

M. Feldman

# Untersuchungen zum meiotischen Paarungsverhalten Giemsa-gefärbter Chromosomen des autotetraploiden Roggens (*Secale cereale* L.)

Von ROLF SCHLEGEL und HANNELORE LIEBELT

Lehrstuhl für Pflanzenzüchtung der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg und  
Institut für Pflanzenzüchtung Gülzow-Güstrow  
der Akademie der Landwirtschaftswissenschaften der DDR

Mit 1 Abbildung

## Einleitung

Im Verlauf früherer Untersuchungen zum meiotischen Paarungsverhalten der Chromosomen des autotetraploiden Roggens konnte gefunden werden, daß die Paarung der homologen Chromosomen im allgemeinen unvollständig ist (SCHLEGEL u. METTIN 1975). Die mittlere Quadrivalenthäufigkeit variierte von etwa 2 bis  $4^{IV}/PMZ$ . Darüber hinaus ergaben sich Hinweise dafür, daß einige Chromosomen besonders paarungslabil sind bzw. bevorzugt zu Bivalenten oder Quadrivalenten assoziieren (vgl. TIMMIS u. REES 1971). Da die Chromosomen während der Meiose bisher nicht identifiziert werden konnten, war es somit auch nicht möglich, das Paarungsverhalten einzelner Roggenchromosomen im tetrasomen Status zu analysieren.

Die kürzlich ausgearbeitete Giemsa-Differentialfärbemethode zur Analyse meiotischer Chromosomen (SCHLEGEL u. FRIEDRICH 1975) bietet nun erstmals die Möglichkeit einer präziseren Paarungsanalyse einzelner Chromosomen. Es lassen sich auf Grund des G-Bandenverteilungsmusters drei Chromosomentypen exakt sowie weitere zwei in manchen Fällen unterscheiden. Da die G-Banden weitgehend mit der Verteilung bzw. mit Regionen von konstitutivem Heterochromatin identisch sind, könnten derartige Untersuchungen auch gegebenenfalls Schlußfolgerungen über die Beziehungen zwischen der Chromosomenpaarung und der Funktion des Heterochromatins zulassen, zumal von THOMAS u. KALTSIKES (1974) bei *Triticale* nachgewiesen wurde, daß vornehmlich die heterochromatinreichen Roggenchromosomen zur partiellen Desynapsis neigen.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen könnten somit auch zum weiteren Verständnis des Mechanismus der Homologenpaarungen bei Autotetraploiden beitragen.

## Material und Methodik

Als Untersuchungsmaterial dienten Pflanzen der tetraploiden Roggensorten 'Dubbelstal' und 'Polyploida' sowie von Inzuchtlinien aus der Hellkornroggenpopulation „Stamm H 1/67“, die unter Freilandbedingungen kultiviert wurden. Von jeweils mehreren 28chromosomigen Genotypen wurden zum Zeitpunkt der Meiose Antheren in Alkohol-Eisessig (3:1) fixiert. Einige Antheren einer jeden Pflanze standen für die Herstellung von Feulgen-Quetschpräparaten zur Verfügung, während jeweils zwei weitere für die Giemsa-Differentialfärbung verwendet wurden. Nach dem bereits beschriebenen Verfahren (SCHLEGEL und FRIEDRICH, l. c.) wurden die Präparate einer warmen (60°C) gesättigten  $Ba(OH)_2$ -Lösung ausgesetzt, nach sorgfältigem Spülen in deionisiertem Wasser eine Stunde in eine  $2 \times SSC$ -Pufferlösung (60°C), pH-Wert 7,0 eingestellt und nachfolgend in einer 4%igen Giemsa-Lösung gefärbt.

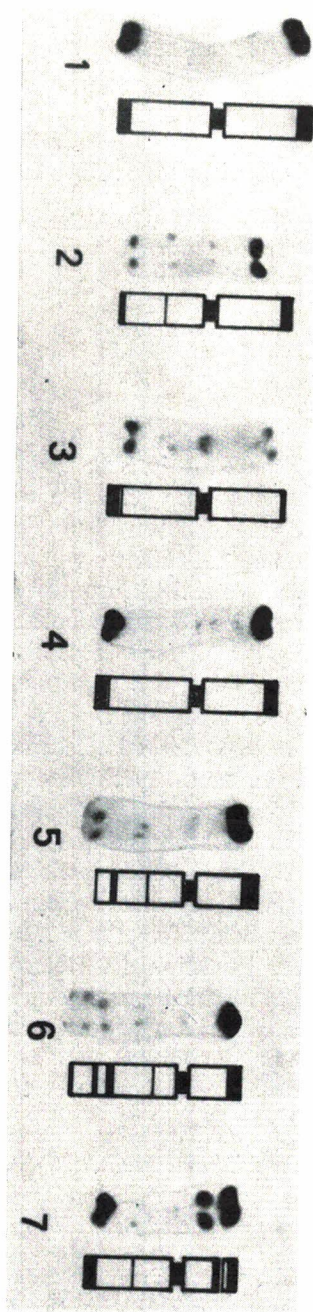


Abb. 1. Karyogramm des diploiden Roggens (Sorte 'Danae') nach Giemsa-Banding der Chromosomen  
(nach SCHLEGEL und FRIEDRICH, 1975)

Von allen Sorten bzw. der Population ist zunächst anhand der Feulgen-gefärbten Präparate die mittlere Häufigkeit von Uni-, Bi-, Tri- und Quadivalenten/PMZ in der MI ermittelt worden. An den Giemsa-gefärbten Präparaten wurden alle auswertbaren Zellen berücksichtigt, indem die Univalente sowie die nicht ringförmigen Chromosomenassoziationen jeweils drei Chromosomentypen zugeordnet wurden. In der ersten Gruppe sind die Chromosomen 1, 2, 3 und 4 mit Telomerenbanden an beiden Chromosomen-

enden eingeschlossen, in der zweiten Gruppe die Chromosomen 5 und 6 mit ausgeprägten Banden in terminaler Position an den kurzen Schenkeln und in der dritten Kategorie mit großer Wahrscheinlichkeit das SAT-Chromosom (7), das neben den beiden endständigen gefärbten Regionen eine weitere interstitielle nahe der SAT-Zone aufweist (vgl. Abb. 1).








*Ergebnisse*

Die Befunde der Chromosomenpaarung der Feulgen-Präparate sind der Tabelle 1 zu entnehmen.

Tabelle 1. Mittlere Häufigkeiten von MI-Konfigurationen dreier verschiedener Roggensorten/-populationen

Material	Anzahl unter-suchter PMZ	Mittlere Konfigurationen je PMZ										
		I	Ring	II Stab	ges.	pan	III chain	ges.	Ring	IV chain	sons.	ges.
I-Linien	200	0,23	8,02	1,54	9,56	0,09	0,06	0,16	1,77	0,28	0,01	2,06
'Dubbelstal'	200	0,25	8,66	1,68	10,34	0,08	0,05	0,13	1,35	0,31	-	1,66
'Polyploida'	200	0,17	8,28	1,14	9,42	0,06	0,12	0,19	1,89	0,20	-	2,10

Tabelle 2a-d. Die relativen und absoluten (in Klammern) Häufigkeiten der nicht-ringförmigen Chromosomenassoziationen in drei verschiedenen Chromosomentyp-Gruppierungen

Gruppe	Assoziationstyp	Sorten/Population			Erwartete Häufigkeiten (%)
		'Dubbelstal'	'Polyploida'	I-Linien	
<b>A. Univalente</b>					
1		87,50 (107)	79,62 (21)	85,30 (598)	57,14
2		8,33 (2)	17,59 (19)	14,69 (103)	28,58
3		4,16	2,77	1,42	14,28
<b>B. Bivalente</b>					
1		69,50 (57)	62,49 (153)	53,53 (439)	57,14
2		30,48 (109)	33,87 (84)	42,80 (351)	28,58
2		0 (0)	1,61 (4)	1,34 (11)	
3		0 (0)	2,01 (5)	2,31 (19)	

Gruppe	Assoziationsstyp	Sorten/Population			Erwartete Häufigkeiten (%)
		'Dubbelstal'	'Polyploida'	I-Linien	
<b>C. Trivalente</b>					
1		70,00 (7)	57,89 (33)	73,25 (63)	57,14
1		10,00 (1)	19,29 (11)	2,32 (2)	
2		20,00 (2)	22,80 (13)	16,27 (14)	28,58
2		0 (0)	0 (0)	2,32 (2)	
2		0 (0)	0 (0)	2,32 (2)	
3		0 (0)	0 (0)	3,48 (3)	14,28
<b>D. Quadrivalente</b>					
1		80,51 (62)	73,78 (197)	84,01 (184)	57,14
1		2,59 (2)	2,99 (8)	2,73 (6)	
1		0 (0)	0,37 (1)	0,45 (1)	
1		2,59 (2)	1,12 (3)	0 (0)	
1		0 (0)	0 (0)	0,45 (1)	



Gruppe	Assoziationstyp	Sorten/Population			Erwartete Häufigkeiten (%)
		'Dubbelstal'	'Polyploida'	I-Linien.	
2		9,09 (7)	16,74 (44)	3,65 (8)	28,58
2		1,29 (1)	1,49 (4)	2,73 (6)	
2		0 (0)	0,37 (1)	0 (0)	
2		2,59 (2)	0,37 (1)	0,45 (1)	
2		0 (0)	0,37 (1)	0 (0)	
2		1,29 (1)	1,12 (3)	0,45 (1)	
2		0 (0)	0 (0)	1,36 (3)	
2		0 (0)	0,37 (1)	0,45 (1)	
3		0 (0)	1,12 (3)	2,28 (5)	14,28
3		0 (0)	0 (0)	0,45 (1)	
3		0 (0)	0 (0)	0,90 (2)	

Die Univalent- und Trivalentfrequenz ist bei den beiden tetraploiden Sorten relativ gering. Die homologen Chromosomen der Inzuchtlinien weisen ein ähnliches Paarungsverhalten auf wie die heterozygoten Sorten. Es waren jedoch auch Linien darunter, die besonders Uni-, Stabbi-, Tri- sowie nicht ringförmige Quadrivalente bildeten. Die Anzahl von Quadrivalenten je PMZ liegt unter den Werten anderer Autoren (HILPERT 1957, HAZARIKA u. REES 1967, SCHLEGEL u. METTIN 1975).

Im zweiten Teil der Untersuchungen wurden aus den Giemsa-Präparaten zufalls-gemäß alle auswertbaren nicht ringförmigen Chromosomenverbindungen erfaßt und nach einem Schema, wie es aus Tabelle 2 zu ersehen ist, gruppiert. Dabei wurden die Häufigkeiten der verschiedenen Konfigurationen entsprechend den zufälligen Beobachtungen verwendet. Das führte zu sehr unterschiedlichen  $n$ -Werten. Dieser Umstand muß besonders bei Beurteilung der statistischen Ergebnisse berücksichtigt werden. Entsprechend den drei Chromosomentypen sind die Frequenzen der gefundenen verschiedenartigen Assoziationen dargestellt. Zu erwarten wäre, daß diese Assoziationstypen jeweils zu 57,14% (= 4/7) durch Chromosomen mit beiderseitigen Telomerenbanden, zu 28,57% (= 2/7) mit einseitigen Telomerenbanden und zu 14,28% (= 1/7) durch das SAT-Chromosom gebildet werden. Die gefundenen Häufigkeiten wichen in allen Fällen statistisch signifikant ( $\alpha < 1\%$ ) von diesem 4:2:1-Verhältnis ab. Diese Signifikanzen bleiben selbst dann bestehen, wenn man annimmt, daß die Assoziationen des Satellitenchromosoms u. U. mit in die erste Gruppe von Chromosomen eingeordnet wurden. Es zeigte sich somit, daß bei allen drei untersuchten Populationen die Univalente bevorzugt durch die Chromosomen 1, 2, 3 oder 4 gebildet werden, während die Chromosomen 5 und 6 sowie 7 einen geringeren Bindungsausfall zeigten. Die normal heterozygoten Sorten verhalten sich ähnlich wie die  $\pm$  homozygoten Inzuchtlinien.

Die Differenzen zu dem erwarteten Verhältnis sind bei den Stabbivalenten kleiner als bei den Univalenten. Bedeutsam ist jedoch hier der Befund, daß die Chromosomen mit einseitiger Telomerenbande beinahe ausschließlich in den heterochromatinfreien bzw. -armen Schenkeln paaren. Interstitielle Chiasmata wurden gleichfalls fast nur bei diesen Chromosomen und ihren Assoziationen beobachtet. Die unvollständig gepaarten Tri- und Quadrivalente werden analog wie bei den Univalenten bevorzugt von den heterochromatinreichen, mit beiderseitig durch terminale Banden gekennzeichneten Chromosomen gebildet. Insbesondere bei den quadrivalenten Verknüpfungen ist wieder erkennbar, daß in den Fällen, in denen wahlweise entweder heterochromatinreichere oder heterochromatinärmere Regionen paaren können, die letztgenannten dominieren.

Somit konnte in allen untersuchten Fällen ein gehäufterer Paarungsausfall bei heterochromatinreicheren Chromosomen oder -armen nachgewiesen werden, der bei den Univalenten mehr als 30% (bei zufälliger Verteilung) über dem kalkulierten Wert liegen konnte (vgl. Tab. 2). Dem entsprach eine stabilere Paarung der Roggenchromosomen 5, 6 bzw. 7.

#### *Diskussion*

Die Befunde bestätigen erneut die Vermutung (SCHLEGEL u. METTIN 1975), daß alle Roggenchromosomen im tetrasomen Status eine spezifische Paarungsfähigkeit besitzen. Noch nicht bewiesen ist, daß sich die Chromosomen innerhalb der vorgenommenen Gruppierungen unterschiedlich verhalten. Das muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Tabelle 3. Mittlere Konfigurationsverhältnisse der Chromosomen in Metaphase I für die primären Trisomie des Roggens (verändert nach BALKANDSCHIEWA und METTIN 1974)

Trisom	Anzahl unter-		Mittlere Konfigurationen je PMZ								
	suchter		I	II			III			triradial ges.	
	Pflanzen	Zellen		Ring	Stab	ges.	chain	pan	rod		
parvum	1	30	0,82	5,75	0,75	6,50	0,25	0,14	0	0	0,39
robustum	4	190	0,50	5,78	0,70	6,49	0,36	0,12	0	0,03	0,50
gramineum	4	175	0,51	5,72	0,74	6,46	0,48	0,03	0,01	0	0,52
nutans	2	100	0,51	5,89	0,62	6,51	0,46	0,01	0,02	0	0,49
pseudo-normale	11	550	0,33	5,87	0,39	6,27	0,43	0,24	0,02	0,02	0,71
erectum	5	250	0,47	5,74	0,73	6,47	0,42	0,10	0	0,02	0,53
gracile	5	350	0,72	5,60	1,12	6,72	0,17	0,08	0,01	0,02	0,28

Es zeigte sich jedoch relativ klar, daß die Chromosomen 5 und 6 sowie teilweise 7 weitaus seltener zu partiellem Paarungsausfall neigen als die verbleibenden. Untersuchungen an trisomen Roggenlinien ergaben hierfür bereits erste Hinweise (BALKANDSCHIEWA u. METTIN 1974). Die nach diesen Autoren benannten Trisomentypen „pseudo-normale“ und „erectum“ der Winterroggensorte 'Danae' entsprechen den hier beschriebenen Chromosomen 5 und 6. Diese beiden Linien wiesen die geringste Univalent- bzw. höchste Trivalentfrequenz auf (vgl. Tab. 3). Die Trisomenlinie „gracile“ (trisom für das SAT-Chromosom) dagegen bildet zwar im Vergleich zu den hier vorgelegten Giemsa-Befunden relativ viel Univalente, dafür jedoch weniger Trivalente als die übrigen Linien. Das wiederum korrespondiert mit den Resultaten des Giemsa-Banding. Die SAT-Chromosomen in den gefundenen bi-, tri- und quadrivalenten Assoziationen waren vorwiegend in den langen, heterochromatinäreren Armen gepaart. Die außergewöhnlich stark reduzierte Trivalenthäufigkeit der Trisomenlinie „gracile“ (Chromosom 7) im Vergleich zu den sechs restlichen Linien wäre demnach in der Weise zu erklären, daß jeweils nur zwei Chromosomen dieses Typs relativ leicht in den langen Armen als Stabbivalente paaren und das dritte homologe Chromosom univalent bleibt. Die Paarungswahrscheinlichkeit war für den kurzen Arm dieses Chromosoms nach den Giemsa-Befunden stets geringer. Die Paarung zu einem chain-Trivalent würde es aber erforderlich machen, daß es zu einer Paarung in diesen Armen kommt. Auf Grund dieser Situation muß sich natürlich die Univalentfrequenz je PMZ erhöhen.

Analog zu diesen Befunden kann angenommen werden, daß der geringe Überschuß von Stabbivalenten in der Chromosomengruppe 2 im Vergleich zu den kalkulierten Häufigkeiten bei den Uni-, Tri- und Quadrivalenten (vgl. Tab. 2) durch bevorzugte Bivalent-(Stabbivalent-)Assoziationen anstelle von Quadrivalentverknüpfungen zustande kommt. Vielfach war festzustellen, daß jeweils zwei hinsichtlich ihres Bandenmusters vollkommen identische Stäbe dieses Chromosomentyps beieinander lagen. Sie waren eindeutig durch die interstitiellen Banden im langen Schenkel dieser Chromosomen markiert.

Die auffällige präferentielle Assoziation der Homologen dieser Chromosomen in den jeweils langen Schenkeln ist zunächst durch drei verschiedene Ursachen erklärbar. Erstens kann angenommen werden, daß eine genetische kontrollierte Paarungsbeschränkung in einem der beiden Chromosomenarme zur Wirkung kommt. Zweitens sind diese Chromosomen durch eine submedianen bis subterminale Centromerinsertion gekenn-



zeichnet, womit die Paarungswahrscheinlichkeit eine Funktion der relativen Chromosomen(arm)länge sein kann (MATHER 1937, SYBENGA 1960, JOHN u. HENDERSON 1962, LEWIS u. JOHN 1963), und schließlich könnte die stärkere Heterochromatisierung in den kurzen Armen an sich eine Bedeutung für den Paarungsprozeß besitzen (MAGUIRE 1972, STACK u. CLARKE 1973). Wie groß die Anteile dieser verschiedenen Ursachen für die Determinierung des vorgefundenen Paarungsmusters sind, kann anhand dieser Untersuchungen nicht exakt bestimmt werden. Die Resultate lassen lediglich den Schluß zu, daß zwischen der Menge sowie Verteilung von Heterochromatin und der Homologenpaarung Beziehungen bestehen. Da diese Beziehungen sehr viel deutlicher beim autotetraploiden als beim diploiden Roggen zutage treten (SCHLEGEL u. FRIEDRICH 1975), besteht möglicherweise ein Zusammenhang mit der modifizierten Zeitdauer des Zellzyklus bei den Tetraploiden. Während BENNETT (1972) nachwies, daß annuelle Pflanzen eine geringere Menge Kern-DNS als perennierende besitzen, fand NAGL (1974) sogar Beweise, daß die Heterochromatinmenge pro Genom positiv mit der Reduktion des Zellzyklus bei annualen Pflanzenarten korreliert. Die erhöhte DNS- bzw. Heterochromatinmenge führt bei der autotetraploiden Gerste und dem autotetraploiden Roggen zur Verkürzung des Zellzyklus in der Mitose und der Meiosedauer (BENNETT u. SMITH 1972, FINCH u. BENNETT 1972).

Die Dauer der Meiose zwischen dem Leptotän und der Telophase II betrug beispielsweise beim diploiden Roggen ('Petkuser Sommerroggen') 51,2 h und der diploiden Gerste ('Sultan' u. 'Ymer') 61,8 h. Die entsprechenden tetraploiden Formen benötigten für diesen Zeitabschnitt nur 38,0 bzw. 39,0 h. Somit müssen bei diesen Autotetraploiden mehr Chromosomen in kürzerer Zeit paaren. Allein daraus lassen sich Paarungsstörungen bei den Polyploiden erklären.

Ungeachtet dessen könnte jedoch eine weitere Ursache für den partiellen Paarungsausfall beim 4x-Roggen verantwortlich gemacht werden. Bekannt ist, daß das Heterochromatin reich an repetitiver DNS ist (YUNIS u. YASMINEH 1971). Wie LIMA DE FARIA u. JAWORSKA (1972) sowie AYONOADU u. REES (1973) weiterhin feststellten, beginnt und endet die DNS-Replikation in den heterochromatischen Telomeren der Roggenchromosomen später als in den anliegenden Regionen. Da die Meiose des diploiden Roggens, wie bereits oben angeführt, relativ langsam abläuft, müßte das zu Störungen im Replikationsgeschehen in den Telomeren des 4x-Roggens führen, falls es zu keiner Anpassung an den kürzeren Meioseverlauf kommt. Weiterhin wird vermutet, daß die Homologenpaarung der Roggenchromosomen an den Chromosomenenden, in den Zygotomeren (SYBENGA 1966) nahe den Telomeren beginnt. In Übereinstimmung mit THOMAS u. KALTSIKES (1974) könnte man annehmen, daß die spätere DNS-Replikation in den Telomeren den Beginn und den Verlauf der Homologenpaarung beeinträchtigt. Die Überschneidung von Replikationsphase und Prophasepaarung in den heterochromatischen Telomeren könnte somit eine primäre Ursache für den Paarungsausfall bei bestimmten Chromosomen sein. Die vorliegenden Ergebnisse deuten darauf hin, daß es sich insbesondere um die heterochromatinreichen, durch ausgeprägte Telomerenbanden markierten Chromosomen bzw. -arme handelt, deren Zeitbedarf für die Replikation und Prophasepaarung möglicherweise am wenigsten dem verkürzten Mitose- und Meiosezyklus des tetraploiden Roggens angepaßt ist.

Demzufolge wären diploide Roggengenotypen mit kleineren heterochromatischen Banden gegebenenfalls besser für die Polyploidisierung geeignet als solche mit größeren. Es müßte geprüft werden, ob eine derartige Genotypenvariabilität in diploiden Popu-



lationen vorhanden ist. Es ist bekannt, daß das Bandenmuster und der Heterochromatinanteil sowohl innerhalb der Art *S. cereale* (eigene Befunde, unveröffentlicht; TSCHAPOVA 1975, persönliche Mitteilung) als auch zwischen den Arten der Gattung *Secale* variieren kann (THOMAS u. KALTSIKES 1974, BENNETT u. SMITH 1975, TSCHAPOVA 1975, persönliche Mitteilung). Andererseits bestünde die Möglichkeit innerhalb tetraploider Roggenpopulationen solche Genotypen mit geringem Heterochromatinanteil zu selektieren.

### *Zusammenfassung*

Das meiotische Paarungsverhalten der Chromosomen verschiedener tetraploider Roggenpopulationen wurde mittels Feulgen- und Banding-Verfahren analysiert. Das Giemsa-Banding ermöglichte es, drei Chromosomentypen zu identifizieren sowie deren Paarungsverhalten festzustellen. Auf dieser Grundlage wurden Univalente sowie alle nichtringförmigen Chromosomenassoziationen, die die unvollständige Homologenpaarung repräsentieren, den drei erkennbaren Chromosomentypen zugeordnet. Zur ersten Gruppe gehörten Chromosomen mit ausgeprägten Telomerenbänden an beiden Armen (1, 2, 3 und 4), zur zweiten die Chromosomen mit einer Telomerenbande (5 und 6) und zur dritten Kategorie das SAT-Chromosom mit zwei Telomerenbänden und einer stärkeren interstitiellen nahe der SAT-Zone. Es zeigte sich, daß die Chromosomen der ersten Gruppe unerwartet häufiger zur Univalenz bzw. erhöhtem Paarungsausfall neigen als die verbleibenden. Die Beziehungen zwischen dem Heterochromatinanteil bzw. dessen Verteilung entlang der Chromosomen und der Homologenpaarung werden diskutiert. Unter Berücksichtigung der vergleichbar kürzeren Meiosedauer des 4x-Roggens ist es möglich, daß die längere DNS-Replikation in den Telomerenbereichen Störungen der nachfolgenden Homologenassoziation in der Prophase hervorruft, zumal die Paarungsinitialpunkte beim Roggen nahe den Telomeren gelegen sind. Damit könnte die partielle Synapsis insbesondere der heterochromatinreicheren Chromosomen bzw. -armen erklärt werden.

### *Summary*

#### **Studies on the Meiotic Behaviour of Giemsa-Stained Chromosomes in Autotetraploid Rye (*Secale cereale* L.)**

The meiotic pairing behaviour of chromosomes of several autotetraploid rye populations was analyzed after Feulgen staining and Giemsa banding. Based on the specific banding patterns of three main types of meiotic chromosomes a number of pairing configurations could be classified. On this basis all univalents and no ring-shaped associations were arranged in the adequate groups. The first group included the configurations of chromosomes with large terminal bands on both arms (1, 2, 3 and 4), the second those with one telomeric band only (5 and 6) and the third the configurations of the satellite chromosome with two telomeric bands and an additional intercalary band near the nucleolar region (7). There is good evidence that univalents and configurations with an incomplete pairing are mainly formed by those chromosomes or chromosome arms with large heterochromatic blocks. The relations between the amount and distribution of heterochromatin and the pairing process are discussed. Considering the shorter meiotic timing in the tetraploid rye it is to be supposed that the late DNA repli-

cation at the ends of rye chromosomes has an influence on homologous pairing during prophase, particularly as the regions of pairing initiation in rye are localized near the telomeres.

### Schriftenverzeichnis

- AYONOADU, U., and H. REES, 1973, DNA synthesis in rye chromosomes. *Heredity* 30: 233–240.
- BALKANDSCHIEWA, J., and D. METTIN, 1974, Morphologie und Zytologie der primären Trisomie der Winterroggensorte 'Danae'. *Arch. Züchtungsforsch.* 4: 19–28.
- BENNETT, M. D., 1972, Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. *Proc. R. Soc.* 181: 109–135.
- , and J. B. SMITH, 1972, The effect of polyploidy on meiotic duration and pollen development in cereal anthers. *Proc. R. Soc.* 181: 81–107.
- , and –, 1975, Report of Plant Breeding Institute, Cambridge.
- FINCH, R. A., and M. D. BENNETT, 1972, The duration of meiosis in diploid and tetraploid barley. *Can. J. Genet. Cytol.* 14: 507–515.
- HAZARIKA, M. H., and H. REES, 1967, Genotypical control of chromosome behaviour in rye. X. Chromosome pairing and fertility in autotetraploids. *Heredity* 22: 317–332.
- HILPERT, G., 1957, Effect of selection for meiotic behaviour in autotetraploid rye. *Hereditas* 43: 318–322.
- JOHN, B., and S. A. HENDERSON, 1962, Asynapsis and polyploidy in *Schistocerca paranensis*. *Chromosoma* 13: 111–147.
- LEWIS, K. R., and B. JOHN, 1963, Chromosome marker. J. A. Churchill, Ltd., London.
- LIMA DE FARIA, A., and H. JAWORSKA, 1968, Late DNA synthesis in heterochromatin. *Nature* 217: 138–142.
- , and –, 1972, The relation between chromosome size gradient and sequence of DNA replication in rye. *Hereditas* 70: 39–58.
- MAGUIRE, M. R., 1972, Role of heterochromatin in homologous chromosome pairing: evaluation of evidence. *Science* 176: 543–544.
- MATHER, K., 1937, The determination of position in crossing-over. II. The chromosome length – chiasma frequency relation. *Cytologia (Jub. Vol.)*: 514–526.
- NAGL, W., 1974, Heterochromatin in the control of cell cycle duration. *Nature* 249: 53–54.
- SCHLEGEL, R., und I. FRIEDRICH, 1975, Erste Untersuchungen zum meiotischen Paarungsverhalten Giemsa-markierter Chromosomen des diploiden Roggens (*Secale cereale* L.). *Biol. Rundschau* 13: 300–305.
- , und D. METTIN, 1975, Untersuchungen an Valenzkreuzungen beim Roggen (*Secale cereale* L.). IV. Über die Beziehungen zwischen Meioseverhalten und Fertilität bei halbmeiotisch entstandenen tetraploiden Bastarden. *Biol. Zbl.* 94: 295–315.
- STACK, S. M., and C. R. CLARKE, 1973, Differential Giemsa staining of the telomeres of *Allium cepa* chromosomes: observations related to chromosome pairing. *Canad. J. Genet. Cytol.* 15: 619–624.
- SYBENGA, J., 1960, Non random distribution of chiasmata in rye, *Crotalaria* and coffee. *Chromosoma* 11: 441–455.
- , 1966, The zygomere as hypothetical unit of chromosome pairing initiation. *Genetica* 37: 186–198.
- THOMAS, J. B., and P. J. KALTSIKES, 1974, A possible effect of heterochromatin on chromosome pairing. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 71: 2787–2790.
- TIMMIS, J. N., and H. REES, 1971, A pairing restriction at pachytene upon multivalent formation in autotetraploids. *Heredity* 26: 269–275.
- YUNIS, J. J., and W. G. YASMINEH, 1971, Heterochromatin, satellite DNA and cell function. *Science* 174: 1200–1209.

Eingegangen am 13. Oktober, angenommen am 3. November 1975.

Anschrift der Verfasser: Dr. R. SCHLEGEL, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Lehrstuhl für Pflanzenzüchtung, DDR-4104 Hohenthurm, Berliner Str. 2;  
Dipl. agr. ing. H. LIEBELT, Institut für Pflanzenzüchtung der Akademie der Landwirtschaftswissenschaften der DDR, DDR-2601 Gülzow-Güstrow.