

Untersuchungen an Valenzkreuzungen beim Roggen (*Secale cereale* L.)

IV. Über die Beziehungen zwischen Meioseverhalten und Fertilität bei halbmeiotisch entstandenen tetraploiden Bastarden

Von R. SCHLEGEL und D. METTIN

Lehrstuhl für Pflanzenzüchtung Hohenthurm/Halle
der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Mit 9 Abbildungen

1. Einleitung

Als eine der wesentlichsten Ursachen für die Fertilitätsreduktion bei Autotetraploiden wird das nicht stabilisierte Chromosomenverhalten während der Meiose angesehen (MÜNTZING 1936, 1943, 1951; PLARRE 1954; HILPERT 1957; BREMER u. BREMER-REINDERS 1958; SKIEBE 1966; TARKOWSKI 1968; AASTVEIT 1968; KOLOBAEVA u. FEDOROV 1968; KOLOBAEVA 1969).

Die Folge davon ist die Entstehung numerisch oder strukturell aberranter Gameten bzw. aneuploider Nachkommen, die die Leistungsfähigkeit der gesamten Population senken.

Durch Auslese von Pflanzen mit einer regulären Meiose konnten in verschiedenen Fällen Fertilitätsverbesserungen erreicht werden. Die Meinungen darüber, was unter regulärem cytologischem Verhalten bei Autotetraploiden zu verstehen ist, sind jedoch sehr widersprüchlich. Bereits DARLINGTON (1937) machte die in der Meiose auftretenden Multivalente für die Sterilität verantwortlich. Während PLARRE (1954) sowie BREMER u. BREMER-REINDERS (1958) eine störungslose Quadrivalentpaarung oder auch einen hohen Anteil von bivalenten Assoziationen mit einer guten Fertilität in Zusammenhang bringen, finden andere Autoren keine Beziehungen zwischen dem Ausmaß der Sterilität und der Multi- bzw. Bivalentbildung (MÜNTZING 1936 u. 1951; MORRISON u. RAJHATHY 1960; MOORE 1963).

Von anderen Autoren (ROSEWEIR u. REES 1962; HAZARIKA u. REES 1967; GROWLEY und REES 1968) wird jedoch auch eine hohe Quadrivalentfrequenz mit bestimmtem Koorientierungstyp als Kriterium für eine normale Verteilung der Chromosomen angesehen. Dabei wird das Ausmaß der Quadrivalentbildung durch die Chiasmafrequenz bestimmt, und diese unterliegt weitgehend einer genetischen Kontrolle. Somit sollte durch eine cytologische Selektion von Individuen mit hoher Quadrivalentbildung der Anteil von Pollenmutterzellen (PMZ) mit aberranter Chromosomenzahl reduziert und dadurch die Aneuploidenfrequenz verringert werden. Bei der Auswahl von diploidem Ausgangsmaterial für Polyploidisierungszwecke wären damit Genotypen mit hoher Chiasmafrequenz besonders geeignet.

In Ausnutzung dieses Erkenntnis könnte das von METTIN u. MÜLLER (1970) sowie MÜLLER u. METTIN (1970) vorgeschlagene Verfahren zur Herstellung halbmeiotisch

tetraploider Roggenbastarde genutzt und weiterentwickelt werden, um zielgerichtet neues tetraploides Zuchtmaterial herzustellen, nachdem von JAHR, SKIEBE u. STEIN (1963) für einige andere Objekte berichtet worden ist, daß über unreduzierte Gameten (meiotisch) entstandene Polyploide eine vergleichsweise bessere Fertilität aufwiesen als mitotisch induzierte.

Notwendige Voraussetzung für die Untersuchungen der Beziehungen zwischen chromosomalem Paarungsverhalten und Fertilität an derartig hergestellten Bastarden war jedoch das Vorhandensein einer Variabilität hinsichtlich solcher chromosomaler Merkmale wie Chiasmahäufigkeit und Koorientierungstypen der Paarungsverbände. Es war außerdem zu klären, in welchem Maße die Assoziationshäufigkeit der potentiell paarungsfähigen homologen Chromosomen genetisch determiniert ist und inwieweit die Anzahl der Multivalentkonfigurationen/PMZ vom Genotyp oder von bestimmten karyomorphologischen Bedingungen abhängig ist (SCHLEGEL 1973; SCHLEGEL u. METTIN 1975a, b und c).

Mit der vorliegenden Arbeit soll somit ein Beitrag zur Klärung der Beziehungen zwischen Paarungsverhalten der Chromosomen und Fertilität beim Roggen geleistet werden, da noch immer unentschieden ist, ob eine Stabilisierung der Meiose des tetraploiden Roggens durch überwiegende Quadrivalentformation bei konvergentem Koorientierungsverhalten oder durch ein System präferentieller Bivalentpaarung (SYBENGA 1965, 1969, 1973) erreicht werden kann.

2. Material und Methodik

Für die Untersuchungen wurden Pflanzen verschiedener diploider ('Danae', 'Petkuser Kurzstroh', 'Carsten's Roggen' – im weiteren als 'Petkuser Kurz' und 'Karsten Kurz' bezeichnet –, 'Kungs II' und eine braunrostresistente Linie) sowie tetraploider Roggenpopulationen bzw. -sorten (Hellkornroggen Stamm H1/67) aus dem Hohenthurmer Sortiments- und Zuchtmaterial verwendet. Die Herstellung der tetraploiden Bastarde erfolgte gemäß der bereits mehrfach beschriebenen Valenzkreuzungstechnik (METTIN, MÜLLER u. SCHLEGEL 1972). Dabei wurde in der Weise verfahren, daß di- und tetraploide Einzelpflanzen (Genotypen) ausreichend vegetativ vermehrt (verklont) wurden und dann jeweils ein meiotisch und mitotisch analysierter tetraploider weiblicher Kreuzungspartner (Genotyp) mit drei verschiedenen, ebenfalls cytologisch analysierten diploiden Pollenpartnern (Genotypen) unter Isolierhauben frei miteinander abblühen konnten (Abb. 1). Auf Grund des verwendeten Markierungsfaktors (Kornfarbe) konnten alle grüngefärbten tri- und tetraploiden Karyopsen in den Ähren des hellkörnigen tetraploiden Partners als Xenien und somit als Bastarde erkannt werden. Nur die tetraploiden Bastarde, die aus der Verschmelzung einer reduzierten Eizelle mit einem unreduzierten Pollen resultieren, wurden in die weiteren Untersuchungen einbezogen. Sie wurden nach SKIEBE (1958) als Pl_1 -Bastarde bezeichnet. Nach somati-

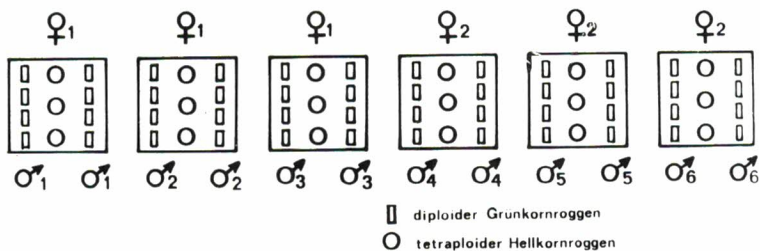


Abb. 1. Anlagenschema der geklonten di- und tetraploiden Pflanzen für die Valenzkreuzungen

gesamt 140 Pl_1 -Bastarden zur Verfügung (Tab.2). Davon konnten 17 Bastardnachkommen aus der Kombination mit verschiedenen diploiden Pollenpartnern (Genotypen) der braunrostresistenten Linie, 51 mit Partnern der Sorte 'Karsten Kurz', 35 mit der Sorte 'Danae', 1 mit der Sorte 'Petkuser Kurz' und 33 mit der Sorte 'Kungs II' ausgewertet werden. Neben den relativ großen Unterschieden der Gesamtnachkommenschaftsmittel lassen sich auch noch vergleichsweise große Differenzen zwischen den einzelnen Bastardnachkommenschaften in Abhängigkeit von den Pollenpartnern nachweisen. Das betrifft u. a. die Bi- und Quadrivalentfrequenz, die von 6,58–8,57^{II} bzw. von 2,46–3,55^{IV} je PMZ variiert. Damit ist aber nur in wenigen Fällen eine gleichsinnige Variation der Chiasmafrequenz verbunden. Noch deutlicher sind die Unterschiede, wenn man diese Werte mit denen des Kontrollmaterials vergleicht. Die Quadrivalent-häufigkeit/PMZ ist gegenüber der Kontrolle durchschnittlich um 0,65 geringer, währenddem die Bivalentrate/PMZ um 1,26 erhöht ist. Es sind bei den Bastarden bedeutend mehr Chromosomen zu Bivalenten assoziiert als zu erwarten war. Neben der annähernd gleichen Häufigkeit von Uni- und Trivalenten bei allen Kombinationen und auch der Kontrolle liegt jedoch die Anzahl der Univalente/PMZ in allen Fällen über der der Trivalente. Das bedeutet, daß außer den Univalenten, die durch unvollständige Quadrivalentassoziation (Tri- plus Univalent) entstehen, etwa noch einmal so viele Univalente durch unvollständige Bivalentpaarung gebildet werden. Da aber generell eine Zunahme der Univalentzahl/PMZ mit einer Erhöhung der Trivalentrate verbunden (Abb. 2) und die Univalenthäufigkeit stets größer als die Trivalenthäufigkeit ist, bedeutet das, daß die Formation der beiden Konfigurationstypen in gleicher Weise und weitgehend unabhängig von der Quadrivalent- und Bivalentpaarung zustande kommt.

Zwischen der Chiasma- und der Univalenthäufigkeit einerseits sowie der Univalent- und der Quadrivalenthäufigkeit andererseits bestehen erwartungsgemäß nega-

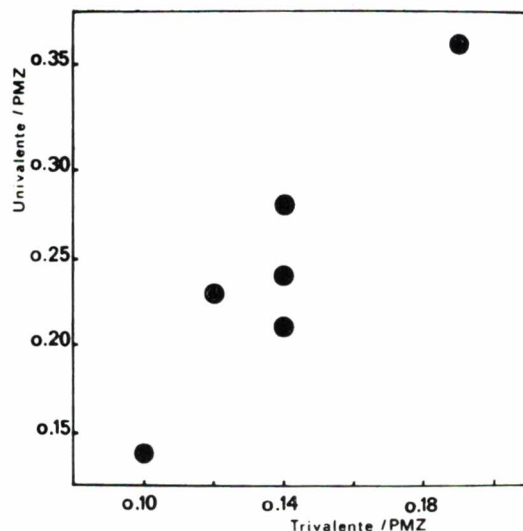


Abb. 2. Korrelation zwischen der Uni- und Trivalenthäufigkeit/PMZ bei halbmeiotisch tetraploiden Roggenbastarden

Tabelle 2. Das Meioseverhalten halbmehiotisch entstandener tetraploider Bastarde aus Kreuzungen von tetraploidem Helmkornroggen mit verschiedenen diploiden Formen 1972

Kreuzungskombination	Anzahl untersuchter Bastarde		PMZ	mittlere MI-Konfigurationen/PMZ										Chiasmata/ PMZ			
				II					III		IV						
				I	Ring	Stab	ges.	s ²	ges.	Ring	chain	son.	ges.			s ²	\bar{x}
× rostr. Linie																	
	3	90	0,92	6,79	0,86	7,64	0,08									25,04	0,04
	4	120	0,34	6,73	1,10	7,83	0,05	0,12	1,83	0,89	0,18	2,90	0,01	25,78	0,02		
	6	180	0,26	6,96	1,03	8,00	0,03	0,11	1,77	0,96	0,11	2,85	0,01	25,81	0,01		
	3	90	0,12	7,06	0,82	7,88	0,04	0,07	2,18	0,71	0,06	2,96	0,01	26,47	0,02		
K 5 X-63 × XI-80	1	30	0,30	7,43	0,53	7,97	0,16	0,10	2,50	0,30	0,07	2,87	0,04	26,80	0,06		
gesamt	17	510	0,36	6,92	0,65	7,87	0,01	0,19	1,84	0,87	0,11	2,82	0,003	25,85	0,005		
× Petkuser Kurz																	
K 6 X-28 × XII-25	4	120	0,17	6,21	1,07	7,22	0,13	0,09	2,46	0,76	0,08	3,28	0,02	26,12	0,04		
× Kungs II																	
	2	60	0,36	7,10	0,88	7,98	0,10	0,05	1,93	0,78	0,11	2,86	0,03	25,93	0,06		
	5	150	0,27	5,57	1,01	6,58	0,05	0,13	2,39	0,99	0,17	3,55	0,01	25,45	0,02		
	14	420	0,24	6,18	0,89	7,07	0,01	0,14	2,24	1,00	0,07	3,30	0,004	26,01	0,006		
	5	150	0,22	6,43	1,24	7,67	0,04	0,10	2,11	0,85	0,04	3,01	0,01	25,82	0,03		
K 11 X-60 × XII-53	4	120	0,18	6,47	1,33	7,80	0,06	0,12	1,73	1,17	0,09	2,59	0,02	25,63	0,05		
gesamt	33	990	0,23	6,24	1,03	7,27	0,006	0,12	2,18	0,94	0,09	3,21	0,001	25,93	0,06		

scher Chromosomenzahlbestimmung und Aussonderung aller aneuploiden Pflanzen wurden die 28-chromosomigen Pl_1 -Bastarde, wiederum als Klone vermehrt, in ein speziell hierfür angelegtes Bestäuberfeld (tetraploider Hellkornroggen Stamm H1/67) in dreifacher Wiederholung zufallsgemäß ausgepflanzt und blühten darin frei ab. An diesen Bastardpflanzen wurde das Meioseverhalten in der Metaphase I (MI) sowie die Fertilität (Kornzahl/Blütchen) nach freier Abblüte ermittelt. Daneben wurde die Häufigkeit von grün- und hellgefärbten Karyopsen je Pflanze erfaßt. Die Einzelbefunde der drei Klonteile je Genotyp konnten auf Grund der genetischen Identität statistisch als Wiederholungen verarbeitet werden. Die Auswertung der Fertilität erfolgte an maximal 10 zufällig ausgewählten Hauptähren je Bastard.

Als Kontrolle dazu dienten ebenfalls zufällig der Bestäuberpopulation entnommene Hauptähren von Pflanzen aus der Nachbarschaft der zu prüfenden Bastarde. Auf Grund des im Kreuzungsjahr ausgewerteten Meioseverhaltens war es möglich, unter Berücksichtigung der Jahresinteraktion einen Eltern-Nachkommenschaft-Vergleich durchzuführen.

Die Bestimmung der somatischen Chromosomenzahl erfolgte an Wurzelspitzenmeristemen nach α -Bromnaphthalin-Vorbehandlung und Färbung nach Feulgen; die Meiose wurde ausschließlich an Pollenmutterzellen (3:1-Alkohol: Eisessig-Fixierung, Färbung gemäß Feulgen) untersucht. Die Karyotypanalyse beschränkte sich auf Karyopsen der diploiden Sorten 'Danae' und 'Karsten Kurz'. Die Identifizierung und Vermessung der Chromosomen erfolgte an 5 Metaphaseplatten von jeweils 5 Pflanzen. Der Stichprobenumfang für die meiotische Analyse wurde auf Grund einer statistischen Ermittlung (SCHLEGEL 1973) auf mindestens 20 PMZ/Genotyp festgelegt. Als Irrtumswahrscheinlichkeit wurde generell $\alpha \leq 1\%$ vorgegeben.

3. Ergebnisse

3.1. Meiosebefunde

Ausgehend vom Paarungsverhalten der verwendeten di- und tetraploiden elterlichen Genotypen und der gefundenen statistisch signifikanten Differenzen (SCHLEGEL u. METTIN 1975b und c) sollte eine ähnliche Variation auch zwischen den Pl_1 -Bastarden zu erwarten sein. Verglichen wurde das Paarungsverhalten der Diploiden (Chiasmafrequenz und Stabbivalentenhäufigkeit) mit der Chiasmafrequenz sowie der Häufigkeit der Konfigurationstypen der Pl_1 -Bastarde. Das Verhalten der Kreuzungspartner bei zwei Valenzkreuzungen und das der daraus hervorgegangenen Bastarde aus den Jahren 1970 und 1971 wurde in einem Vorversuch ausgewertet (vgl. Tab. 1). Der statistische Test ergab, daß sich die beiden weiblichen Genotypen I-18 und I-57 im Jahre 1970 in ihrer Chiasma- und Quadrivalentenhäufigkeit nicht signifikant unterschieden. Uni- und Trivalente waren ebenfalls etwa gleich häufig. Demgegenüber war die Differenz der Chiasmata/PMZ zwischen den beiden diploiden Vatergenotypen II-46 und V-9 von 1,11 Chiasmata/PMZ signifikant. Der anschließende Vergleich bei den Kreuzungsnachkommen 1971 ergab, daß die interindividuelle Variabilität innerhalb der Nachkommenschaften, insbesondere der Kombination 1, nicht unerheblich war. Trotzdem zeigte sich im Vergleich des elterlichen Meioseverhaltens mit dem der Bastarde (als Gesamtdurchschnitt aller Bastarde der jeweiligen Kombination), daß die höhere Chiasmafrequenz des Vatergenotyps II-46 in der Nachkommenschaft eine signifikant höhere Quadrivalentenhäufigkeit bewirkte. Hinsichtlich der chiasmatischen Verhältnisse lassen sich keine klaren Aussagen machen, da einige Pflanzen (z. B. XX-31) trotz überdurchschnittlicher Quadrivalentenhäufigkeit eine unerwartet niedrige Chiasmazahl aufwiesen. Für Uni- und Trivalente konnten auf Grund ihrer relativ geringen Häufigkeit keine markanten Unterschiede gefunden werden. Das vermehrte Vorkommen von Quadrivalenten bei den Bastarden der Kombination 1 ist somit vornehmlich mit einer Reduktion der Bivalentzahl verbunden.

Diese ersten Untersuchungen wurden 1971/72 mit einem größeren Materialumfang fortgeführt. Dazu standen 28 derartige Eltern-Nachkommenschaft-Vergleiche mit ins-

Tabelle 1. Vergleich des Meioseverhaltens von Valenzkreuzungseltern mit ihren tetraploiden Nachkommen sowie deren Fertilität 1970/71

Nr. der Kombination bzw. der Einzelpfl.	Anzahl unter- suchter PMZ	mittlere MI-Konfigurationen/PMZ										Chiasmata PMZ		Fertilität (%)
		I	II		III		IV				\bar{x}	s ²		
		Ring	Stab	ges.	ges.	Ring	chain	son.	ges.	s ²				
Kombination 1														
Eltern														
I-18 (4x)	22	6,00	0,82	6,82	0,18	2,09	1,18	0,18	3,45	0,08	26,45	0,05	—	
II-46 (2x)	100	6,87	0,13	7,00	0	0	0	0	0	0	15,18	0,01	—	
Pl ₁														
XX- 2 (4x)	20	5,70	0,60	6,30	0,15	2,40	1,05	0,20	3,65	0,05	27,35	0,15	21,7	
XX- 5 (4x)	50	5,50	0,98	6,48	0,10	2,00	1,56	0,08	3,64	0,02	25,56	0,03	33,2	
XX- 6 (4x)	50	5,60	0,70	6,30	0,04	2,56	1,20	0,06	3,82	0,06	26,40	0,08	41,1	
XX-15 (4x)	30	4,97	0,66	5,63	0,16	2,43	1,28	0,02	3,73	0,05	26,66	0,01	39,9	
XX-31 (4x)	20	4,43	0,17	4,60	0,15	2,62	1,76	0,12	4,50	0,05	25,15	0,06	45,0	
XX-33 (4x)	25	4,04	0,76	4,80	0,04	2,88	1,64	0,04	4,56	0,02	26,32	0,08	38,7	
gesamt	195	5,05	0,74	5,96	0,10	2,48	1,41	0,08	3,91	—	26,32	—	35,9	
Kombination 2														
Eltern														
I -57 (4x)	50	5,15	0,70	5,85	0,11	3,01	0,86	0,05	3,94	0,02	26,96	0,26	—	
V- 9 (2x)	70	5,83	1,17	7,00	0	0	0	0	0	0	14,07	0,02	—	
Pl ₁														
XX-17 (4x)	100	6,62	0,92	7,54	0,19	1,95	1,04	0,10	3,09	0,02	26,99	0,07	51,3	
XX-34 (4x)	25	6,12	0,84	6,96	0,04	2,12	1,16	0,20	3,48	0,05	26,12	0,10	48,9	
gesamt	125	6,52	0,90	7,46	0,11	1,98	1,06	0,12	3,17	—	26,82	—	50,5	
Kontrolle	1095	6,12	0,93	7,05	0,12	2,23	0,96	0,12	3,31	—	26,38	—	64,8	

× Karsten Kurz	1	30	0,43	6,60	1,33	7,93	0,08	0,43	1,40	1,20	0	2,60	0,03	24,53	0,69
K 12 X-16 × XIII-5	20	600	0,18	6,68	1,00	7,69	0,01	0,10	2,15	0,80	0,09	3,04	0,004	26,20	0,01
K 13 X-24 × XIII-12	2	60	0,33	6,96	0,78	7,75	0,08	0,23	2,06	0,70	0,10	2,86	0,06	26,08	0,04
K 14 X-5 × XIII-19	2	60	0,07	5,20	1,73	6,93	0,24	0,07	2,30	1,13	0,03	3,47	0,05	25,07	0,07
K 15 X-34 × XIII-41	1	30	0,07	5,20	1,73	6,93	0,24	0,07	2,30	1,13	0,03	3,47	0,05	25,07	0,07
K 16 X-45 × XIII-43	5	150	0,26	6,51	1,19	7,70	0,05	0,10	2,15	0,81	0,05	3,01	0,01	25,69	0,02
K 17 X-49 × XIII-45	11	330	0,31	7,27	1,05	8,32	0,02	0,17	1,66	0,90	0,06	2,63	0,002	25,86	0,001
K 18 X-44 × XIII-47	8	240	0,14	6,77	1,05	7,82	0,03	0,10	2,09	0,84	0,05	2,98	0,001	26,13	0,01
K 19 X-52 × XIII-50	1	30	0,33	7,00	1,60	8,60	0,21	0,20	1,63	0,80	0,03	2,47	0,05	25,20	0,19
gesamt	51	1530	0,23	6,79	1,07	7,86	0,004	0,14	2,00	0,83	0,07	2,90	0,001	25,96	0,02
× Danae															
K 21 X-254 × XIV-11	3	90	0,22	6,61	0,87	7,48	0,05	0,08	2,27	0,74	0,10	3,12	0,02	26,42	0,02
K 22 X-304 × XIV-13	6	180	0,22	7,05	1,00	8,06	0,03	0,12	2,04	0,76	0,02	2,83	0,01	26,13	0,01
K 23 X-255 × XIV-24	3	90	0,22	7,26	0,76	8,02	0,05	0,13	2,08	0,66	0,07	2,83	0,01	26,58	0,02
K 24 X-811 × XIV-26	3	90	0,07	6,48	0,95	7,44	0,07	0,03	2,26	0,87	0,08	3,23	0,03	26,32	0,02
K 25 X-82 × XIV-75	1	30	0,23	7,50	1,07	8,57	0,17	0,17	1,83	0,67	0	2,50	0,04	26,03	0,07
K 26 X-104 × XIV-75	8	240	0,18	7,02	0,73	7,76	0,02	0,12	2,27	0,62	0,06	2,97	0,01	25,52	0,01
K 27 X-112 × XIV-77	8	240	0,53	6,48	1,56	8,05	0,02	0,24	1,60	0,98	0,06	2,65	0,01	25,06	0,02
K 28 X-112 × XIV-78	3	90	0,26	6,23	1,63	7,87	0,08	0,11	1,82	0,98	0,10	2,90	0,02	25,47	0,05
gesamt	35	1050	0,28	6,79	1,09	7,88	0,005	0,14	2,01	0,80	0,07	2,88	0,002	26,00	0,01
Kontrolle	5	150	0,24	5,57	0,77	6,34	0,03	0,14	2,70	0,90	0,07	3,67	0,01	26,29	0,01

tive Korrelationen (Abb. 3), die jedoch bei Einbeziehung aller Einzelbefunde und deren großer Variationsbreite nicht mehr nachzuweisen waren. Für die Quadrivalent- und Bivalenthäufigkeit wurden unter Zugrundelegung der Irrtumswahrscheinlichkeit $\alpha \leq 1\%$ signifikante Differenzen zwischen den Bastarden auch innerhalb einzelner Kreuzungsnachkommenschaften, die hier nicht im einzelnen wiedergegeben sind, festgestellt. Die Variabilität der Bivalentfrequenz/PMZ war jedoch zwischen den Nachkommen aus der Kreuzung mit Vätern der rostresistenten Linie und 'Danae' weniger stark ausgeprägt. Die extremsten Werte lagen bei $5,57^{II}/PMZ$ bzw. $9,86^{II}/PMZ$, in wenigen Zellen sogar bei 0^{II} bzw. 14^{II} (Details bei SCHLEGEL 1973). Von den Bivalenten sind im

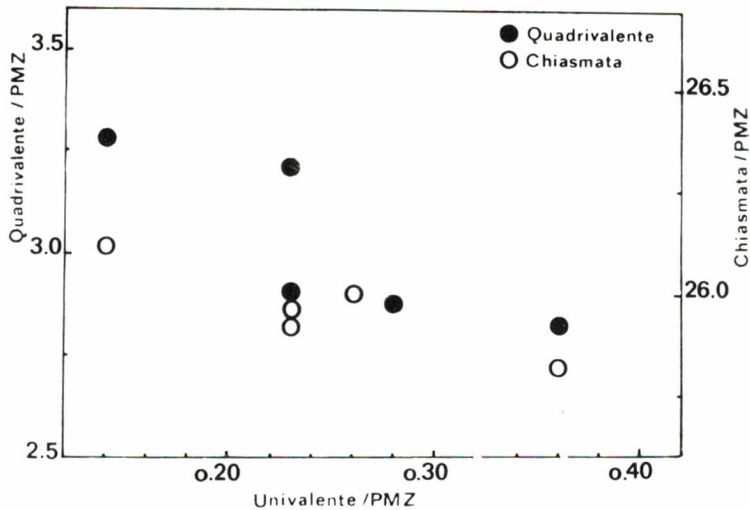


Abb. 3. Korrelation zwischen der Uni- sowie Quadri- und der Chiasmahäufigkeit/PMZ bei halbmeiotisch tetraploiden Bastarden

Mittel 12% in der Stabform assoziiert. Die Steigerung der Gesamtzahl der Bivalente/PMZ steht in keiner Beziehung zur Höhe der mittleren Stabbivalentzahl, was bei einer allgemeinen Reduktion der Chiasmazahl erwartet werden könnte. Eine zufällige Entstehung dieser Konfigurationen ist damit unwahrscheinlich. Zur Univalentfrequenz sowie zur Gesamtbivalentvarianz ist kein direkter Zusammenhang nachweisbar.

Zur besseren Charakterisierung der Quadrivalente wurde eine entsprechende Unterscheidung nach Assoziationstypen – ringförmig, kettenförmig (chain-) und sonstige – vorgenommen. Konvergent und parallel koorientierte Ringe wurden in etwa gleicher Häufigkeit beobachtet. Die höchste Quadrivalentfrequenz/PMZ, aber zugleich auch die ausgeprägteste Variabilität weisen die Bastarde der 'Hellkornroggen' \times 'Kungs II'-Kombinationen auf (Tab. 2). Bei 80% der Nachkommenschaften dieser Kombinationen wurden über $3^{IV}/PMZ$ gefunden, die damit deutlich über den Werten der übrigen Kombinationen liegen (rostresistente Linie mit 0%, 'Karsten Kurz' mit 33%, 'Danae' mit 37%). Zellen mit 6^{IV} und 7^{IV} kommen selten vor. Die Relation zwischen ring- und kettenförmigen Quadrivalenten ist nicht bei allen Bastarden gleich. Frequenzverschiebungen von 54% bis 87% bei den Kombinationen (bzw. 44% bis 94% zwischen Einzelpflanzen) sind möglich (Tab. 2). Mit Ausnahme einer positiven Korrelation zwischen der Chiasmafrequenz und der Anzahl Ringquadrivalente (SCHLEGEL 1973) und der

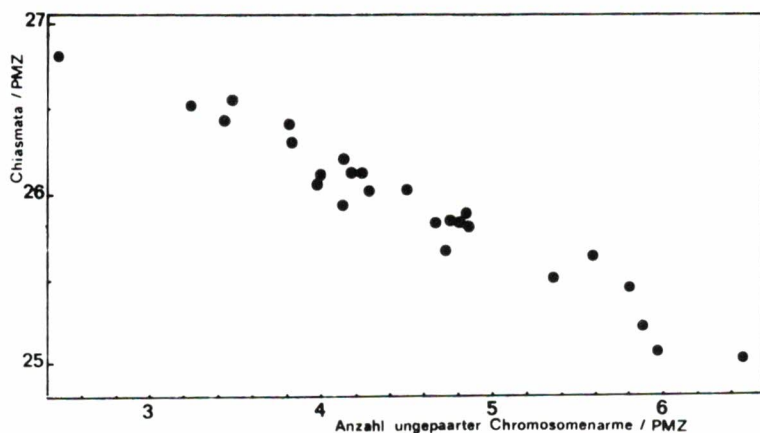


Abb.4. Die Beziehung zwischen der Anzahl Chiasmata und der Anzahl ungepaarter Chromosomenarme/PMZ bei tetraploiden Roggenbastarden

negativen Korrelation zur Anzahl ungepaarter Chromosomenarme (Abb.4) zeichnen sich keine weiteren korrelativen Beziehungen ab.

Die Chiasmafrequenz liegt bei den analysierten MI-Konfigurationen etwa um 5% unter dem Niveau, das nach einfacher Verdopplung des Potentials diploider Genome zu erwarten wäre. Nur in wenigen Zellen wurde eine größere Anzahl interstitieller Chiasmata beobachtet. Die Gesamtzahl Chiasmata steht in guter Übereinstimmung mit der Anzahl Chiasmata, die auf Grund des Konfigurationsmusters kalkuliert werden konnte (vgl. Abb.3).

Tabelle 3. Meiosevergleich von Valenzkreuzungsnachkommenschaften mit ihren Eltern aus Kombinationen jeweils eines tetraploiden weiblichen Elters mit zwei verschiedenen Pollenpartnern

Vergleich	Pflanzen-Nr.	mittlere MI-Konfigurationen/PMZ					Chiasmata/PMZ		Anzahl ungepaarter Chromosomenarme/PMZ	
		Eltern				Pl ₁	Eltern	Pl ₁	Eltern	Pl ₁
		I	II	III	IV	IV				
A	♂ ₁ XIII - 41	0	7,00	0	0	2,86	15,03	26,08	0,40	3,98
	♀ X - 43	0,17	6,46	0,06	3,68	2,86	26,40	25,93	4,03	4,13
	♂ ₂ XII - 3	0	7,00	0	0		14,17		0,66	
B	♂ ₁ XIII - 43	0	7,00	0	0	3,47	14,62	25,07	0,44	5,95
	♀ X - 45	0,03	6,46	0,03	3,74	2,90	27,00	25,78	3,05	3,86
	♂ ₂ XI - 34	0,03	6,98	0	0		12,65		3,20	
C	♂ ₁ XIII - 50	0	7,00	0	0	2,93	13,33	26,09	2,66	4,22
	♀ X - 52	0,25	7,50	0,05	3,15	3,28	26,45	26,01	3,53	4,52
	♂ ₂ XII - 49	0	7,00	0	0		13,97		0,86	
D	♂ ₁ XIV - 77	0	7,00	0	0	2,65	14,63	25,06	1,74	6,57
	♀ X - 112	1,28	6,85	0,35	3,00	3,10	24,00	25,67	8,00	5,93
	♂ ₂ XIV - 78	0	7,00	0	0		14,37		1,60	
E	♂ ₁ XI - 80	0,07	6,97	0	0	2,87	14,43	26,80	1,44	2,47
	♀ X - 63	0,12	6,24	0,12	3,78	2,47	26,56	25,20	3,38	5,86
	♂ ₂ XIII - 51	0,07	6,97	0	0		14,28		1,68	

3.2. Meiosevergleich zwischen Eltern- und Pl_1 -Pflanzen

Neben einer großen Anzahl von einseitigen Pl_1 -Eltern-Vergleichen standen entsprechend der Versuchsanordnung (s. Abb. 1) auch 5 zweiseitige, also Pl_1 und beide Eltern zur Verfügung (Tab. 3, vgl. auch Tab. 1).

Wegen der Zufälligkeit bei der Entstehung spontaner halbmeiotischer tetraploider Bastarde bestand keine Gewähr, daß bei den zweiseitigen Vergleichen stets Pollenpartner mit stark differierenden Chiasmawerten zur Auswertung gelangten. Die Gegenüberstellung der Chiasma- sowie Stabbivalentfrequenz der männlichen Kreuzungspartner und Chiasma- sowie Quadrivalentfrequenz der Bastarde ergibt keine eindeutigen Beziehungen. In drei von den fünf Fällen ist die reduzierte Stabbivalentfrequenz oder die Anzahl ungepaarter Chromosomen/PMZ der Pollenpartner mit einer erhöhten Quadrivalentfrequenz der Bastarde verbunden, während umgekehrt die Anzahl ungepaarter Chromosomen/PMZ der Bastarde nur in geringer Übereinstimmung mit der Stabbivalent- und Chiasmahäufigkeit der männlichen Kreuzungspartner steht. Eine etwas günstigere Korrelation (Abb. 5) ergibt sich aus der Gegenüberstellung der Chiasmafrequenz der weiblichen Partner mit der Chiasmafrequenz der jeweils beiden Pl_1 -Nachkommenschaften (vgl. SCHLEGEL 1973). Folglich scheint diese für das Paarungsverhalten der Bastarde bedeutsamer zu sein als die des Pollenspenders.

Die Analyse von weiteren 23 Nachkommenschaften aus der Kombination jeweils eines 4x-Elters mit jeweils nur einem Pollenpartner waren auf Grund der fehlenden Kreuzvergleiche weniger aussagekräftig. Die Einzelpflanzenanalyse ließ keine klaren Beziehungen erkennen (Abb. 6). Eine additive Wirkung der Chiasmafrequenzen aus beiden Elterngenomen kann nach dem in Tab. 4 dargestellten Ergebnis ausgeschlossen

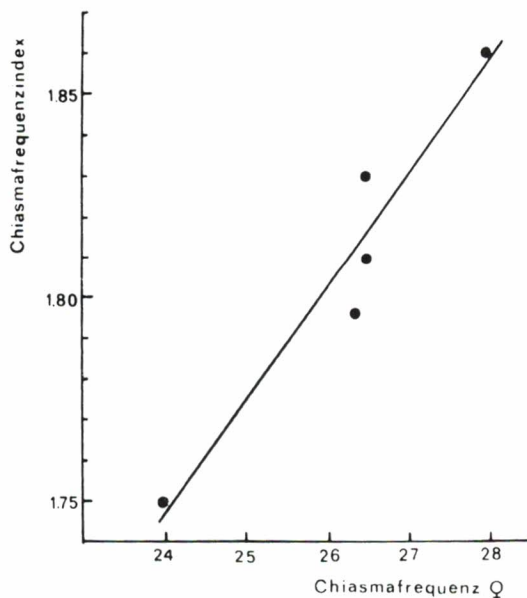


Abb. 5. Die Beziehung zwischen dem Chiasmafrequenz-Index und der Chiasmafrequenz des mütterlichen Kreuzungselters

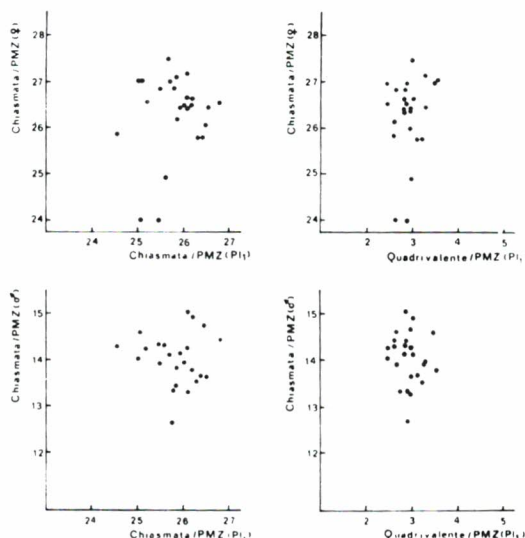


Abb. 6. Die Beziehungen zwischen dem Meioseverhalten von Eltern und P_1 -Bastarden

werden. Die gefundenen Werte liegen im Mittel um 4,6 % ($= 1,25$ Chiasmata/PMZ) unter den theoretischen Erwartungswerten. Nur in einer der 23 Kombinationen liegt die mittlere Chiasma- und in fünf die Quadrivalentfrequenz der Bastarde über den entsprechenden Werten der weiblichen Kreuzungspartner. Davon gehen 3 Nachkommenschaften auf Kreuzungen mit Einzelpflanzen der Sorte 'Danae' zurück. Die verbleibenden Nachkommenschaften liegen in ihrer Uni-, Tri- sowie Bivalentenfrequenz über dem Mittel der 4x-Kreuzungspartner. Die gleichzeitig beobachtete Quadrivalentreduktion bei etwa gleichbleibender Chiasmahäufigkeit im Vergleich zur Kontrolle und den weiblichen 4x-Formen ist besonders bedeutungsvoll. Die jahresabhängigen Schwankungen der Quadrivalentformation können als gering betrachtet werden, da die Meiose der Kontrollpflanzen im Kreuzungs- und darauf folgenden Jahr bezüglich der beiden Merkmale nur wenig unterschieden war (Tab. 2).

Die Verminderung des Quadrivalentanteils ist in einigen Kombinationen besonders markant. Die Nachkommen aus den 'Karsten Kurz'-Kreuzungen weisen mit einer durchschnittlichen Verringerung um $0,8^{IV}/PMZ$ das größte Defizit auf, die 'Danae'-Kreuzungsnachkommen mit $0,3^{IV}/PMZ$ das geringste. Die Reduktion wird dabei nicht durch eine Erhöhung der Tri- und Univalentrate, sondern durch eine bevorzugte Bivalentbildung kompensiert. Die Verschiebung des Paarungsmusters vollzieht sich dementsprechend nur zwischen Bi- und Quadrivalenten. Der Quadrivalentreduktion steht somit eine Bivalentzunahme gegenüber, die bei den 'Karsten Kurz'-Bastarden $1,5^{II}/PMZ$, in einzelnen Nachkommenschaften sogar bis zu $2,5^{II}/PMZ$ ausmacht (Tab. 4).

Unterschiedliche Witterungsbedingungen in den beiden Jahren konnten als alleinige Ursache für das veränderte Paarungsverhalten nicht zutreffen. Da jedoch eine strukturelle Differenzierung bei den im Bastard vereinigten Genomen auf Grund der angewendeten Valenzkreuzungstechnik vermutet werden konnte, wurde zur Überprüfung dieser Annahme eine karyomorphologische Analyse durchgeführt. Dabei konnte unter-

Tabelle 4. Vergleich zwischen erwarteter und gefundener Chiasmafrequenz/PMZ sowie Quadrivalent- und Bivalentenhäufigkeit/PMZ zwischen Eltern- und Bastardpflanzen

Krzg.- komb.	Chiasmafrequenz/PMZ					Quadrivalente/PMZ			Bivalente/PMZ		
	Eltern			Pl ₁	Differenz	♀	Pl ₁	Differenz	♀	Pl ₁	Differenz
	♂ + ♀:2 = erw.			gef.							
K 1	14,05	13,44	27,44	25,04	-2,40	3,68	2,46	-1,22	6,44	6,88	+0,44
K 2	12,65	13,44	26,04	27,78	+1,74	3,74	2,90	-0,84	6,46	7,83	+1,37
K 3	13,30	13,44	26,74	25,81	-0,93	3,60	2,85	-0,75	6,60	8,00	+1,10
K 4	14,67	13,02	27,69	26,46	-1,23	2,24	2,96	+0,72	9,44	7,88	-1,56
K 5	14,43	13,30	27,77	26,80	-0,97	3,78	2,87	-0,91	6,24	7,97	+1,37
						3,40	2,80	-0,60	7,03	7,71	+0,68
K 6	13,80	13,58	27,38	26,46	-0,92	3,58	3,28	-0,30	6,74	7,22	+0,48
K 7	14,17	13,16	27,33	25,93	-1,40	3,68	2,86	-0,82	6,46	7,98	+1,52
K 8	13,70	13,58	27,28	25,75	-1,53	4,04	3,53	-0,49	5,93	6,58	+0,65
K 9	13,97	13,16	27,13	26,01	1,12	3,15	3,30	+0,15	7,50	7,07	-0,43
K 10	—	—	—	—	—	3,78	3,01	-0,77	6,24	7,67	+1,43
K 11	14,33	12,46	26,79	25,63	-1,16	3,80	2,99	-0,81	5,80	7,80	+2,00
						3,67	3,16	-0,51	6,44	7,38	+0,94
K 12	14,30	12,88	27,53	24,53	-2,65	3,75	2,60	-1,15	5,70	7,93	+2,23
K 13	14,93	13,30	28,23	26,20	-2,03	4,05	3,04	-1,01	5,50	7,69	+2,19
K 14	—	—	—	—	—	3,60	2,66	-0,94	6,40	7,91	+1,51
K 15	15,03	13,16	28,19	26,08	-2,11	3,68	2,86	-0,82	6,46	7,75	+1,29
K 16	14,62	13,44	28,06	25,07	-2,99	3,74	3,47	-0,27	6,46	6,93	+0,47
K 17	14,15	13,72	27,87	25,43	-2,44	3,70	3,01	-0,69	6,55	7,70	+1,15
K 18	14,48	13,02	27,50	25,89	-1,61	3,65	2,63	-1,02	6,50	8,32	+1,82
K 19	—	—	—	—	—	3,15	2,98	-0,17	7,50	7,82	+0,32
K 20	13,33	13,16	26,49	26,09	-0,40	3,78	2,47	-0,31	6,24	8,60	+2,36
						3,65	2,85	-0,80	6,36	7,85	+1,49
K 21	12,67	12,88	26,55	26,42	-0,13	2,80	3,12	+0,32	8,07	7,48	-0,59
K 22	14,27	13,30	27,57	26,06	-1,51	3,60	2,83	-0,77	6,43	8,06	+1,63
K 23	—	—	—	—	—	4,15	2,83	-1,32	5,50	8,02	+2,52
K 24	13,53	12,88	26,41	26,32	-0,09	2,84	3,23	+0,39	7,80	7,44	-0,36
K 25	13,67	13,16	26,83	26,03	-0,80	2,56	2,50	-0,06	8,28	8,57	+0,29
K 26	14,10	13,44	27,54	26,52	-1,02	3,68	2,97	-0,71	6,40	7,76	+1,36
K 27	14,63	12,04	26,67	25,06	-1,61	3,00	2,65	-0,35	6,85	8,05	+1,20
K 28	14,37	12,04	26,41	25,36	-1,05	3,00	2,90	-0,10	6,85	7,87	+1,02
						3,20	2,88	-0,32	70,2	7,90	+0,88

stellt werden, daß für den allogamen Roggen eine \pm ausgeprägte karyologische Strukturheterozygotie vorhanden ist. Falls als Ursache für die reduzierte Multivalentpaarung strukturelle Differenzen zwischen den jeweils vier „homologen“ Chromosomen zutreffen, müßten sich derartige Unterschiede, soweit sie lichtmikroskopisch nachweisbar sind, zwischen den Elterngenomen finden lassen. Unterschiede wären entweder hinsichtlich der mittleren Chromosomenlänge, der Armlängenindizes oder auch bezüglich der Längenvariabilität einzelner Chromosomen zu erwarten. Als Bezugswerte

wurden die von BALKANDSCHIEWA (1971) mitgeteilten Karyotypbefunde an der diploiden Roggensorte 'Heines Hellkorn' herangezogen.

Das Ergebnis dieser Untersuchung ist in Abb. 7 ausgewiesen. Signifikante Unterschiede für die mittlere Chromosomenlänge konnten für den kurzen Arm von Chromosom 5 und den langen Arm von Chromosom 3 bei der Sorte 'Heines Hellkorn' gegenüber den entsprechenden Chromosomen von 'Danae' und 'Karsten Kurz' nachgewiesen werden. Darüber hinaus ergaben die Variabilitätsvergleiche, daß jeweils die langen Arme des Chromosoms 1 sowie der kurze von Chromosom 4 der Sorte 'Karsten Kurz', die langen Arme der Chromosomen 5 und 6 von 'Heines Hellkorn' überdurchschnittlich sowie die langen Arme des Chromosoms 6 von 'Danae' unterdurchschnittlich

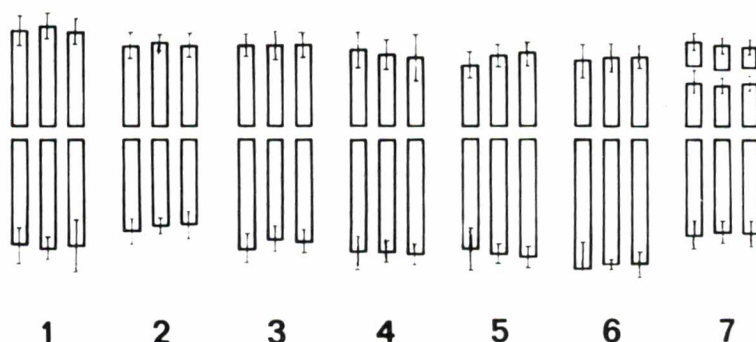


Abb. 7. Vergleich der mittleren Chromosomenlänge (relativ) und deren Streuung der Karyogramme von 'Heines Hellkorn' (jeweils linkes Chromosom), 'Danae' (mittleres Chromosom) sowie 'Karsten Kurz' (rechtes Chromosom)

lich in ihrer Länge variierten. Es besteht somit einiger Grund zu der Annahme, daß diese partielle chromosomenstrukturelle Verschiedenheit zwischen den beiden Sorten 'Danae' und 'Karsten Kurz' gegenüber 'Heines Hellkorn' das beobachtete Meioseverhalten der Bastarde in der Weise beeinflußt hat, daß es zu einer Einschränkung bzw. Erschwerung der Homologenpaarung oder zu einer bevorzugten Paarung der Chromosomen mit stärkerer struktureller Affinität, d. h. der beiden Homologen innerhalb eines Eltern-genoms kommt.

3.3. Beziehungen zwischen Meioseverhalten und Fertilität

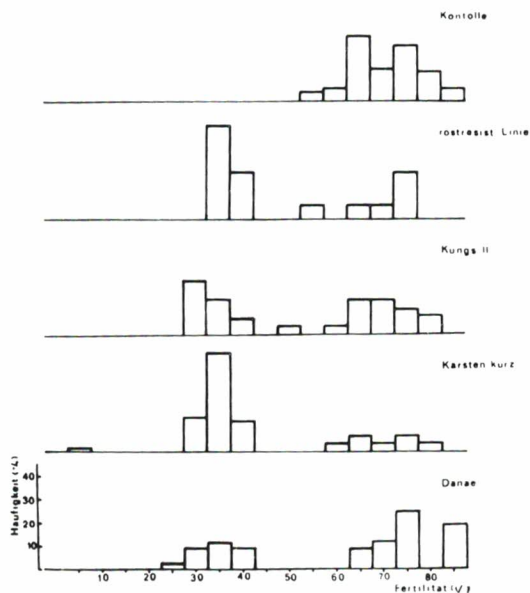
Das Fertilitätsverhalten der halbmeiotisch tetraploidisierten Bastarde wurde mit dem des schon züchterisch bearbeiteten tetraploiden Roggenstammes H1/67, der für die Bastarde gleichzeitig als Bestäuberpopulation diente (vgl. Material und Methodik), verglichen. Dabei konnte unterstellt werden, daß in beiden Fällen chromosomal und genetisch vergleichbare Gameten der Bestäuberpopulation am Befruchtungsprozeß beteiligt waren. Sie konnte deshalb bei der Analyse der Beziehungen zwischen Meioseverhalten und Fertilität in gleicher Weise berücksichtigt werden. Die mittlere Fertilität der Bastarde lag bei 51,9 %, wobei die Einzelwerte zwischen 1,8 % und 89,5 % schwanken. Der Wert bei den Kontrollpflanzen betrug 72,6 %. Die Gesamtmittel der Kreuzungsnachkommenschaften verhielten sich unterschiedlich (Tab. 5). Die Verteilung auf

Tabelle 5. Die mittlere Fertilität halbmeiotisch entstandener tetraploider Bastarde sowie die Verteilung von hoch- und geringfertilen Bastarden innerhalb verschiedener Kreuzungsnachkommenschaften

Kreuzungskombination	Anzahl untersuchter Bastarde/ Kombination	Fertilität (%)	Verhältnis von hochfertilen : geringfertilen Bastarden	
× rostreresist. Linie	15	51,7	6	9
× Karsten Kurz	44	45,1	11	33
× Danae	34	63,2	23	11
× Kungs II	26	54,5	14	12
× Petkuser Kurz	2	44,9	1	1
Kontrolle	50	72,6	50	0

die einzelnen Fertilitätsklassen war bei allen Kreuzungskombinationen zweigipflig und wich somit von der annähernd normalverteilten Kurve der Kontrolle ab (Abb. 8). Es ist eine stärkere Klassenbesetzung bei Fertilitätswerten um 35 % sowie 75 % zu beobachten. Das Verhältnis von hochfertilen zu geringfertilen Bastarden betrug bei einem angenommenen Grenzwert von 50 % etwa 1:1 (Tab. 5).

Aus der kontinuierlichen Variation der geprüften meiotischen Merkmale bei den Pl_1 -Bastarden (vgl. Abschn. 3.1) und den beträchtlichen Fertilitätsdifferenzen zwischen den Pflanzen schien es wenig wahrscheinlich, daß eine entsprechende chromosomale Beeinflussung vorlag. Nach den ersten Befunden des Jahres 1970/71 (Tab. 1) konnten noch gewisse Beziehungen zwischen dem Meioseverhalten und der Fertilität gefunden werden, wobei sich negative Korrelationen zwischen der Uni- sowie Trivalentfrequenz und der Fertilität andeuteten. Dieses Ergebnis wurde im Versuchszeitraum 1971/72

Abb. 8. Die Häufigkeitsverteilung der Fertilitätswerte von Pl_1 -Bastarden aus verschiedenen Kreuzungskombinationen sowie der Kontrollpopulation

nur zum Teil bestätigt. Nur Bastarde mit einem sehr großen Anteil von Univalenten/PMZ ($> 0,50$ /PMZ) gehörten meistens zu den geringfertilen Pflanzen. Die Häufigkeit aller weiteren Konfigurationstypen stand jedoch in keiner Weise mit einem bestimmten Fertilitätsverhalten im Zusammenhang (Abb. 9). Selbst der Disjunction-Index, der von HAZARIKA u. REES (1967) als hinreichend genaues Maß zur Erfassung meiotischer Störungen angesehen wird, und auch die Gegenüberstellung des prozentu-

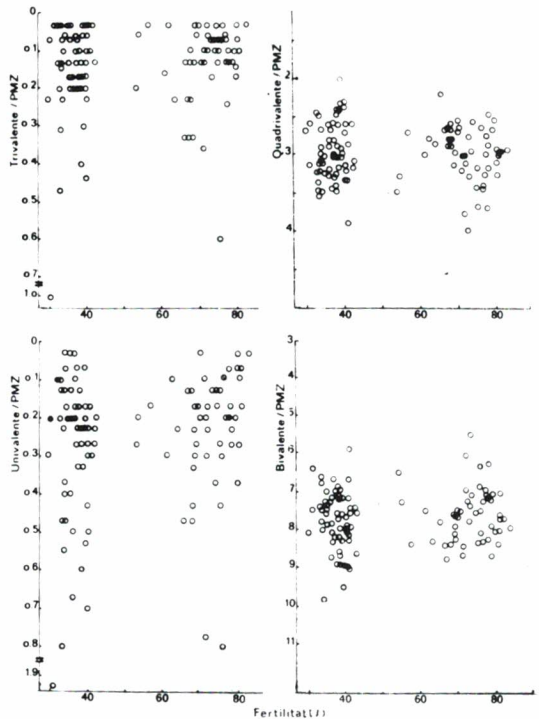


Abb. 9. Die Beziehungen zwischen Meioseverhalten und Fertilität bei halbmeiotischen tetraploiden Bastarden 1972

alen Anteils von Ringquadrivalenten/PMZ zur Fertilität ergab keinen klaren Zusammenhang (SCHLEGEL 1973).

Zur Überprüfung der bei den Pl_1 -Bastarden beobachteten chromosomalen und Fertilitätsverhältnisse wurden Nachkommenschaftsprüfungen bezüglich der Aneuploidenfrequenz und Fertilität vorgenommen. Als Material dienten aus den beiden Fertilitätsklassen zufällig entnommene Einzelpflanzen mehrerer Kreuzungskombinationen (Tab. 6), so daß eine repräsentative Aussage erwartet werden konnte. Die gefundenen Resultate zeigen, daß die geringfertile Gruppe einen signifikant höheren Anteil aneuploider Karyopsen aufweist, wodurch die Fertilitätsdifferenzen bei den Pl_1 -Bastarden eine gewisse Aufklärung erfahren. Nach Bereinigung der beiden Pl_2 -Populationen auf numerisch euploide Individuen konnte keine signifikante Fertilitätsdifferenz zwischen den beiden Gruppen mehr festgestellt werden. Diese Befunde bedeuten, daß das Auftreten aneuploider Karyopsen nicht in einem primären Zusammenhang

Tabelle 6. Die mittlere Fertilität von hoch- und geringfertilen Pl_1 -Bastarden und deren Nachkommen sowie die Aneuploidenhäufigkeit in der Pl_2 -Population

Fertilitätsgruppe der Pl_1	Anzahl der untersuchten Bastarde	\bar{x} Fertilität der Pl_1	% Aneuploide in der Pl_2 -Population	\bar{x} Fertilität der Pl_2 -Population (euploid)
< 50 %	65	36,0	22,9	65,4
> 50 %	50	72,8	13,2	71,2
Kontrolle	50	72,6	18,2	81,7*)

*) ohne Selektion von Aneuploiden

mit dem Meioseverhalten in der MI der Pl_1 -Bastarde gebracht werden kann, sondern daß die Ursache möglicherweise in einem gestörten Ablauf der zweiten meiotischen Teilung zu suchen ist. Die bei der Kontrolle gefundenen Werte können in einer ähnlichen Weise gedeutet werden.

Die Fertilität der untersuchten Pl_2 -Bastarde (nur euploide Pflanzen) beider Pl_1 -Fertilitätsgruppen zeigte bei jeweils kontinuierlicher Variation keine signifikanten Unterschiede. Somit konnte die klare Differenzierung bei den Pl_1 -Bastarden nicht bestätigt werden.

4. Diskussion

Intensive Bemühungen um die Beseitigung der durch die Tetraploidie hervorgerufenen chromosomalen Paarungsunregelmäßigkeiten und der damit oftmals verbundenen Fertilitätsstörungen gibt es bei den meisten weltwirtschaftlich bedeutsamen Kulturpflanzenarten (vgl. SCHLEGEL 1973). Auch die Untersuchungen am Roggen haben gezeigt, daß die der tetraploiden Valenz entsprechende Quadrivalentpaarung der homologen Chromosomen durch eine Vielzahl von Faktoren modifiziert wird, so daß es zu Störungen der Chromosomenpaarung kommen kann. Die Chiasmahäufigkeit je Chromosom ist oftmals verringert, wodurch in gehäuftem Maße uni- und trivalente Konfigurationstypen entstehen können.

Die gefundenen Genotypp differenzen für bestimmte chromosomale Merkmale waren im vorliegenden Material (Eltern- und Bastardpflanzen) in einzelnen Fällen beträchtlich (vgl. Tab. 2). Damit sollten sich zunächst reale Chancen für eine zielgerichtete Selektion auf solche Merkmale bieten, wobei über ihren Selektionswert in diesem Zusammenhang jedoch nichts ausgesagt werden kann, obwohl positive Beispiele aus der Literatur bereits bekannt sind (BREMER u. BREMER-REINDERS 1958; GROWLEY u. REES 1968; RAICU u. MIHALESCU 1973; SIMONSEN 1973).

Die meiotische Stabilität der hier beschriebenen halbmeiotisch entstandenen tetraploiden Bastarde ist im Vergleich zu den aus der Literatur bekannten Angaben für colchizininduzierte Tetraploide, insbesondere in der 1. Generation nach der Polyploidisierung sehr viel besser. Während HAZARIKA und REES (1967) z. B. 0,6–0,7 Univalente/PMZ bei entsprechender Trivalentfrequenz fanden, betrug die hier beobachtete Univalentenhäufigkeit nur etwa 0,2¹/PMZ. Dementsprechend variierte die Chiasmahäufigkeit im Material von HAZARIKA u. REES zwischen 22 und 23 Chiasmata/PMZ, wogegen die hier analysierten Bastarde im Mittel 26 Chiasmata/PMZ aufwiesen. Diese

Ergebnisse unterstreichen in Erweiterung der früheren Befunde (METTIN et al. 1970, 1972; MÜLLER u. METTIN 1970) die Bedeutung der Valenzkreuzungsmethode für die Herstellung neuen tetraploiden Roggenmaterials.

In den Untersuchungen konnte keine gezielte Veränderung des Paarungsverhaltens der Chromosomen der Bastardindividuen durch die Auswahl geeigneter di- und tetraploider Eltern erreicht werden. Die Chiasmafrequenz der Pollenpartner wirkte sich nur in wenigen Kombinationen auf das Meioseverhalten der Pl_1 -Bastarde aus, wobei die der weiblichen $4x$ -Genotypen oftmals wirksamer als die des diploiden Partners war. Eine hohe Chiasmafrequenz bei dem einen oder bei beiden Eltern führte somit nicht zu einer Erhöhung der Chiasmafrequenz der Bastarde und auch nicht zu einer Erhöhung der Quadri- oder Bivalentenhäufigkeit. Variierende Umweltbedingungen im Kreuzungsjahr und Anbaujahr der Bastarde konnten nach den Befunden der Kontrolluntersuchungen keine derartige Veränderung bzw. Konstanz im Paarungsverhalten der Bastarde hervorrufen. Es ist eher anzunehmen, daß die bereits vorhandene, relativ gute meiotische Stabilität der tetraploiden Elternpflanzen auf diesem Weg nur noch wenig von den diploiden Pollenspendern beeinflußt worden ist. Nach den vorliegenden Resultaten sollte nicht der Chiasmahäufigkeit, sondern deren Verteilung auf die Chromosomen größere Bedeutung für die Determinierung des Konfigurationsmusters beigemessen werden. Übereinstimmend mit den Befunden von HAZARIKA u. REES (1967), AHLOOWALIA (1967), SWAMI u. THOMAS (1968) sowie GROWLEY u. REES (1968) wurde im Verlauf dieser Untersuchungen gefunden, daß bei konstanter Chiasmafrequenz die Häufigkeit von Quadri- bzw. Bivalenten signifikant unterschiedlich sein kann. Damit kann zwangsläufig eine Beschränkung der Homologenpaarung verbunden sein, die entweder durch eine besondere Chiasmadistribution oder durch eine spezifische Interphasepaarung eingeleitet wird (vgl. SCHLEGEL 1973). Der Beweis für eine genetisch gesteuerte Bivalentpaarung bzw. die Unterdrückung der Homologenpaarung auf Grund einer Paarungsbeschränkung, wahrscheinlich im Verlauf solcher Interphasevorgänge, ist beim allohexaploiden Weizen bereits erbracht worden (FELDMANN 1968; AVIVI et al. 1970). Da beim autotetraploiden Roggen nur selten PMZ mit 5, 6 und 7 Quadrivalenten beobachtet werden, wäre eine ähnliche (partielle) Paarungskontrolle vorstellbar. Die kürzlich für den Roggen publizierten Ergebnisse von TIMMIS u. REES (1971) bestätigten diese Vermutung. Die Autoren konnten nachweisen, daß die vier homologen Partner bestimmter Chromosomen im Pachytän ausschließlich zu Bivalenten assoziieren. Sie konnten gleichzeitig das von JOHN u. HENDERSON (1962) postulierte Paarungsmodell durch einen signifikanten Überschuß an Bivalenten bestätigen, während bei zufälliger Chromosomenassoziation und ausreichender Chiasmazahl jeweils Bi- und Quadrivalente mit gleicher Häufigkeit vorkommen mußten. Diese Beschränkung auf überwiegend bivalente Assoziationen könnte in gewisser Weise die vielfach beobachtete geringe Multivalent- (Quadrivalent-) frequenz beim tetraploiden Roggen erklären. Frühere Schlußfolgerungen (ROSEWEIR u. REES 1962; HAZARIKA u. REES 1967; GROWLEY u. REES 1968), nach denen die Chiasmahäufigkeit als wesentlichstes Kriterium für das Zustandekommen von MI-Konfigurationen angesehen wurde und die Quadrivalentenhäufigkeit in Abhängigkeit von der Chiasmafrequenz der diploiden Ausgangspflanzen verändert werden kann, können nach den letzten Ergebnissen von TIMMIS u. REES (1971) nicht mehr in vollem Umfang aufrechterhalten werden.

Neben einer genisch bedingten Paarungsbeschränkung kann auch die strukturelle Differenzierung von ehemals homologen Chromosomen zu einer präferentiell bivalen-

ten Paarung führen (STEBBINS 1956; SYBENGA 1965). Erste praktische Versuche, bei tetraploider Gerste eine bevorzugte Bivalentpaarung zu induzieren, haben bereits positive Ergebnisse gezeigt. Dabei war man bemüht, möglichst kleine Strukturdifferenzen herbeizuführen (GAUL et al. 1970; REINBERGS et al. 1970). Zufällig induzierte, größere strukturelle Veränderungen, wie Translokationen, führten dagegen noch zu keinem Erfolg (LARTER u. SHEBESKI 1972; SJÖDIN u. ELLERSTRÖM 1969). Die Zusammenführung von teilweise inhomologen bzw. strukturell variierenden Genomen, wie es im vorliegenden Fall durch die Valenzkreuzung geschah und wodurch vermehrt Bivalente gebildet wurden, bietet möglicherweise einen praktikablen Diploidisierungsweg beim Roggen.

Weder die vorhandenen Literaturbefunde noch die in dieser Arbeit vorgelegten experimentellen Befunde reichen jedoch aus, um eine klare Entscheidung darüber zu treffen, ob die weitere meiotische Stabilisierung auf dem Weg einer vollständigen Quadrivalent- oder Bivalentpaarung zu erreichen ist. Dem stünden einerseits die genetisch kontrollierte Paarungsrestriktion (TIMMIS u. REES 1971) und andererseits die Schwierigkeiten der experimentellen Entwicklung eines Systems von sehr kleinen chromosomalen Umordnungen, die zu einer präferentiellen Bivalentpaarung führen würden (SYBENGA 1965, 1973), entgegen.

Auf Grund dieser Situation wird ein Weg vorgeschlagen, der unter Berücksichtigung des vorhandenen Paarungstyps des Tetraroggens eine weitgehend störungsfreie MI-Paarung der Chromosomen ermöglichen sollte. Da einige Chromosomen des Satzes offenbar ausschließlich zu Bivalenten assoziieren und nach den dargelegten Ergebnissen trotz zunehmender Bivalenthäufigkeit Tri- und Univalente neben wenigen Quadrivalenten in unveränderter Anzahl auftraten, ist anzunehmen, daß die verbleibenden Chromosomen entweder unvollständig paaren oder deren Quadrivalente vorzeitig zerfallen. Die Induktion einer obligatorischen Bivalentpaarung solcher Chromosomen könnte die meiotische Stabilität erheblich verbessern. Wesentlichste Voraussetzung für eine derartig gezielte Paarungsbeschränkung bei einigen Chromosomen ist die Identifizierung der paarungslabilen Chromosomen, sind Untersuchungen über die Variabilität der Homologenpaarung sowie Paarungsspezifität der sieben Roggenchromosomen. Inwieweit die Paarungslabilität modifikativ behoben werden kann, wurde schon an anderer Stelle diskutiert (SCHLEGEL 1973).

Für die Fertilität des tetraploiden Roggens sind jedoch neben dem vorrangig anzustrebenden regulären Meioseverlauf auch genetische Faktoren bedeutsam (SKIEBE 1966, 1971, 1972; KRANZ 1973). Die Fertilitätsunterschiede in Form der zwei klar getrennten Klassen (vgl. Abschn. 3.3.) weisen auf solche genetische Komponenten hin, die entweder den normalen Befruchtungsprozeß unterbinden oder zur Abortion von Zygoten führen. Eine Beziehung zum Meioseverhalten in der MI war, von einigen sehr meiotisch gestörten Individuen abgesehen, nicht zu beobachten. Ursachen, die in unkontrollierter Weise zu einem derartigen Fertilitätsmuster innerhalb der Bastardpopulation geführt haben könnten, sind weitgehend auszuschließen. Ein synchroner Blühverlauf von Bastard- und Bestäuberpflanzen war garantiert. Aneuploidie, Aneusomie oder eventuelle Rekombinationstypen unter den Bastarden konnten ebenfalls ausgeschlossen werden (vgl. SCHLEGEL 1973). Als wahrscheinliche Ursache kommen somit nur die genetische oder chromosomale Konstitution der Gameten der di- und tetraploiden Elternpflanzen in Frage, worauf auch die in Tab. 6 dargestellten Befunde hindeuten. Ungeachtet der fehlenden korrelativen Beziehungen zwischen den geprüften

meiotischen Merkmalen und der Fertilität zeigt sich nämlich ein deutlicher Zusammenhang zwischen der Aneuploidenfrequenz bei den Bastardnachkommen und der Fertilität der Bastarde selbst, d. h., daß unabhängig vom MI-Verhalten die Rate aneuploider Eizellen bei den PI_1 -Bastarden (je nach Fertilitätstyp des Bastards) unterschiedlich stark ausgeprägt gewesen sein muß, weil der Pollen der Bestäuberpopulation als einheitlich anzusehen ist. Ein Spaltungsverhalten in hoch- und geringfertile Pflanzen wie in der PI_1 -Population wurde in der PI_2 -Generation nicht wieder gefunden. Das hier beobachtete Fertilitätsverhalten läßt sich auch mit keiner der bisherigen Vorstellungen über die genetischen Ursachen der Fertilität vereinbaren (MÜNTZING 1956; PAPENHAGEN 1967; SKIEBE 1966, 1972).

5. Zusammenfassung

An meiotisch, mittels Valenzkreuzungen hergestellten tetraploiden Roggenbastarden wurden das chromosomale Paarungsverhalten in der MI und die Beziehungen zur Fertilität untersucht. Derartige Formen weisen eine vergleichsweise gute meiotische Stabilität auf. Die Häufigkeit von Univalenten und Trivalenten ist gering. Im Vergleich zu den tetraploiden Elternpflanzen und abhängig vom Pollenpartner ist die Relation Quadrivalente:Bivalente/PMZ bei den Bastarden deutlich zugunsten der Bivalente verschoben. Eine partielle chromosomale Inhomologie zwischen den Elterngenomen wird als Ursache für die präferentielle Bivalentpaarung diskutiert. Zwischen der Häufigkeit bestimmter MI-Konfigurationstypen und der Fertilität bestehen abgesehen von einigen stark meiotisch gestörten Bastarden keine signifikanten Korrelationen. Die unabhängig vom Meioseverhalten beobachtete diskontinuierliche Fertilitätsausprägung weist auf mögliche genetische Ursachen hin.

Auf der Grundlage der Paarungskonfigurationen bei dem vorliegenden Material wird zur Erreichung einer hohen meiotischen Stabilität die experimentelle Schaffung eines spezifischen Systems partieller Präferential- und Quadrivalentassoziationen vorgeschlagen.

Summary

Investigations on Valence Crosses in Rye (*S. cereale* L.).

IV. Meiotic Pairing and Seed Setting in Tetraploid Hybrids

The relationships between meiotic pairing and seed setting were analyzed in a large number of tetraploid hybrids resulting from $4x \cdot 2x$ crosses in a special design. Metaphase I-configurations in these hybrids were fairly regular, i. e. univalents and trivalents being comparatively rare. In comparison with the tetraploid parents and depending on the particular genotype (or karyotype) of the diploid pollen parent the meiosis of the tetraploid hybrids was, in general, characterized by a decrease of quadrivalents in favour of bivalents. Measurements of the karyotypes of the pollen parents gave some evidence that the particular pairing behaviour of the tetraploid hybrids depends on the partial inhomology of the four homologous chromosomes. With the exception of some hybrids with a high degree of meiotic irregularities no significant correlations were observed between seed setting (after open pollination) and pairing behaviour. There was, on the contrary, clear evidence for discontinuous (bi-modal) variation in

regard to seed setting, thus indicating the predominance of genetical rather than cytological factors. On the basis of the meiotic behaviour of the present material the establishment of a combined system of preferential bivalent pairing and restricted quadrivalent formation as a means of meiotic stabilization seems to be possible.

Schriftenverzeichnis

- AASTVEIT, K., 1968, Variation and selection for seed set in tetraploid rye. *Hereditas* 60: 294–316.
- AHLOOWALIA, B.S., 1967, Chromosome association and fertility in tetraploid ryegrass. *Genetica* 38: 471–484.
- AVIVI, L., M. FELDMANN, and W. BUSHUK, 1970, The mechanism of somatic association in common wheat, *Triticum aestivum* L. *Genetics* 65: 585–592.
- BALKANDSCHIEWA, J., 1971, Morphologische und cytologische Untersuchungen am triploiden Roggen und seinen Nachkommen zum Aufbau einer Trisomenserie. Diss. Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg.
- BREMER, G., and D.E. BREMER-REINDERS, 1958, Fertility and sterility in tetraploid rye. *Genen en Phaenen* 3: 77–81.
- DARLINGTON, C.D., 1937, Recent advances in cytology. Churchill Ltd., London.
- FELDMANN, M., 1968, Regulation of somatic association and meiotic pairing in common wheat. Proc. 3rd Int. Wheat Genet. Congr., Canberra: 169–178.
- GAUL, H., G. FRIMMEL, A. FRITZ, and E. ULONSKA, 1970, Combination of yield and protein content in tetraploid barley. Proc. of Symposium Vienna (IAEA/FAO): 64–73.
- GROWLEY, J.G., and H. REES, 1968, Fertility and selection in tetraploid *Lolium*. *Chromosoma* 24: 300 bis 308.
- HAZARIKA, M.H., and H. REES, 1967, Genotypic 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.
- JAHR, W., K. SKIEBE, and M. STEIN, 1963, Bedeutung von Valenzkreuzungen für die Polyploidiezüchtung. *Z. f. Pflanzenzüchtung* 50: 26–33.
- JOHN, B., and S. A. HENDERSON, 1962, Asynapsis and polyploidy in *Schistocerca paranensis*. *Chromosoma* 13: 111–147.
- KAO, K.N., E. REINBERGS, and B.L. HARVEY, 1969, Fertility and preferential chromosome pairing in autotetraploid barley. *Canad. J. Genet. Cytol.* 11: 479–480.
- KOLOBAEVA, E. A., 1969, Tetraploider Roggen. I. Eine cytologische Untersuchungsmethode(...). *Russ. Vestn. Leningr. Univ.* 21: 117–120.
- , und W.E. FEDOROV, 1968, Genetik des Roggens, *Secale cereale* L. VIII. Zu der Frage der Synchronisation des Ablaufs der Makro- und Mikrosporogenese bei tetraploidem Roggen (Russ.). *Vestn. Leningr. Univ.* 3: 144–150.
- KRANZ, A.R., 1973, Wildarten und Primitivformen des Roggens (*Secale* L.) – Cytogenetik, Genökologie, Evolution und züchterische Bedeutung. *Fortschritte der Pflanzenzüchtung* Heft 3: 1–60.
- LARTER, E.N., and L.H. SHEBESKI, 1972, Induced preferential pairing in a complete interchange stock of *Hordeum vulgare*. *Canad. J. Genet. Cytol.* 14: 732 (Abstr.).
- METTIN, D., und F. MÜLLER, 1970, Untersuchungen an Valenzkreuzungen beim Roggen (*Secale cereale* L.). I. Ein einfaches Bastardierungsverfahren sowie einige Bemerkungen über das Verhalten von Triploiden. *Tag. Ber. DAL* 101: 205–216.
- , und R. SCHLEGEL, 1972, Untersuchungen an Valenzkreuzungen beim Roggen (*Secale cereale* L.). III. Über die Häufigkeit von 3x- und 4x-Bastarden unter verschiedenen Bestäubungsbedingungen. *Tag. Ber. AdL* 119: 145–152.
- MOORE, K., 1963, The influence of climate on a population of tetraploid spring rye. *Hereditas* 50: 269 bis 305.
- MORRISON, J.W., 1956, Chromosome behaviour and fertility of tetra Petkus rye. *Canad. J. Agric. Sci.* 36: 157–165.
- , und T. RAJHATHY, 1960, Chromosome behaviour in autotetraploid cereals and grasses. *Chromosoma* 11: 297–309.

- MÜLLER, F., und D. METTIN, 1970, Untersuchungen an Valenzkreuzungen beim Roggen (*Secale cereale* L.). II. Einige praktische und theoretische Aspekte zur Nutzung der Kreuzungsprodukte. Ber. f. Pflanzenzüchter 3: 97–102.
- MÜNTZING, A., 1936, The evolutionary significance of autotetraploidy. Hereditas 21: 263–378.
- , 1943, Aneuploidy and seed shrivelling in tetraploid rye. Hereditas 29: 65–75.
- , 1951, Cytogenetic properties and practical value of tetraploid rye. Hereditas 37: 17–84.
- , 1956, Chromosomes in relation to species differentiation and plant breeding. In: Conf. on Chromosomes, Wageningen, S. 161–197.
- PAPENHAGEN, F., 1967, Fertilitätsprobleme bei tetraploidem Rotklee. Tag. Ber. DAL 95: 273–279.
- PLARRE, E., 1954, Vergleichende Untersuchungen an diploidem und tetraploidem Roggen (*Secale cereale* L.) unter besonderer Berücksichtigung von Inzuchterscheinungen und Fertilitätsstörungen. Z. f. Pflanzenzüchtung 33: 147–210.
- RAICU, P., and A. MIHALESCU, 1973, Meiosis and fertility in autotetraploids of rye and barley. Rev. Roum. Biol., Bot. 18: 235–243.
- REINBERGS, E., K. N. KAO, B. L. HARVEY and L. H. SHEBESKI, 1970, Meiotic behaviour and preferential pairing in autotetraploid barley. Crop Sci. 10: 569–571.
- RILEY, R., 1960, The diploidization of polyploid wheat. Heredity 15: 407–429.
- ROSEWEIR, J., and H. REES, 1962, Fertility and chromosome pairing in autotetraploid rye. Nature 195: 203–204.
- SCHLEGEL, R., 1973, Experimentelle Untersuchungen zur chromosomalen Stabilität und deren Bedeutung für die Fertilität des autotetraploiden Roggens (*Secale cereale* L.). Diss. Martin-Luther-Universität, Halle-Wittenberg.
- , und D. METTIN, 1975a, Zum chromosomalen Status des autotetraploiden Roggens (*Secale cereale* L.). In Vorbereitung.
- , und –, 1975b, Zur Variabilität der Chromosomenpaarung bei di- und tetraploidem Roggen. I. Intraindividuelle Variabilität. Im Druck.
- , und –, 1975c, Zur Variabilität der Chromosomenpaarung bei di- und tetraploidem Roggen. II. Interindividuelle Variabilität. Im Druck.
- SIMONSEN, Ø., 1973, Cyto-genetic investigations in diploid and autotetraploid populations of *Lolium perenne* L. Hereditas 75: 157–188.
- SJÖDIN, J., and S. ELLERSTRÖM, 1969, Note on some diploid and tetraploid hybrids in the genus *Secale*. Hereditas 62: 433–437.
- SKIEBE, K., 1958, Die Bedeutung von unreduzierten Gameten für die Polyploidiezüchtung bei Fliederprimeln (*Primula malacoides* FRANCHET). Züchter 28: 353–359.
- , 1966, Polyploidie und Fertilität. Z. f. Pflanzenzüchtung 56: 301–342.
- , 1971, Über die genetischen Ursachen von Hybrid- und Polyploidieeffekten. Archiv Züchtungsforschung 1: 11–21.
- , 1972, Untersuchungen zum Fertilitätsproblem bei Polyploiden. Archiv Züchtungsforschung 2: 71–78.
- STEBBINS, G. L., 1956, Artificial polyploidy as a tool in plant breeding. Genetics in Plant Breeding, Brookhaven Symp. 37–52.
- SWAMI, U. B. S., and H. THOMAS, 1968, Chromosome pairing in autotetraploid *Avena*. Z. Pflanzenzüchtung 59: 163–170.
- SYBENGA, J., 1965, The use of chromosomal aberrations in the allo-ploidization of autopolyploids. Proc. Symp. FAO/IAEA, The use of induced mutations in plant breeding, Rom, 741–768.
- , 1969, Allopolyploidization of autopolyploids. I. Possibilities and limitations. Euphytica 18: 355–371.
- , 1973, Allopolyploidization of autotetraploids. II. Manipulation of the chromosome pairing system. Euphytica 22: 433–444.
- TARKOWSKI, C., 1968, Niekotore problemy hodowli i uprawy zyta tetraploidalnego. Postepy Nauk. Roln. 14: 3–18.
- TIMMIS, J. N., and H. REES, 1971, A pairing restriction at pachytene upon multivalent formation in autotetraploids. Heredity 26: 269–275.
- WALTHER, F., 1959, Fertilitätsstörungen beim Roggen. Z. Pflanzenzüchtung 41: 1–32.

Anschrift der Verfasser: Dr. Rolf SCHLEGEL und Doz. Dr. Dieter METTIN, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Lehrstuhl für Pflanzenzüchtung, DDR-4104 Hohenthurm, Berliner Str. 2.