

*Aus dem Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung
der Universität Göttingen*

Desynapsis als Fehlerquelle bei der Aufstellung von Monosomen-Sortimenten des Weizens¹⁾

Von

G. RÖBBELEN

Mit 6 Abbildungen

Alle genetischen Untersuchungen und Züchtungsverfahren beim Weizen, *Triticum aestivum* ($2n = 42$), bei denen Aneuploidie Verwendung finden, gründen sich auf die einzigartigen Arbeiten von SEARS, der die erste vollständige Serie der 21 verschiedenen Monosomen in der Sorte 'Chinese Spring' entwickelte und erstmalig Monosome zu genetischen Analysen heranzog (SEARS 1953, 1954, SEARS und RODENHISER 1948, vgl. FISCHBECK 1963). Auch wies er darauf hin, daß von diesem Monosomensortiment ausgehend durch einfache Rückkreuzungen mit einer anderen Sorte als recurrentem Elter neue Monosomenreihen in jeder Sorte hergestellt werden können, in der sie benötigt werden (SEARS 1953, UNRAU 1950). Werden andererseits in solchen Rückkreuzungsfolgen mit einer Sorte (als Spender) die Monosomen als Rückkreuzungselter (Empfänger) verwendet, so ergibt sich die Möglichkeit, einzelne Chromosomenpaare der Spendersorte unverändert gegen die entsprechenden Chromosomen der Empfängervarietät auszutauschen. Auf diesem Wege entstanden vollständige Reihen der 21 Substitutionslinien, in denen je ein Chromosomenpaar von 'Chinese Spring' durch das entsprechende einer anderen Sorte, z. B. 'Thatcher' (SEARS, LOEGERING und RODENHISER 1957), ersetzt ist. Der Nachweis von KUSPIRA und UNRAU (1957), daß eine Substitution mit bestimmten Chromosomen von 'Thatcher' oder anderen Sorten den Kornertrag von 'Chinese' beträchtlich steigert, lenkte die Aufmerksamkeit der Züchtungsforscher auf die praktische Bedeutung dieser Chromosomensubstitutionen zwischen verschiedenen Weizenvarietäten (RILEY und LAW 1966).

Es stellte sich aber bald heraus, daß die Bedeutung solcher Substitutionen für die Pflanzenzüchtung erst dann voll gewertet werden kann, wenn die verwendeten Spender- und Empfängersorten für das Anbaugebiet, in dem die

¹⁾ Für Unterstützung der Arbeit durch eine Sachbeihilfe sei der Deutschen Forschungsgemeinschaft gedankt.

Fräulein DOROTHEA BÜRGER danke ich für ihre gewissenhafte Mitarbeit bei der Durchführung der Untersuchungen.

Substitutionslinien geprüft werden sollen, gut adaptierte Zuchtsorten darstellen. Deshalb begannen wir im Jahre 1963 als Voraussetzung für derartige Untersuchungen, ein Monosomensortiment in der deutschen Sommerweizensorte 'Wachtel' (HEINE-PERAGIS) aufzustellen. Im Verlauf dieser Arbeiten kamen in Nachkommenschaften von monosomen Pflanzen außer den erwarteten Di-, Mono- und Nullisomen wiederholt Individuen vor, die telocentrische oder Isochromosomen besaßen oder die Multivalentbildungen erkennen ließen. Überdies trat in einer Nachkommenschaft, die aus einer für das Chromosom 5 A monosomen Pflanze hervorging, eine Monosome auf, die nicht die charakteristische Langstrohigkeit, Spätreife und speltoide Ährenform der 5 A-Monosomen aufwies. Hingegen wurde eine solche Monosome mit den typischen Kennzeichen einer 5 A-Defizienz nach Rückkreuzungen mit der Monosomen 3 B aufgefunden. Daraus ergab sich, daß monosome Nachkommen zuweilen nicht in dem gleichen Chromosom wie der monosome Elter defizient sind — eine Erscheinung, die PERSON (1956) als „Univalent-shift“ bezeichnete.

Univalent-shift und andere cytologische Unregelmäßigkeiten waren in unseren Rückkreuzungsserien zur Herstellung eines Monosomensortiments in der Sorte 'Wachtel' unerwartet häufig. Da neuerdings auch an mehreren anderen Orten in Europa begonnen wurde, Monosomenreihen in adaptierten Sorten zu entwickeln, sollen im folgenden unsere Erfahrungen im Zusammenhang mit einer kurzen Darstellung des allgemeinen Verfahrens zur Aufstellung neuer Monosomensortimente mitgeteilt werden.

Material und Methoden

Das Ausgangsmaterial für unsere Rückkreuzungen war die Reihe der 21 Monosomen im 'Chinese Spring', die uns Herr Dr. E. R. SEARS, Columbia, Missouri, großzügig zur Verfügung stellte. Ihm sei an dieser Stelle gleichfalls für die Überlassung von 21 'Chinese'-Linien mit telocentrischen Chromosomen gedankt, die uns bei den Testkreuzungen (siehe Seite 10) unschätzbare Dienste erwiesen. Die Sorte, in die die Monosomenreihe überführt wurde, war der Sommerweizen 'Wachtel' [(Peragis \times Garnet) \times Teutonen] \times [Ardito \times (Heines Kolben \times Peragis))] \times [(Peragis \times Hohenheimer 25 f) \times Marquis]; für Saatgut einer Linie dieser Sorte danken wir Herrn Dr. A. LEIN, Einbeck.

Wurzelspitzen wurden zur mikroskopischen Untersuchung 25 Stunden in Eiswasser oder bei 20°C 4½ Stunden in gesättigter wäßriger Monobromnaphthalenlösung vorbehandelt, in Alkohol:Essigsäure (3:1) fixiert und nach FEULGEN gefärbt. Auch die Methode von WANINGE (1965) bewährte sich gut. Antheren wurden zur Fixierung in Alkohol:Essigsäure (3:1) aus den Blüten herauspräpariert, in Karminessigsäure oder nach FEULGEN gefärbt und mit einem Tropfen Karmin zu Quetschpräparaten verarbeitet. Wenngleich bei Serienuntersuchungen monosome Kerne in Metaphase I bereits an dem außerhalb der Äquatorialebene liegenden Univalent, in Anaphase I am Nachzüglerchromosom (Abb. 3c) oder in Tetraden auf Grund der Mikrokerne bestimmt werden können, wurden für die vorliegenden Untersuchungen nur diejenigen Kerne ausgewertet, in denen in Metaphase I alle Chromosomen erkennbar waren.

Ergebnisse

1. Vererbung des monosomen Zustandes

Durch eine Reihe einfacher Rückkreuzungen wurde der monosome Zustand der 21 Linien aus 'Chinese Spring' in die Sorte 'Wachtel' überführt. Die Kreuz-

zungsrichtung war dabei bestimmt durch die verschiedene Häufigkeit, mit der Pollen und Eizellen das monosome Chromosom auf die Nachkommen übertragen können (Tab. 1).

Tabelle 1
Erbgang der Monosomie beim Weizen (nach SEARS 1958)
Inheritance of monosomy in wheat (from SEARS 1958)

| <div>♂ ♀</div> | n 96 % | n-1 4 % | Insgesamt: Monosome (21 ^{II}) 24 % Disome (20 ^{II} + 1 ^I) 73 % Nullisome (20 ^{II}) 3 % |
|--------------------|---|--|---|
| n 25 % | 21 ^{II} 24 % | 20 ^{II} + 1 ^I 1 % | |
| n-1 75 % | 20 ^{II} + 1 ^I 72 % | 20 ^{II} 3 % | |

Da in der Nachkommenschaft einer monosomen Pflanze di-, mono- und nullisome Individuen auftreten, müssen in beiden Geschlechtern Gameten mit *n*- sowie *n*—1-Chromosomen entstehen. Jedoch fand TSUNEWAKI (1963) nach Bestäubung von monosomen Pflanzen mit Pollen von normalen disomen Sorten, daß die Häufigkeit von Monosomen in der F₁ gegenüber einer Selbstungsnachkommenschaft derselben Monosomen nicht verändert ist. Dieser Befund entspricht der Beobachtung von SEARS (1958), daß bei der Selbstung einer Monosomen — infolge von Pollenschlauchkonkurrenz — überwiegend nur euploide Pollen zur Befruchtung kommen. Auch im weiblichen Geschlecht wären bei zufälliger Verteilung des stets univalenten Monosoms in der Anaphase I 50 % der Eizellen mit *n* = 21 Chromosomen zu erwarten. Aber das Univalent scheint in der Hälfte dieser Zellen verlorenzugehen (siehe Seite 9); denn im Mittel sind 75 % der funktionierenden Eizellen hypoploid (*n* = 20).

Für einzelne Chromosomen können die Transmissionsraten nicht unbeträchtlich von diesen Durchschnittswerten abweichen. Unsere Ergebnisse aus sechs Rückkreuzungsgenerationen wurden in Tabelle 2 am Beispiel der beiden Linien mit den extremen und zwei mit mittleren Transmissionswerten gekennzeichnet. Sie stimmen im großen und ganzen mit den Angaben von TSUNEWAKI und HEYNE (1960) überein. Die Transmission verschiedener Chromosomen unter-

Tabelle 2
Mittlere Transmissionsrate des monosomen Zustandes für verschiedene Chromosomen in Nachkommenschaften von Monosomen des 'Wachtel'
Mean rate of transmission of the monosomic condition for different chromosomes in progenies of monosomics of 'Wachtel'

| Chromosom | Anzahl Nachkommen | % Monosome |
|-----------|-------------------|------------|
| 1 D | 91 | 83,5 |
| 3 B | 43 | 78,2 |
| 5 A | 39 | 69,2 |
| 3 A | 64 | 67,1 |
| 2 D | 45 | 62,2 |
| 6 B | 86 | 55,8 |

scheidet sich demnach bis zu 25 %. Es ist aber nicht bekannt, ob dafür Pollen- oder Eizelleneigenschaften oder auch andere Faktoren (während der Embryogenese: TSUNEWAKI 1963) verantwortlich sind.

Nach Tabelle 1 entstehen in der Nachkommenschaft von Monosomen auch zu 1 % monosome Individuen, die ihr monosomes Chromosom aus der Eizelle erhielten. Gegenüber 72 % Monosomen mit dem väterlichen Chromosom ist dieser Anteil zwar gering, selbst wenn er für bestimmte Chromosomen auf 2 % oder gar 3 % ansteigen würde. Dennoch kann ein solcher „switch“ (LAW 1968), wenn er unbemerkt, beispielsweise bei der Herstellung einer Substitutionslinie (siehe Seite 15), erfolgt, im Einzelfall zu Fehlschlüssen führen.

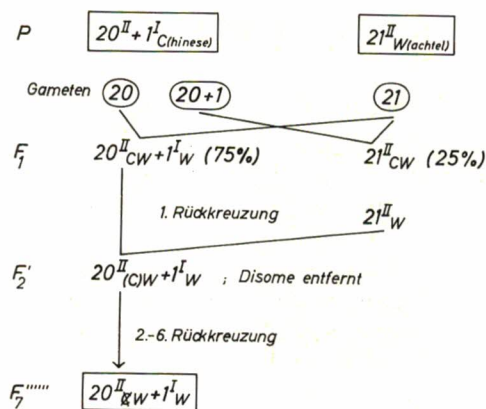


Abb. 1. Rückkreuzung der Monosomen von 'Chinese' zur Herstellung eines Monosomensortiments in der Sorte 'Wachtel'. Die Pflanzen sind durch ihre meiotischen Chromosomenkonfigurationen gekennzeichnet

Back cross of the monosomics of 'Chinese' for producing a monosomic collection in the variety 'Wachtel'. The plants are indicated by their meiotic chromosome configurations

Für die vorliegende Aufgabe geht aus der Tabelle 1 hervor, daß in den notwendigen Kreuzungen zwischen Mono- und Disomen ein ausreichender Prozentsatz an monosomen Nachkommen nur zu erwarten ist, wenn die monosome Linie als Mutter verwendet wird (Abb. 1). Die monosomen Nachkommen tragen dann stets das Monosom vom Vater völlig unverändert, da diesem zu Paarung und Austausch in der Meiose der Partner fehlte. Die etwa 25 % Disomen wurden in unserem Programm nach Chromosomenzählung in der Pollenmeiose entfernt und die Monosomen fortgesetzt mit 'Wachtel' rückgekreuzt, bis der Anteil an 'Chinese'-Genen für den gewünschten Zweck ausreichend zurückgedrängt war (Abb. 1). Für die meisten qualitativen Merkmale scheint das bereits nach sechs Rückkreuzungen der Fall zu sein (Abb. 2; vgl. auch PERSON 1956).

2. Desynapsis

Schon PERSON (1956) wies darauf hin, daß es bei der Aufstellung eines Monosomensortiments im Verlauf der Rückkreuzungen durch „partielle Asynapsis“ zu Univalent-shift kommen kann. Tabelle 3 zeigt die verschiedenen Möglichkeiten, die sich ergeben, wenn in der Meiose einer monosomen Pflanze ein Homologenpaar ungepaart bleibt und die drei resultierenden Univalente (Abb. 3g) zufallsgemäß auf die beiden Tochterzellen verteilt werden. Die meisten der aufgeführten Abweichungen lassen sich im Mikroskop leicht erkennen. Ein Univalent-shift jedoch bleibt in der Gruppe der 41chromosomigen Indi-

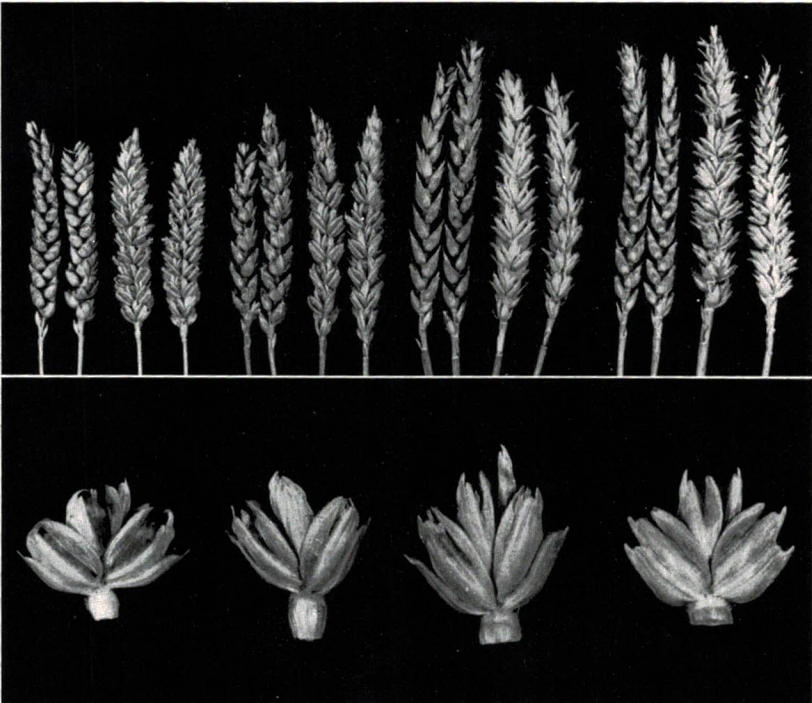


Abb.2. Veränderung des Ährenphänotyps im Verlauf der Rückkreuzungen der ‘Chinese’-Monosomen mit der Sorte ‘Wachtel’. Von links nach rechts: Je vier Ähren von ‘Chinese’, der F₁ (Mono-4 A × ‘Wachtel’), der F₆ und ‘Wachtel’ (oben) sowie zugehörige Einzelährchen (unten)

Alteration of ear type in the course of back crosses of ‘Chinese’ monosomics with the variety ‘Wachtel’. From left to right: four ears each of ‘Chinese’, of the F₁ (Mono-4 A × ‘Wachtel’), of the F₆ and ‘Wachtel’ (above) and also the corresponding individual spikelets (below)

viduen unentdeckt; diese „falschen“ Monosomen, die ein anderes als das erwartete Chromosom als Monosom besitzen, werden nicht von der Weiterzucht ausgeschlossen.

Tabelle 3

Gameten und Nachkommen partiell desynaptischer monosomer Zellen bei zufallsgemäßer Verteilung von drei Univalenten (nach PERSON 1956)
Gametes and progenies of partially desynaptic monosomic cells with random distribution of three univalents (from PERSON 1956)

| Monosome Ausgangspflanze 19II + 3I (a, b, b) Gameten | Nachkommen (mit normalem Pollen) Karyotypen | Chro- mos.- zahl |
|--|--|------------------------|
| 19; defizient a und b | 19II + a + b; doppelt monosom | 40 |
| 19 + a; defizient b | 19II + aa + b; Univalent-shift | 41 |
| 19 + b; defizient a | 19II + a + bb; normal monosom | 41 |
| 19 + a + b; normal | 19II + aa + bb; disom | 42 |
| 19 + b + b; defizient a, dupliziert b | 19II + a + bbb; Univalent und Trivalent | 42 |
| 19 + a + b + b; dupliziert b | 19II + aa + bbb; trisom | 43 |

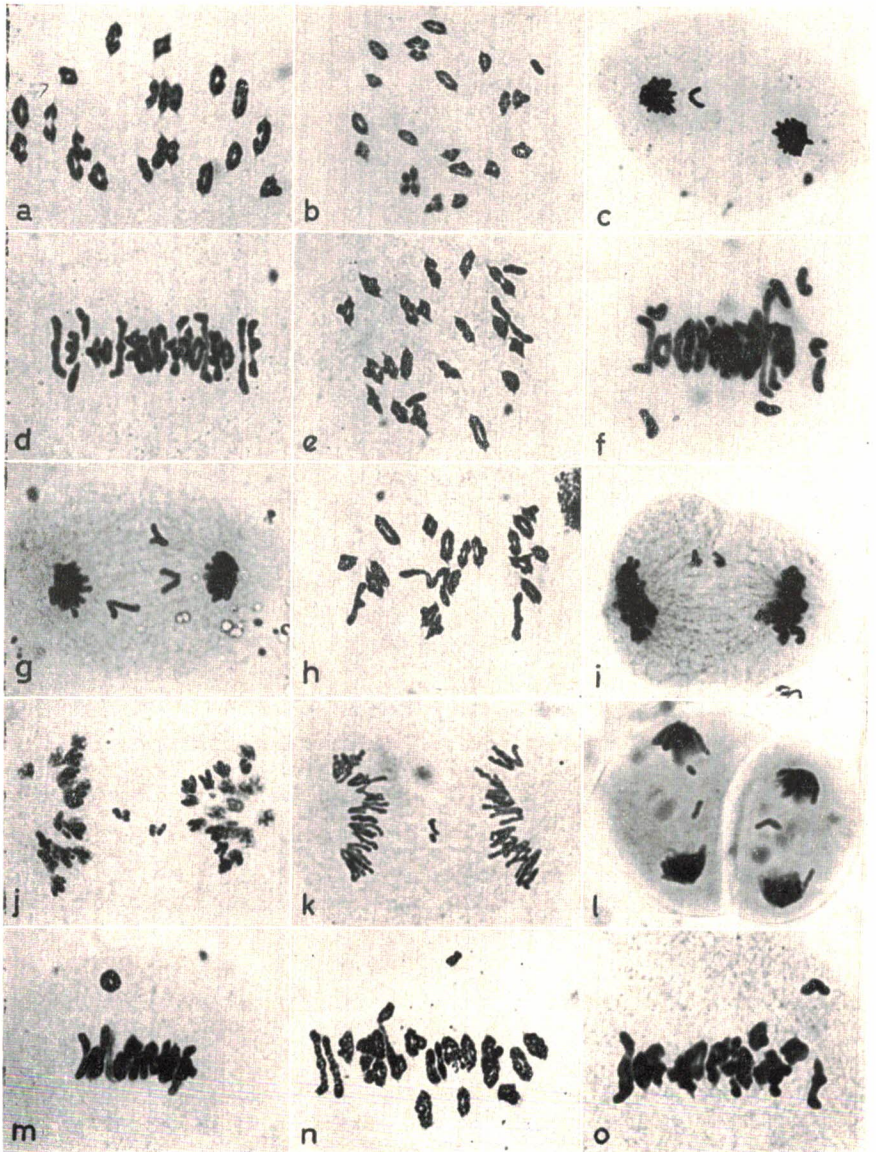


Abb. 3. Meiotische Chromosomenkonfigurationen bei Di- und Monosomen der Sorten 'Chinese' (*Chi*) und 'Wachtel' (*Wa*) und deren Bastarden. (a) *Chi*-disom, 21 Ringbivalente; (b) *Chi*-monosom, $20^{II} + 1^I$; (c) *Chi*-monosom, Univalent als Nachzügler; (d) *Wa*-disom, 7 Stab- und 14 Ringbivalente; (e) *Wa*-disom, desynaptisch, 1 Stab-, 19 Ringbivalente und 2 Univalente; (f) F_1 , desynaptisch, 7 Univalente; (g) F_1 , desynaptisch, 3 univalente Nachzügler; (h) F_1 , Translokationsheterozygote, Quadrivalent; (i) *Chi*-monosom, Anaphase I, Längsteilung eines Univalents; (j) F_3'' , Anaphase I, Querteilung eines chromosomalen Univalents; (k) F_5'''' und (l) F_3'' , Anaphase II, Querteilung eines chromatidalen Univalents; (m) F_2' , Isochromosom; (n) Testkreuzung, F_1 , $20^{II} + 1^I$ telo; (o) Testkreuzung, F_1 , $19^{II} + 1^{II}$ heteromorph + 1^I

Meiotic chromosome configurations in disomics and monosomics of the varieties 'Chinese' (*Chi*) and 'Wachtel' (*Wa*) and their hybrids. (a) *Chi* disomic, 21 ring bivalents; (b) *Chi* monosomic, $20^{II} + 1^I$; (c) *Chi* monosomic, univalent as laggard; (d) *Wa* disomic, 7 rod

Um einem solchen Irrtum nicht völlig zum Opfer zu fallen, wurden in unserem Programm die Rückkreuzungen von drei F₁-Pflanzen aus jeder der 21 Monosomenkreuzungen in getrennten Stammbäumen weitergeführt. Das bedeutete, daß im Verlauf der sechs Rückkreuzungsgenerationen von jeder Monosomenlinie durchschnittlich 85 und insgesamt rund 1640 Pflanzen cytologisch untersucht werden mußten. Dieser Arbeitsaufwand machte sich aber später (siehe Seite 13) durchaus bezahlt.

In welchem Umfange in unseren Kreuzungen ein Paarungsausfall in Metaphase I zu erkennen war, zeigt die Tabelle 4 am Beispiel der Rückkreuzungsserie für das Chromosom 3 A. Für diese vergleichende Untersuchung wurden alle Pflanzen gleichzeitig im Gewächshaus angezogen und die Pollenmutterzellen unter gleichen Bedingungen fixiert. Es ergab sich, daß in der frühen Diakinese, abgesehen vom monosomen Chromosom, stets nur bivalente Chromosomenstränge vorliegen. Das Auftreten zusätzlicher Univalente in Metaphase I (bis zu sechs; Abb. 3 f) beruht daher offenbar nicht auf Asynapsis, d.h. einem vollständigen Ausfall der Paarung zwischen zwei Homologen, sondern auf Desynapsis, einem vorzeitigen Auseinanderfallen der Bivalente; darauf machte bereits PERSON (1956) aufmerksam.

In der F₁ aus Kreuzungen zwischen Mono- und Disomen fand PERSON (1956) im Mittel 35,8 % Zellen mit Desynapsis. In unserem Material lag der entsprechende Wert mit 60,2 % (Tab. 4) wesentlich höher. In Übereinstimmung mit PERSONS Angaben normalisiert sich das cytologische Verhalten in den späteren Rückkreuzungsgenerationen. Darin spiegelt sich anscheinend die Zunahme der genischen Homozygotie durch die fortgesetzte Rückkreuzung wider. Ob aber im Sinne eines allgemeinen genetischen Gleichgewichts die Gesamtheit der Loci oder ob einzelne Gene für diese cytologische Stabilisierung verantwortlich sind, ist bislang nicht bekannt. Jedoch sei darauf hingewiesen, daß jede Kreuzung mit

Tabelle 4
Chromosomenpaarung in monosomen Pflanzen während der Rückkreuzungen
von 'Chinese' mit 'Wachtel'

Chromosome pairing in monosomic plants during back crosses of 'Chinese' with 'Wachtel'

| Generation | Untersuchte Pflanzen Zellen | | Univalente in Metaphasen I | | | | % Zellen desyn- aptisch |
|-----------------|-----------------------------------|-----|----------------------------|-----|----|---|-------------------------------|
| | | | 1 | 3 | 5 | 7 | |
| F ₁ | 2 | 246 | 98 | 113 | 31 | 4 | 60,2 |
| 2. Rückkreuzung | 4 | 317 | 193 | 110 | 14 | — | 39,1 |
| 4. Rückkreuzung | 3 | 273 | 209 | 60 | 3 | 1 | 23,4 |
| 6. Rückkreuzung | 4 | 198 | 171 | 26 | 1 | — | 13,6 |

and 14 ring bivalents; (e) *Wa* disomic, desynaptic, 1 rod, 19 ring bivalents and 2 univalents; (f) F₁, desynaptic, 7 univalents; (g) F₁, desynaptic, 3 lagging univalents; (h) F₁, translocation heterozygotes, quadrivalent; (i) *Chi* monosomic, anaphase I, longitudinal division of a univalent; (j) F₃'', anaphase I, transverse division of a chromosomal univalent; (k) F₅'''' and (l) F₃'', anaphase II, transverse division of a chromatid univalent; (m) F₂, isochromosome; (n) test cross, F₁, 20^{II} + 1^I telo; (o) test cross, F₁, 19^{II} + 1^{II} heteromorphic + 1^I

Tabelle 5

Chromosomenpaarung in Metaphase I bei disomen Pflanzen
 Chromosome pairing in metaphase I in disomic plants

| Form | Untersuchte | | % Zellen mit 21 Ringbivalenten | % Zellen mit 2 Stabbivalenten Λ | Zellen mit Univalenten | | | % Zellen desynaptisch | Zellen mit Quadrivalenten |
|-----------------|-------------|--------|-----------------------------------|---------------------------------------|---------------------------|----|---|--------------------------|------------------------------|
| | Pflanzen | Zellen | | | 2 | 4 | 6 | | |
| Chinese (Chi) | 4 | 289 | 33,9 | 16,6 | — | — | — | — | — |
| Wachtel (Wa) | 9 | 441 | 14,3 | 25,4 | 126 | — | — | 28,6 | 6 |
| Roter Löwe (Lö) | 7 | 317 | 28,4 | 21,5 | 32 | — | — | 9,6 | — |
| Chi × Wa | 11 | 284 | — | 61,3 | 122 | 27 | 5 | 54,2 | 43 |
| Chi × Lö | 8 | 336 | — | 31,8 | 130 | 13 | — | 42,6 | — |

beliebigen anderen Formen, wie sie später bei der Verwendung der fertigen Monosomen in genetischen Analysen unabdingbar ist, die Möglichkeit eines Univalent-shift infolge erneuter Desynapsis wieder einführen kann.

Aus Tabelle 5 geht die auffällig hohe Rate von Desynapsis als eine Eigenart der Sorte 'Wachtel' hervor. Bereits die Ausgangslinie, die wir vom Züchter erhielten, zeigt im Vergleich zu 'Chinese' (Abb. 3 a) eine erheblich geringere Anzahl von Zellen mit 21 Ringbivalenten und eine Vermehrung der stabförmigen Bivalente (Abb. 3 d) und Univalente (Abb. 3 e). Die Desynapsis ist demnach keine spezifische Folge des monosomen Zustandes, sondern offenbar durch den Genotyp der Sorte 'Wachtel' bedingt. Von mehreren vergleichsweise untersuchten deutschen Sommerweizensorten erreichte keine die bei 'Wachtel' ermittelten hohen Werte. Auch RILEY und KIMBER (1961) fanden in mehreren Sorten einen geringeren Grad von Desynapsis, wie er z. B. in unseren Untersuchungen die Sorte 'Rechbergs roter Löwe' kennzeichnet. Nach Kreuzung ist die Desynapsis in jedem Falle erhöht (Tab. 5, Abb. 3 f und g). Hinzu kommt bei 'Wachtel', daß in der F₁ mit 'Chinese' auf Grund einer reziproken Translokation (siehe Seite 11) Quadrivalente auftreten (Abb. 3 h). Vergleicht man jedoch die 'Wachtel'-Bastarde mit denen von 'Rechbergs roter Löwe', so ergibt sich, daß dieser Strukturumbau zur Desynapsis der ersteren nicht sonderlich beiträgt.

3. Fehlteilung der Univalente

Das Verhalten univalenter Chromosomen in der Pollenmeiose des Weizens hat SEARS (1952 a und b) eingehend analysiert. In Anaphase I bleiben die Univalente zunächst stets als Nachzügler zurück. In mehr als 90 % der Zellen werden sie jedoch schließlich in ihre Chromatiden geteilt und zu den Polen nachgezogen (Abb. 3 i). Gleichzeitig mit dieser für die erste meiotische Teilung anomalen Chromatidentrennung kam es in unserem Material (Tab. 6) in 20 bis 30 % der Fälle zu Fehlteilungen (Abb. 3 j bis l). Solche Fehlteilungen traten in der Telo-phase I von 'Chinese' in einer Häufigkeit von 39,7 % auf (SEARS 1952 a). Unter dem Zwang der Spindel werden die univalenten Chromosomen zumeist im Cen-

Tabelle 6

Anzahl Zellen mit Fehlteilung der univalenten Chromosomen in verschiedenen Monosomen von 'Wachtel' in Telophase I

Number of cells with misdivision of the univalent chromosomes in different monosomics of 'Wachtel' at telophase I

| Monosom | % | F ₁ Zellen insgesamt | 5. Rückkreuzung % | Zellen insgesamt |
|---------|------|------------------------------------|----------------------|------------------|
| 4 A | 30,9 | 68 | 27,2 | 55 |
| 5 A | 17,4 | 23 | 22,1 | 86 |
| 3 B | 24,4 | 41 | 17,3 | 29 |
| 2 D | 28,2 | 39 | 35,7 | 14 |
| 6 D | 18,5 | 54 | 23,7 | 38 |
| Mittel | 23,9 | | 25,3 | |

tromer quer zerteilt und zu telocentrischen Hälften (Abb. 3 j) oder, wenn beide Chromatiden zusammenbleiben, zu Isochromosomen (vgl. Abb. 3 m) umgeformt. Für verschiedene Chromosomen und Genotypen (d. i. im vorliegenden Falle in verschiedenen Rückkreuzungsgenerationen) war die Häufigkeit solcher Fehlteilungen etwa gleich groß (Tab. 6). In der zweiten meiotischen Teilung können Isochromosomen wieder zu telocentrischen zerrissen werden. Auch können durch Fehlteilung der einzelnen Chromatiden, in die die Univalente bereits in der ersten meiotischen Teilung zerlegt wurden, zusätzliche telocentrische Chromosomen entstehen (Abb. 3 k und l).

Vermutlich (SEARS 1952 b) werden die meisten dieser fehlgeteilten Chromosomen aus der Pollenmeiose im Verlauf der Befruchtung ausgemerzt. Die telocentrischen und Isochromosomen, die sich in den Nachkommenschaften monosomer Pflanzen finden, werden vorwiegend über die Eizelle vererbt. Doch ist kein Grund für die Annahme bekannt, daß das cytologische Verhalten von Univalenten in der Makrosporogenese grundsätzlich von dem in der Mikrosporogenese abweicht. In unserem Material trat während der verschiedenen Rückkreuzungsgenerationen stets etwa die gleiche Anzahl an telocentrischen und Isochromosomen auf (Tab. 7). Im Vergleich zu den mikroskopisch beobachteten

Tabelle 7

Häufigkeit von telocentrischen und Isochromosomen in Nachkommenschaften monosomer Pflanzen

Frequency of telocentric and isochromosomes in progenies of monosomic plants

| Generation | insgesamt | Anzahl monosomer Nachkommen | | |
|-----------------|-----------|---------------------------------|--------------------|---|
| | | mit telocentrischen Chromosomen | mit Isochromosomen | mit fehlgeteilten Chromosomen insgesamt % |
| F ₁ | 318 | 15 | 7 | 6,9 |
| 1. Rückkreuzung | 300 | 12 | 6 | 6,0 |
| 2. Rückkreuzung | 341 | 26 | 15 | 12,0 |
| 3. Rückkreuzung | 336 | 17 | 9 | 7,4 |
| 4. Rückkreuzung | 231 | 14 | 6 | 8,6 |
| 5. Rückkreuzung | 113 | 9 | 7 | 14,1 |

~ 25 % Pollenmutterzellen mit Fehlteilung des Univalents war die Häufigkeit von Nachkommenschaften mit telocentrischen und Isochromosomen nur etwa halb so groß. Das weist auf einen erheblichen Verlust an Fehlteilungsprodukten während der Meiose und folgenden Mitosen hin. Zusammen mit den Fällen, in denen univalente Nachzügler im Cytoplasma (als Mikrokerne) zurückbleiben und später resorbiert werden, erklärt sich auf diese Weise leicht, daß nach Selbstung von Monosomen anstelle der erwarteten 50 % nur 25 % der funktionsfähigen Eizellen das monosome Chromosom enthalten (siehe Seite 3).

4. Kreuzungen zur Prüfung auf Univalent-shift

Telocentrische und Isochromosomen sind für verschiedene cytogenetische Untersuchungen von besonderem Wert (vgl. z. B. SEARS 1963, DRISCOLL 1966, MURAMATSU 1963). In unserem Rückkreuzungsprogramm wurden telocentrische Chromosomen verwendet, um auf Univalent-shift zu testen. Herr Dr. SEARS stellte uns freundlicherweise für jedes der 21 Weizenchromosomen eine zumeist ditelocentrische Linie zur Verfügung, die also ein Paar einarmiger Chromosomen besitzt. Diese Linien sind cytologisch weitgehend stabil und können leicht über Jahre hinaus konstant erhalten werden. Kreuzt man eine solche in einem bekannten Chromosom A telocentrische Linie mit einer Monosomen, so wird, sofern die monosome Pflanze das gleiche Chromosom A univalent besitzt, in den Monosomen der folgenden Generation das telocentrische Chromosom A univalent vorliegen (Abb. 3 n und 4 oben). Ist jedoch die Monosome durch Univalent-shift in einem anderen Chromosom (B) monosom, so findet das väterliche telo-Chromosom in den monosomen Nachkommen seinen Paarungspartner; man erkennt in der Pollenmeiose ein heteromorphes Bivalent A (A/A telo) und ein normal gestaltetes Univalent B (Abb. 3 o und 4 unten).

| | | | |
|----------------|--|---|--------------------------------------|
| P | $20^{II}+1^I A$ | × | $20^{II}+1^{II} A^{telo}$ |
| F ₁ | $20^{II}+1^I A^{telo}$ monosom | | $20^{II}+1^{II} A/A^{telo}$ disom |
| P | $20^{II}+1^I B$ | × | $20^{II}+1^{II} A^{telo}$ |
| F ₁ | $19^{II}+1^{II} A/A^{telo}+1^I B$ monosom | | $20^{II}+1^{II} A/A^{telo}$ disom |

Abb. 4. Prüfung von Monosomen auf Univalent-shift durch Testkreuzung mit telocentrischen Linien. Näheres vgl. Text
Testing monosomics for univalent shift by test crosses with telocentric lines. Details in text

Diese Testkreuzungen wurden in unserem Material im Anschluß an die vierte bzw. fünfte Rückkreuzung durchgeführt. Ihr Ergebnis war über Erwarten negativ: nahezu 30 % aller untersuchten Pflanzen trugen ein „falsches“ Univalent (Tab. 8)! Der Zeitpunkt, zu dem die Fehlverteilung im Verlauf der Rückkreuzungen der Monosomen stattfand, wurde zwar nicht in allen Fällen lückenlos im Stammbaum zurückverfolgt. Aus dem Auftreten der „falschen“ Individuen innerhalb von verwandten Nachkommenschaftsgruppen ließ sich aber entnehmen, daß der Univalent-shift etwa zur Hälfte aller Fälle bereits in der F₁ und zunehmend seltener in den späteren Generationen erfolgt war (Tab. 8). Das entspricht der Häufigkeitsverteilung der Desynapsis, durch die der Fehler in den meisten Fällen ausgelöst sein dürfte (siehe Seite 4).

Tabelle 8

Häufigkeit von Univalent-shift, bestimmt durch Testkreuzung von Monosomen mit telocentrischen Linien nach der 4. bis 5. Rückkreuzung mit 'Wachtel'

Frequency of univalent shift, determined by test crosses of monosomics with telocentric lines after the 4th to 5th back cross with 'Wachtel'

| Monosom | Monosome Pflanzen | | Wahrscheinliche Generation des Univalent-shift | | |
|---------|-------------------|----------|--|-----------------|--------|
| | „richtig“ | „falsch“ | F ₁ | 1. Rückkreuzung | später |
| 1 A | 2 | 3 | 2 | 1 | — |
| 2 A | 2 | 1 | — | 1 | — |
| 3 A | 8 | 2 | 1 | — | 1 |
| 4 A | 4 | 2 | 1 | — | 1 |
| 5 A*) | | | | | |
| 6 A | 4 | 1 | — | 1 | — |
| 7 A | 6 | 1 | 1 | — | — |
| 1 B | 4 | 3 | 2 | — | 1 |
| 2 B | 1 | 2 | — | 1 | 1 |
| 3 B | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 |
| 4 B | 3 | 1 | 1 | — | — |
| 5 B | 6 | 2 | 2 | — | — |
| 6 B**) | | | | | |
| 7 B | 5 | 3 | 1 | 2 | — |
| 1 D**) | | | | | |
| 2 D | 1 | 1 | 1 | — | — |
| 3 D | 4 | 1 | 1 | — | — |
| 4 D | 6 | — | — | — | — |
| 5 D | 9 | 1 | — | 1 | — |
| 6 D | 2 | 2 | 2 | — | — |
| 7 D | 3 | 2 | 1 | 1 | — |
| | % | 29,7 | 54,9 | 29,0 | 16,1 |

*) Monosome erkennbar am speltoid-Phänotyp.

**) Durch reziproke Translokation cytologisch markiert.

5. Translokationen

In der F₁ der Kreuzungen zwischen den 'Chinesen'-Monosomen und der Sorte 'Wachtel' trat in der Metaphase I der Pollenmeiose häufig ein Quadri-valent auf (vgl. Tab. 5), das durch Heterozygotie in einer reziproken Translokation zustande kam. Durch Selektion der (translokationshomozygoten) Pflanzen ohne Quadri-valent konnten relativ schnell Monosomenlinien mit 20 Bivalenten ausgelesen werden. Diese Selektion sollte u. a. auch die Gefahr eines durch die Strukturheterozygotie verstärkten Univalent-shift möglichst schnell beseitigen. Den Rückkreuzungserfolg braucht eine solche Multivalentbildung nicht zu stören, da bei einer ausreichenden Paarung zwischen allen beteiligten Chromosomensträngen die Gene des Monosomenelters unbehindert gegen die des recurrenten Partners ausgetauscht werden können. Nur wenn eine Translokation stärker mit dem Crossing-over interferiert, indem sie z. B. die Paarungsintensität (besonders in der Nähe des Translokationspunktes) drastisch herabsetzt, sind zusätzliche

Rückkreuzungsgenerationen erforderlich, um eine völlige Homozygotie in den Genen des recurrenten Elters zu erreichen.

In allen Kreuzungen mit 'Wachtel', an denen die 'Chinese'-Monosomen 6B und 1D beteiligt waren, fanden sich anstelle von Quadrivalenten nur trivalente Paarungsfiguren. Das heißt, daß hier jeweils ein Chromosom ausfiel, das in die Translokation einbezogen war, und der vorliegende Umbau somit zwischen den Chromosomen 6B und 1D erfolgte. In der Anaphase I verteilen sich die Chromosomen aus dem Trivalent überwiegend derart, daß das mittlere, unveränderte Chromosom (6B bzw. 1D) zum einen und die beiden translozierten (6B/1D und 1D/6B) zum anderen Pol wandern (vgl. SEARS 1953). In die 21chromosomigen Gameten gelangen daher fast immer beide Translokationsprodukte, während die $n-1$ -Eizellen, auf die durch die alleinige Verwendung monosomer Nachkommen ausgelesen wird, fortwährend ein unverändertes Chromosom erhalten. Auf diese Weise blieb in den beiden Linien 6B und 1D das Trivalent während aller Rückkreuzungen mit 'Wachtel' bestehen und konnte als sicheres Kennzeichen für die richtige Identifizierung des monosomen Chromosoms verwendet werden (vgl. PERSON 1956). Die Komplikationen, die das Trivalent bei der späteren Verwendung der beiden Linien in genetischen Analysen verursacht, sind meistens nur geringfügig (vgl. SEARS 1953).

6. Phänotyp der 'Wachtel'-Monosomen

Nach sechs Rückkreuzungsgenerationen wurden alle Monosomen gleichzeitig angebaut und phänotypisch verglichen. Es ergab sich, daß, wie die ursprünglichen 'Chinese'-Monosomen, auch die meisten Monosomen in der Sorte 'Wachtel' nur schwer oder gar nicht voneinander zu unterscheiden sind. Lediglich die Monosome 5A fällt als speltoid und langstrohig unter allen Kulturbedingungen auf. Die übrigen Veränderungen, die man nur bei gleicher Anzucht sicher erkennen kann, betreffen die drei Vertreter der homoeologen Gruppe 2, die im Stroh kürzer sind und etwas später reifen (Abb. 5 oben). Auch die Monosomen der Gruppe 5 unterscheiden sich manchmal durch etwas dünnere Halme und schmalere Blätter vom disomen Normaltyp. Mono-5D ist stets deutlich später (Abb. 5 unten). Die wenigen Merkmale, in denen monosome Pflanzen in Richtung auf den Phänotyp der zugehörigen Nullisomen (vgl. SEARS 1954) abweichen, sind zum Teil jedoch nur ausgeprägt, wenn die Pflanzen unter nicht optimalen Bedingungen kultiviert wurden.

Diskussion

Die wichtigste Einsicht aus unseren vorliegenden Untersuchungen betrifft die Bedeutung, die dem Univalent-shift als Fehlerquelle bei der Aufstellung neuer Monosomensortimente durch Rückkreuzung mit bereits vorhandenen Monosomen zukommen kann. Zwar nutzte bereits SEARS (1946) die partielle Desynapsis von 3B-Nullisomen, um in deren Nachkommenschaft Monosome auszulesen, die in einem anderen als dem Chromosom 3B defizient waren. Auch PERSON (1956) erörterte eingehend die Folgen, die aus einer zufallsgemäßen Verteilung von drei oder mehr Univalenten in einer partiell desynaptischen Monosomen (vgl. Tab. 3) resultieren können. Bislang ist aber kein Fall bekannt, in

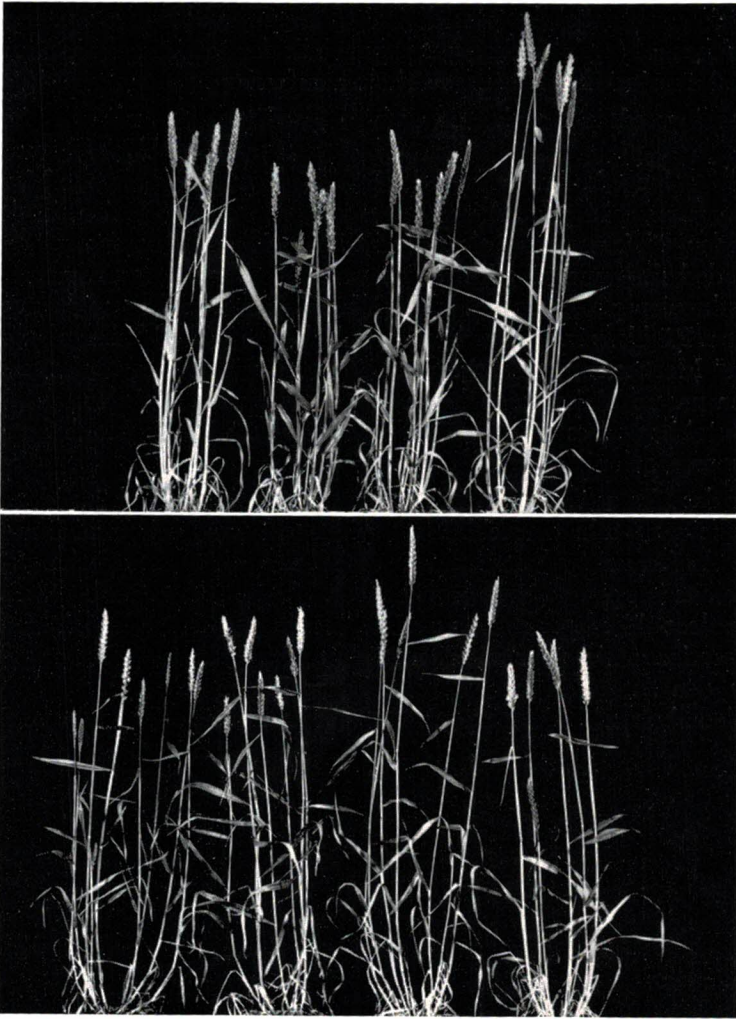


Abb. 5. 'Wachtel'-Monosome im Vergleich zur Ausgangsform (rechts). Von links nach rechts: Monosome 2 D, 2 B und 2 A, Disome (oben) sowie Monosome 5 D, 5 B und 5 A, Disome (unten) 'Wachtel' monosomics in comparison with the initial form (right). From left to right: monosomics 2 D, 2 B and 2 A, disomics (above) and monosomics 5 D, 5 B and 5 A, disomics (below)

dem Univalent-shift derartig häufig wie in unseren Rückkreuzungen mit der Sorte 'Wachtel' aufgetreten wäre. Zweifellos war die vorwiegende Ursache dieser besonders großen Fehlerrate das ungewöhnlich hohe Ausmaß an partieller Desynapsis in den meiotischen Zellen der ersten Rückkreuzungsgenerationen.

Trotz dieser Schwierigkeiten konnte unser Rückkreuzungsprogramm erfolgreich zu Ende geführt werden. Der Preis war jedoch ein sehr hoher Arbeitsaufwand, der mit der parallelen Rückkreuzung jeder Monosomenlinie in drei getrennten Reihen verbunden war. Sicherlich lagen die Verhältnisse in unserem Falle mit 15 % Univalent-shift bereits in der F_1 (Tab. 8) besonders ungünstig. Es ergibt sich aber daraus die Lehre, daß für die Aufstellung von neuen Mono-

somensortimenten möglichst nur diejenigen Sorten verwendet werden sollten, die als solche und (nach Testkreuzung) in F_1 mit den ursprünglichen Monosomen ein normales meiotisches Paarungsverhalten aufweisen.

Allerdings schließt auch eine noch so sorgfältige Auswahl des Ausgangsmaterials für die neue Monosomenserie einen Univalent-shift nicht vollständig aus. Eine Prüfung der im Verlauf der Rückkreuzungen erhaltenen Monosomen durch Kreuzung mit (relativ) stabilen disomen „marker“-Linien, in denen die betreffenden Chromosomen als telocentrische oder Isochromosomen markiert sind, ist deshalb unumgänglich. In unserem Rückkreuzungsprogramm wurde diese Testkreuzung mit telocentrischen Linien einmal, und zwar durchweg nach der fünften Rückkreuzung, durchgeführt. Auf diese Weise blieben aber auch alle „falschen“ Monosomen, teilweise mehrere Generationen lang, erhalten. Jedoch erschienen unsere Linien in früheren Generationen cytologisch noch nicht ausreichend stabil, und es war die Gefahr eines neuen Univalent-shifts nach der Testkreuzung noch nicht hinreichend ausgeschlossen.

Um das Testverfahren effizienter zu gestalten, wurde kürzlich von LAW (1968) eine neue, sehr empfehlenswerte Methode vorgeschlagen. Danach wird die erste Testkreuzung der monosomen Bastarde mit telocentrischen 'Chinese'-Linien bereits in der F_1 ausgeführt (Abb. 6). Um jedoch auch alle späteren Fälle von Univalent-shift zu erfassen, werden alle monosomen Pflanzen in den folgenden Generationen nicht nur mit dem Rückkreuzungselter, sondern zugleich stets auch mit den entsprechenden telocentrischen Linien gekreuzt. Wenn man zu diesen wiederholten Testkreuzungen überdies jeweils die telocentrischen Pflanzen

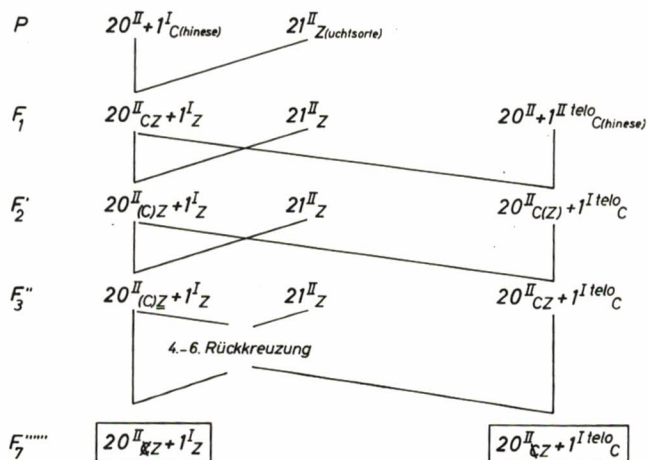


Abb. 6. Rückkreuzung der Monosomen von 'Chinese' mit einer adaptierten Zuchtsorte zur Herstellung eines neuen Monosomensortiments und laufende Testkreuzung zur Prüfung auf Univalent-shift mit telocentrischen Linien, die dabei gleichzeitig in den Genotyp der Zuchtsorte überführt werden. Im Schema wurden nur die monosomen Nachkommen berücksichtigt (nach LAW 1968)

Back cross of monosomics of 'Chinese' with an adapted cultivar for the production of a new monosomic collection and parallel test crossing, for estimating the univalent shift, with telocentric lines, which are simultaneously transferred to the genotype of the cultivar. Only the monosomic progenies appear in the schema (according to LAW 1968)

aus der Nachkommenschaft der vorhergehenden Testkreuzung benutzt, so werden die 'Chinese'-Gene auch in den telocentrischen Linien schrittweise verdrängt; dadurch entsteht gleichzeitig mit dem Monosomensortiment eine Reihe telocentrischer Linien mit dem Genotyp derselben adaptierten Zuchtsorte.

Dieses Verfahren ist von besonderem Nutzen, wo, wie eingangs erwähnt (Seite 1), Substitutionslinien hergestellt werden sollen. Dazu werden die entsprechenden Monosomen der Empfängersorte mit Pollen der Spendersorte bestäubt und die monosomen Bastarde als Pollenelter wiederholt mit den Empfängermonosomen zurückgekreuzt. Es kommt jedoch gelegentlich vor, daß die monosomen Nachkommen anstelle des väterlichen ein mütterliches Monosom erhielten (siehe Seite 4). Einen solchen „switch“ kann man aber mikroskopisch leicht ausschalten, wenn das zu substituierende Chromosom in der Empfängermonosomen telocentrisch ist. Erst mit einer Reihe von 21 verschiedenen Monosomenlinien mit telocentrischen Chromosomen in der Empfängersorte lassen sich deshalb Substitutionen fehlerfrei durchführen. Das vorstehende Verfahren zur Prüfung auf Univalent-shift löst somit gleichzeitig zwei dringende Aufgaben.

Zusammenfassung

Eine wichtige Voraussetzung für moderne cytogenetische Untersuchungen am hexaploiden Weizen sind Monosomensortimente. Sollen die genetischen Grundlagen züchterisch wichtiger Ertrags- und Qualitätsmerkmale einheimischer Zuchtsorten analysiert werden, so müssen diese Monosomenreihen überdies in Genotypen vorliegen, die an die gegebenen Anbaubedingungen angepaßt sind. Zwar kann der monosome Zustand aus einem bestehenden Sortiment durch eine Folge einfacher Rückkreuzungen in jede Sorte übertragen werden, in der er benötigt wird. Bei derartigen Arbeiten zur Aufstellung eines neuen Monosomensortiments in der deutschen Sommerweizensorte 'Wachtel' ergaben sich jedoch Schwierigkeiten, die im Zusammenhang mit einer kurzen Beschreibung des allgemeinen Verfahrens zur Aufstellung neuer Monosomensortimente dargestellt werden.

Die Übertragung der Monosomie geschieht durch Kreuzung einer Monosomen als Mutter mit der interessierenden Zuchtsorte. Auf Grund einer verschiedenen Übertragungshäufigkeit des monosomen Chromosoms durch Pollen und Eizellen entstehen in der F_1 je nach dem beteiligten Chromosom etwa 75 % monosome Bastarde.

In diesen Bastarden ist die Chromosomenpaarung stets vermindert. In unseren Kreuzungen mit der Sorte 'Wachtel' traten in 60 % aller Pollenmutterzellen von monosomen F_1 -Pflanzen mehr als ein Univalent auf. Diese partielle Desynapsis kann in der Meiose wegen der zufälligen Verteilung der univalenten Chromosomen zu einem Auswechseln des ursprünglichen Monosoms gegen ein anderes Univalent führen. Die Häufigkeit eines derartigen Univalent-shift war in unserem Material außerordentlich hoch: Bereits in der F_1 enthielten 15 % aller monosomen Linien ein anderes Chromosom monosom als die Ausgangslinie. Da sich das meiotische Verhalten mit weiteren Rückkreuzungen stabilisiert, nimmt in den späteren Generationen auch die Fehlerhäufigkeit durch Univalent-shift

ab. Dennoch besaß nach fünf Rückkreuzungen nahezu ein Drittel aller geprüften monosomen Linien ein falsches Univalent!

Zur Prüfung auf Univalent-shift wurden Kreuzungen mit cytologisch markierten disomen Linien durchgeführt. Solche Formen mit telocentrischen oder Isochromosomen entstehen aus monosomen Pflanzen, während der Gametogenese durch Fehlteilung der Univalente in den meiotischen und folgenden mitotischen Teilungen. Ein Sortiment von Linien mit telocentrischen Chromosomen wurde zur Prüfung der monosomen Rückkreuzungslinien mit 'Wachtel' von Herrn Dr. E. R. SEARS zur Verfügung gestellt. In der abschließenden Diskussion wird eine empfehlenswerte Methode erörtert, bei der die Testkreuzung zur Feststellung von Univalent-shift ohne viel Mehrarbeit gleichzeitig zur Herstellung eines neuen Sortiments telocentrischer Linien führt.

Eine reziproke Translokation, die die Sorten 'Wachtel' und 'Chineser' unterscheidet, zeigt sich in den betreffenden monosomen Bastarden als Trivalent, anhand dessen ein Univalent-shift auch ohne Testkreuzung cytologisch erkannt werden kann. Im Phänotyp der Monosomen prägt sich ein Univalent-shift nur sehr selten aus, da sich die meisten der verschiedenen Monosomen äußerlich kaum oder nicht voneinander unterscheiden.

Summary

Desynapsis as a source of error in the production of monosomic collections in wheat

Collections of monosomics are an important prerequisite for modern cytogenetic investigations on hexaploid wheat. If the genetic basis of yield and quality characters of importance in plant breeding are to be analysed in the local wheat cultivars, then these monosomic series must furthermore be available in genotypes that are adapted to the given conditions of cultivation. The monosomic condition can of course be transmitted by simple back crossing to any cultivar in which it is required. However, in work of this kind aimed at producing a new monosomic collection in the German spring wheat cultivar 'Wachtel', some difficulties were experienced and these are described in connection with a brief outline of the generally adopted system of producing new monosomic collections.

Transmission of monosomy is effected by crossing a monosomic as seed parent with the cultivar in question. Owing to a differential frequency of transmission of the monosomic chromosome by pollen and egg cells, some 75 % of monosomic hybrids occur in the F_1 , their number varying with the chromosome concerned.

In these hybrids chromosome pairing is invariably reduced. In our crosses with the variety 'Wachtel', more than one univalent occurred in 60 % of all pollen mother cells of monosomic F_1 plants. This partial desynapsis can lead at meiosis to an exchange of the original monosomic for another univalent in consequence of the random distribution of the univalent chromosomes. The frequency of such a univalent shift was uncommonly high in our material: as early as the F_1 15 % of all monosomic lines contained a different chromosome in the monosomic condition than that in the initial line. Since the meiotic behavi-

our becomes stabilized with further back crossing, the frequency of error from univalent shift also diminishes in the later generations. Nevertheless, after five back crosses nearly one third of all monosomic lines tested possessed a wrong univalent.

In order to test for univalent shift, crosses with cytologically disomic lines were performed. Such forms with telocentric or isochromes arise from monosomic plants during gametogenesis through misdivision of the univalents in the meiotic and succeeding mitotic divisions. A collection of lines with telocentric chromosomes for testing the monosomic back-cross lines with 'Wachtel' was made available by Dr. E. R. SEARS. In the final discussion a method is recommended and discussed, by means of which the test crossing to determine the occurrence of univalent shift can, without much additional work, lead at the same time to the establishment of a new collection of telocentric lines.

A reciprocal translocation that distinguishes the cultivar 'Wachtel' from 'Chinese' reveals itself in the monosomic hybrids concerned as a trivalent, by means of which a univalent shift can be recognized cytologically even without test crossing. A univalent shift is only very rarely expressed in the phenotype of the monosomics, since the majority of the various monosomics are scarcely if at all distinguishable externally one from the other.

Literaturverzeichnis

- DRISCOLL, C. J., 1966: Gene-centromere distances in wheat by aneuploid F_2 observations. *Genetics* **54**, 131—135.
- FISCHBECK, G., 1963: Grundlagen der Identifizierung aneuploider Formen von *Triticum aestivum* und ihre Bedeutung für Weizengenetik und -züchtung. *Z. Pflanzenzüchtg.* **49**, 107—121.
- KUSPIRA, J., and J. UNRAU, 1957: Genetic analysis of certain characters in common wheat using whole chromosome substitution lines. *Canad. J. Plant Sci.* **37**, 300—326.
- LAW, C. N., 1968: The development and use of inter-varietal chromosome substitutions in wheat (in Vorbereitung).
- MURAMATSU, M., 1963: Dosage effect of the spelta gene q of hexaploid wheat. *Genetics* **48**, 469—482.
- PERSON, C., 1956: Some aspects of monosomic wheat breeding. *Canad. J. Bot.* **34**, 60—70.
- RILEY, R., and G. KIMBER, 1961: Aneuploids and the cytogenetic structure of wheat varietal populations. *Heredity* **16**, 275—290.
- , and C. N. LAW, 1966: Proposals for the co-ordination of European work with wheat aneuploids. 5th Yugosl. Symp. Res. in Wheat, Novi Sad, 12.—18. VI. 1966. In: *Savremena poljoprivreda* **11—12**, 679—684.
- SEARS, E. R., 1946: Isochromosomes and telocentrics in *Triticum vulgare*. *Genetics* **31**, 229—230.
- , 1952a: Misdivision of univalents in common wheat. *Chromosoma* **4**, 535—550.
- , 1952b: The behavior of isochromosomes and telocentrics in wheat. *Chromosoma* **4**, 551—562.
- , 1953: Nullisomic analysis in common wheat. *Amer. Naturalist* **87**, 245—252.
- , 1954: The aneuploids of common wheat. *Missouri Agric. Exp. Sta. Res. Bull.* **572**, 59 S.
- , 1958: The aneuploids of common wheat. *Proc. 1st Intern. Wheat Genet. Symp. Winnipeg*, 221—228.

- SEARS, E. R., 1963: Chromosome mapping with the aid of telocentrics. Proc. 2nd Intern. Wheat Genet. Symp. Lund. Hereditas Suppl. 2, 370—380.
- , W. Q. LOEGERING, and H. A. RODENHISER, 1957: Identification of chromosomes carrying genes for stem rust resistance in four varieties of wheat. Agron. J. 49, 208—212.
- , and H. A. RODENHISER, 1948: Nullisomic analysis in common wheat. Genetics 33, 123—124.
- TSUNEWAKI, K., 1963: The transmission of the monosomic condition in a wheat variety, Chinese Spring. II. A critical analysis of nine year records. Jap. J. Genet. 38, 270—281.
- , and E. G. HEYNE, 1960: The transmission of the monosomic condition in wheat. J. Heredity 51, 63—68.
- UNRAU, J., 1950: The use of monosomes and nullisomes in cytogenetic studies in common wheat. Sci. Agric. 30, 66—89.
- WANINGE, J., 1965: A modified method of counting chromosomes in root tip cells of wheat. Euphytica 14, 249—250.