeln* und der Beschreibung ihrer mannigfachen Erscheinungsformen bis zur Aufklärung der Ursachen ist weit und kann heute — 27 Jahre nachdem BLEIER die Kryptogonomerietheorie zu ihrer Erklärung aufgestellt hatte — immer noch nicht mit voller Sicherheit beschritten werden.

In tierischen und menschlichen Zellen werden multipolare Spindeln heute allgemein auf mangelhafte Synchronisation von Chromosomen- und „Spindelzyklus“ zurückgeführt (THERMAN und TIMONEN 1950). Bei höheren Pflanzen, wo über die Induktion der Spindel wesentlich weniger bekannt ist als bei tierischen Zellen, können ähnliche Vorgänge nur mit Vorbehalt angenommen werden. Immerhin würde die Hypothese mangelhafter Synchronisation von Chromosomen- und „Spindelzyklus“ als Ursache der multipolaren Spindeln die Deutung weiterer Eigenheiten ihrer Erscheinungsformen in den Bastarden erleichtern.

1. Multipolare Spindeln in *Pollenmutterzellen* erscheinen drei- oder vierpolig. Spindeln mit mehr als vier Polen sind bisher noch nicht beobachtet worden. Dreipolige Spindeln können in typischen Fällen, wenn sie in günstiger Ebene abgebildet sind, einen rechten Winkel miteinander bilden (Abb. 13). Pollenmutterzellen haben eben nach zwei Teilungen, die rasch aufeinanderfolgen, ihre Entwicklung zunächst abgeschlossen. Eine dritte Teilung, die postmeiotische Mitose, ist durch eine Pause von den ersten beiden getrennt. Daher die Tatsache, daß diese dritte Spindelgeneration in multipolaren Spindeln nicht mehr erscheint.

2. Die Spindeln der ersten und der zweiten Reifeteilung pflegen in normalen Meiosen im rechten Winkel zueinander zu liegen. Der optische Eindruck der Zelle in Abb. 13, wo beide Spindeln im rechten Winkel zueinander liegen, geht ganz dahin, als ob die eine Spindel noch die Reduktionsspindel sein könnte, während die andere bereits eine der beiden Äquationsspindeln darstellt.

3. In somatischen Zellen dagegen können auch mehr als vier Pole in einer Zelle beobachtet werden bzw. mehr als zwei gleichsinnige (Abb. 7). Eine somatische Zelle hat eben die Potenz zu mehr als zwei aufeinanderfolgenden Teilungen.

Ein Überblick über die in den untersuchten Objekten vorgefundenen Zellteilungsanomalien wie „lokale Achromasien“ (MARQUARDT 1950), Verklumpungen von Chromosomen und als deren Folge intravariablen Chromosomenzahlen und Brüche und Umbauten sowie multipolare Spindeln ergeben das zytologische Bild von stark stoffwechselgeschädigten Pflanzen wie es sich in den Untersuchungen von OEHLKERS und seinen Schülern, besonders WOLL (1953) und GLÄSS (1955, 1956), nach Einwirkung von Nukleinsäure und -derivaten sowie zellfremden Stoffwechselgiften darbot. Der Unterschied liegt lediglich darin, daß die in diesen Untersuchungen beobachteten Pathologien exogen induziert waren, während für die untersuchten Bastarde angenommen werden muß, daß die Stoffwechselbeschäden endogenen Ursprungs sind und ihre Ursachen wahrscheinlich in der genetischen Konstitution der Bastardzygote haben.

Die genomanalytische Methode wird den Verhältnissen in den untersuchten Bastarden nicht gerecht. Die Schwankung in der Anzahl der Bivalente erklärt sich nicht nur aus den bisher bekannten Gründen, sondern kann die Ursache auch in intravariablen Chromosomenzahlen haben sowie in der Tatsache, daß

in der F_1 durch prämeiotische Störungen *gleicherterliche* homologe Chromosomen in dieselbe Zelle geraten können. Es liegt hier offensichtlich eines jener Objekte vor, für die die Methode der Genomanalyse eine zu große Vereinfachung bedeutet (SEARS 1948).

Daß die Pathologien der Kernteilungen der untersuchten Bastarde mit dem verschwommenen Ausdruck von einer „Dualität der Bastardkerne“ belegt werden können, ist zweifellos richtig. Nur äußerst sich diese Dualität nicht in einer quantitativ genauen Aussortierung von väterlichem und mütterlichem Genom wie es BLEIER vorschwebte, sondern allein in Kernpathologien, die vermutlich ihre Ursache in stoffwechselphysiologischer Disharmonie der Bastardzygote haben.

Eine Ausweitung der an dem *Aegilops triuncialis* \times *Triticum aestivum* gemachten Befunde ist daher weder auf andere *Aegilops*-Weizenbastarde noch auf Gattungsbastarde ganz allgemein erlaubt. Es muß aber mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß sie auftreten *können* und daß infolgedessen die Bastardzytologie ein viel individuelleres Arbeiten erfordert als es bisher im allgemeinen der Fall war.

Zusammenfassung

1. Es wurden spontane und experimentelle *Aegilops triuncialis* \times *Triticum aestivum*- F_1 -Bastarde und eine spontane F_2' cytologisch untersucht.
2. Sämtliche untersuchten Bastarde wiesen in Wurzelspitzen, in oberirdischem, somatischem Gewebe, sowie in Pollenmutterzellen intravariablen Chromosomenzahlen auf.
3. Diesem Kernmosaik entsprach in der F_2' ein phänotypisches Merkmalsmosaik zwischen *Aegilops*- und Weizenmerkmalen, in der F_1 jedoch nicht. Diese war phänotypisch einheitlich und entsprach der Beschreibung von OEHLER (1933, S. 125).
4. An sonstigen Kernteilungspathologien wurden beobachtet: in somatischem Gewebe lokale Achromasien, Fragmentationen, multipolare Spindeln, zwei- bis mehrkernige Zellen, Brückebildungen und die sekundären Folgeerscheinungen dieser Pathologien, in Pollenmutterzellen Fragmentationen und Umbauten, tri- bis tetrapolare Spindeln, Verklebungen von Chromosomen.
5. In Pollenmutterzellen haben mehrpolige Spindeln drei oder vier (nicht mehr) Pole. In somatischem Gewebe können mehrpolige Spindeln auch mehr als vier Pole haben bzw. mehr als zwei Pole, die in die gleiche Richtung ziehen.
6. In Analogie zu den Verhältnissen in tierischen und menschlichen Zellen kann angenommen werden, daß die multipolaren Spindeln der untersuchten Bastarde durch Störung der Synchronisation von Chromosomenzyklus und „Spindelzyklus“ entstanden sind.
7. Die Tochterkerne eines durch eine multipolare Spindel geteilten Mutterkerns lassen ihre Herkunft von mehreren Polen in Telophase, Prophase und in einigen Fällen auch in der frühen Metaphase noch erkennen. Telophase, Prophase und frühe Metaphase zeigen dann zwei (oder mehrere) Kreise von Chromosomen, die am Zentromer abgewinkelt sind und mit diesem auf den Pol weisen, auf den zu sie bewegt worden sind. Doch werden in der Metaphase auch Gruppen beobachtet, die ihren Ursprung in mehreren Kernen gehabt haben müssen.

8. Pollenmutterzellen weisen in der F_1 und in der F'_2 eine große Streuung in der Bivalentenzahl auf. Die Ursache hierfür wird in erster Linie in den intra-variablen Chromosomenzahlen und den von Zelle zu Zelle wechselnden Chromosomenelementen zu suchen sein.

9. Die *Aegilops triuncialis* \times *Triticum aestivum*-Bastarde machen in ihrem cytologischen Verhalten den Eindruck von stark stoffwechselphysiologisch geschädigten Pflanzen. Die Ursachen für die Stoffwechselschäden sind endogener Natur, d. h. wahrscheinlich in der genetischen Konstitution der Bastardzygoten zu suchen.

10. Die Kryptogenomerictheorie BLEIERS trifft auf die Verhältnisse in den untersuchten Bastarden nicht zu. In mehrpoligen Kernen sind die Chromosomen willkürlich und zufällig auf die Spindeln verteilt und *nicht* nach väterlichen und mütterlichen Genomen aussortiert. In somatischem Gewebe treten auch mehr als zwei Spindeln auf.

11. Die genomanalytische Methode KIHARAS ist auf die untersuchten Bastarde auch nicht annäherungsweise anwendbar. Ein großer Prozentsatz der untersuchten Pollenmutterzellen enthält gar nicht die vollständigen väterlichen und mütterlichen Genome. Die Streuung in der Anzahl von Bivalenten wird dadurch, wie vermutlich auch aus anderen Gründen so hoch, daß sich daraus keinerlei Rückschlüsse auf gemeinsame Genome oder das Fehlen gemeinsamer Genome ziehen lassen.

Literatur

- BALLY, W.: Die Godronschen Bastarde zwischen *Aegilops*- und *Triticum*-arten. Vererbung und Zytologie. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **20**, 177—240 (1919). — BERG, H. v.: Autosyndese in *Aegilops triuncialis* L. \times *Secale cereale* L. Z. Züchtung **17**, 55—69 (1932). — BLEIER, H.: Untersuchungen über das Verhalten der verschiedenen Kernkomponenten bei der Reduktionsteilung von Bastarden (Kryptogenomerictheorie). Cellule **40**, 85—144 (1930). — BRABEC, F.: Zytologische Untersuchungen an den Burdonen *Solanum nigrum*-*lycopersicum*. Planta (Berl.) **37**, 57—95 (1949). — Untersuchungen über die Natur der Winklerschen Burdonen auf Grund neuen experimentellen Materials. Planta (Berl.) **44**, 562—606 (1954). — GAUL, H.: Asynapsis und ihre Bedeutung für die Genomanalyse. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **86**, 69—100 (1954). — GLÄSS, E.: Untersuchungen über die Einwirkung von Schwermetallsalzen auf die Wurzel spitzenmitose von *Vicia faba*. Z. Bot. **43**, 359—403 (1955); **44**, 1—58 (1956). — KIHARA, H.: Considerations on the evolution and distribution of *aegilops* species based on the analyser-method. Cytologia **19**, 336—357 (1954). — KUCKUCK, H.: Report to the Government of Iran on the distribution and variation of cereals in Iran. Food and Agricultural Organization of the United Nations. Rome — August 1957. Report No 517. — LILienFIELD, F. A., and H. KIHARA: Genome-analysis in *Triticum* and *Aegilops*. X. Concluding Review. Cytologia **16**, 101—123 (1951). — MARQUARDT, H.: Neuere Auffassungen über einige Probleme der Pathologie der Zellteilungen. Naturwiss. **37**, I 416—424, II 433—438 (1950). — MATSUMOTO, K.: Zur Kritik der Kryptogenomerictheorie von BLEIER. Mem. Coll. Agr. Kyoto **25**, 1—10 (1933). — OEHLER, E.: Untersuchungen über Ansatzverhältnisse, Morphologie und Fertilität bei *Aegilops*-Weizenbastarden. I. Teil. Die F_1 -Generation. Z. indukt. Abstamm- u. Vererb.-Lehre **64**, 95—153 (1933). II. Teil. Die F'_2 - u. F'_3 -Generation. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **66**, 49—92 (1933). — OEHLKERS, FR., u. G. LINNERT: Neue Versuche über die Wirkungsweise von Chemikalien bei der Auslösung von Chromosomenmutationen. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **83**, 136—156 (1949). — Weitere Untersuchungen über die Wirkungsweise von Chemikalien bei der Auslösung von Chromosomenmutationen. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **83**, 429—438 (1951). — PERCIVAL, J.: Cytological studies of some hybrids of *aegilops* spec. \times wheats and of some hybrids between different species of *aegilops*. J. Genet. **22**, 201—278

(1930). — PFITZER, P.: Konstanz und Variabilität der Chromosomenzahl bei einigen Anthurien unter besonderer Berücksichtigung der B-Chromosomen. *Chromosoma (Berl.)* 8, 545—572 (1957). — POHLENDT, G.: Cytologische Untersuchungen an Mutanten von *Antirrhinum majus* L. I. Deletionen im uni-Chromosom. *Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* 80, 281—288 (1942). — SEARS, E. R.: The cytology and genetics of the wheats and their relatives. *Advanc. Genet.* 2, 239—270 (1948). — THERMAN, E., u. S. TIMONEN: Multipolar spindles in human cancer cells. *Hereditas (Lund)* 36, 393—405 (1950). — WOLL, E.: Einwirkung von Nukleinsäuren und ihren Baustoffen auf die Wurzelspitzenmitose. *Chromosoma (Berl.)* 5, 391—427 (1953).

Dr. GISELA POHLENDT, Institut für Gärtnerische Pflanzenzüchtung
der Technischen Hochschule Hannover