

M. Feldman

*Aus dem Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung
der Technischen Universität München-Weihenstephan*

Substitution des Weizenchromosomenpaares 4A durch das Roggenchromosomenpaar 5R in dem Weihenstephaner Weizenstamm W70 a 86 (Blaukorn)

Von

F. J. ZELLER und A. C. BAIER¹⁾

Mit 4 Abbildungen

Eingegangen am 13. Juli 1972

Im Weizensortiment des Instituts für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der Technischen Universität München in Weihenstephan wird unter der Bezeichnung W70 a 86 eine Weizenlinie erhalten, die aus dem Material des früheren Cytologen der Bayerischen Landessaatzuchtanstalt, G. KATTERMANN, stammt. W70 a 86 besitzt $2n = 42$ Chromosomen, unterscheidet sich aber phänotypisch von normalem Weizen durch eine deutlich sichtbare Halmbehaarung unterhalb der Ähre sowie durch intensive Blaufärbung der Körner. Da beide Merkmale für den Roggen charakteristisch sind, wurde angenommen, daß Genmaterial des Roggens durch Translokation oder komplette Chromosomensubstitution in diesen Weizenstamm übertragen worden ist.

Material und Methoden

Monosome, monotelocentrische und nullisome Linien der Weizensorte 'Chinese Spring', die Dr. E. R. SEARS, University of Missouri, Columbia, USA, freundlicherweise zur Verfügung stellte, wurden als weibliche Eltern mit dem Weizenstamm W70 a 86 (Blaukorn) gekreuzt²⁾. Für die Chromosomen 2A, 2B und 6B wurden monosome ($20'' + 1'$), für 3A, 4A und 6A nullisome ($20''$) bzw. monosome und für alle übrigen Chromosomen monotelocentrische ($20'' + 1'$) 'Chinese Spring'-Linien benutzt. Die Körner aus den verschiedenen Kreuzungen wurden auf feuchtem Filtrierpapier in Petrischalen zum Keimen ausgelegt und nach etwa drei Tagen zwei Wurzeln je Korn geschnitten. Die Wurzeln kamen in eine wässrig gesättigte Monobromnaphthalinlösung, die etwa 15 Stunden lang bei 7 °C Külschranktemperatur auf

¹⁾ A. C. BAIER dankt dem Deutschen Akademischen Austauschdienst für die Gewährung eines Stipendiums.

²⁾ Für gewissenhafte Mithilfe bei den Kreuzungsarbeiten danken wir Frau MARGOT EITL.

Tabelle 1

Konfigurationen der Metaphase I-Chromosomen in den Pollenmutterzellen monosomer und disomer F_1 -Pflanzen der Kreuzungen normaler bzw. aneuploider Chinese Spring-Linien \times W 70 a 86 (Blaukorn) (Anzahl Zellen)

Configurations of metaphase I chromosomes in the pollen mother cells of monosomic and disomic F_1 plants of crosses of normal or aneuploid Chinese Spring lines \times W 70a 86 (Blaukorn) (Number of cells)

Kreuzung	Pflanzen	20''+2'	20''+1'	19''+4'	19''+3'	18''+1IV+2'	18''+6'	18''+1IV+1'	18''+1''' +3'	18''+1''' +2'	18''+5'	17''+1IV+4'	17''+7'	17''+1IV+3'	17''+1''' +4'	16''+2IV+2'	16''+1IV+6'	16''+1IV+1''' +2'	16''+1IV+5'	16''+2''' +3'	16''+1''' +6'	15''+2IV+3'	15''+1IV+1''' +4'	15''+1IV+7'	14''+2IV+5'	14''+2IV+1''' +2'	14''+1IV+9'	13''+3IV+3'
mono 1A*)	3	—	—	—	79	—	—	—	—	20	10	—	1	22	—	—	—	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
mono 2A*)	2	—	—	—	8	—	—	—	—	3	2	—	—	8	—	—	—	1	1	—	—	2	—	—	—	—	—	—
mono 3A	1	—	—	—	44	—	—	—	—	—	4	—	1	21	—	—	—	—	2	—	—	6	—	—	—	—	—	—
mono 4A	3	—	83	—	48	—	—	39	—	—	—	—	—	6	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
mono 5A*)	2	—	—	—	9	—	—	—	—	4	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
mono 6A*)	6	—	—	—	79	—	—	—	—	4	16	—	2	7	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
mono 7A	2	—	—	—	34	—	—	—	—	—	13	—	—	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
mono 1B	2	—	—	—	61	—	—	—	—	—	9	—	2	22	1	—	—	—	—	—	—	7	—	—	—	—	—	—
mono 2B	3	—	—	—	65	—	—	—	—	—	17	—	—	14	3	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
mono 3B*)	2	—	—	—	14	—	—	—	—	25	2	—	—	22	8	—	—	7	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
mono 4B	2	—	—	—	8	—	—	—	—	—	16	—	—	14	2	—	—	—	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
mono 5B	3	—	—	—	15	—	—	—	—	—	12	—	—	3	3	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
mono 6B	4	—	—	—	28	—	—	—	—	—	6	—	—	3	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
mono 7B*)	8	—	—	—	195	—	—	—	—	7	33	—	—	57	13	—	—	1	4	—	—	12	3	—	2	—	—	—
mono 1D*)	3	—	—	—	59	—	—	—	—	3	13	—	—	44	2	—	—	3	—	—	—	8	3	—	—	1	—	—
mono 2D	2	—	—	—	14	—	—	—	—	—	3	—	—	19	—	—	—	—	1	—	—	2	—	—	—	—	—	—
mono 3D*)	2	—	—	—	81	—	—	—	—	13	18	—	—	14	4	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
mono 4D	2	—	—	—	37	—	—	—	—	—	6	—	—	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
mono 5D	2	—	—	—	34	—	—	—	—	—	10	—	—	22	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
mono 6D*)	3	—	—	—	16	—	—	—	—	20	4	—	—	1	8	—	—	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
mono 7D*)	4	—	—	—	38	—	—	—	—	—	23	—	—	4	10	4	—	6	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
disom	3	13	—	19	—	8	5	—	1	—	—	10	—	—	—	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

*) Translokationschromosomen.

die Chromosomen einwirkte. Die Wurzeln wurden dann in 1 N HCl bei 50 °C 10 Minuten lang mazeriert, nach der Feulgen-Methode gefärbt und schließlich die Spitzen zu Quetschpräparaten verarbeitet. Monosome und disome F_1 -Körner wurden ausgepflanzt und während der Reifungsteilung die Chromosomenkonfigurationen in den Pollenmutterzellen beobachtet.

Außerdem wurde 'Blaukorn' mit sechs verschiedenen disomen Weizen-Roggen-Additionslinien ($21'' + 1''$) des Bastards 'Holdfast-King II' gekreuzt. Diese Linien erhielten wir von Dr. RILEY, Plant Breeding Institute, Cambridge, England. Die Chromosomenkonfigurationen in den Meiosen der Pollenmutterzellen 43chromosomiger F_1 -Kreuzungspflanzen wurden ebenfalls in die cytologische Analyse einbezogen.

Ergebnisse

A. Identifizierung der Chromosomensubstitution

Die Chromosomenkonfigurationen in der Metaphase I der Meiosen von Pollenmutterzellen disomer F_1 -Pflanzen der Kreuzung 'Chinese Spring' \times W 70 a 86 ('Blaukorn') ergaben, daß vorwiegend 40 Chromosomen paarten und jeweils zwei Chromosomen ungepaart blieben (Tab. 1). Dieses Chromosomenverhalten ist auf das Vorliegen einer Fremdchromosomensubstitution zurückzuführen. In der Metaphase I der Meiosen monosomer F_1 -Pflanzen der Kreuzungen 20 verschiedener aneuploider 'Chinese Spring'-Linien \times 'Blaukorn' wurden vorwiegend 19 gepaarte und 3 ungepaarte Chromosomen gefunden (Tab. 1). In Abbildung 1 ist eine solche Konfiguration mit $19'' + 3'$ dargestellt. In der monosomen F_1 der Kreuzung 'Chinese Spring' nulli- bzw. mono 4A \times 'Blaukorn' wurden dagegen in den meisten Fällen 20 Bivalente und 1 Univalent beobachtet (Tab. 1, Abb. 2). Das ungepaarte Fremdchromosom ist durch eine deutlich sichtbare tertiäre Einschnürung markiert.

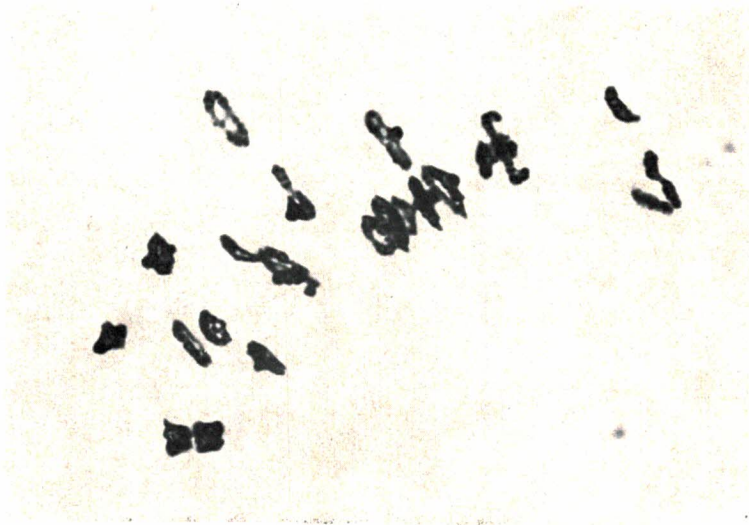


Abb. 1. Chinese Spring MT 7B \times Blaukorn: $19'' + 3'$ (F_1)
 (das ungepaarte Roggenchromosom 5R mit der tertiären Einschnürung tritt deutlich hervor)
 Chinese Spring MT 7B \times Blaukorn: $19'' + 3'$ (F_1)
 (the unpaired rye chromosome 5R with the tertiary constriction stands out clearly)

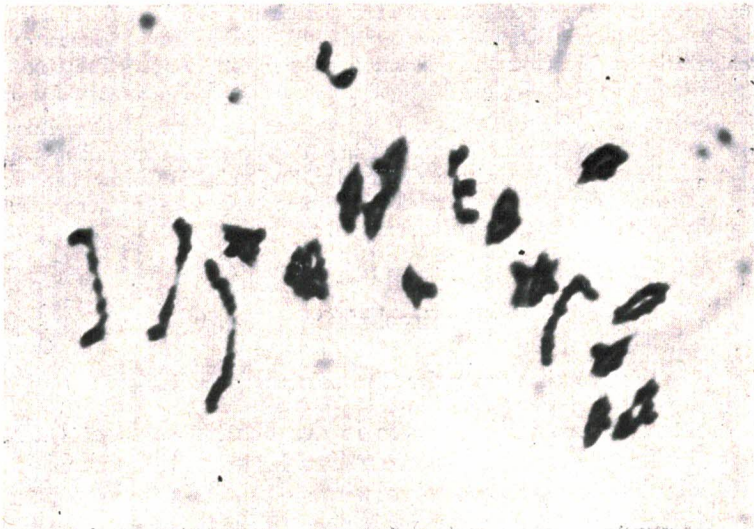


Abb. 2. Chinese Spring nulli-4A \times Blaukorn: 20'' + 1' (F₁) (das univalente Chromosom ist als Roggenschromosom 5R durch die tertiäre Einschnürung markiert)
Chinese Spring nulli-4A \times Blaukorn: 20'' + 1' (F₁) (the univalent chromosome is marked as the rye chromosome by the tertiary constriction)

Da auf Grund charakteristischer Merkmale des Phänotyps bei 'Blaukorn' angenommen wurde, daß Erbmaterial des Roggens in diesen Weizen eingeführt worden ist, wurde die Linie auch mit der disomen Weizen-Roggen-Additionslinie 5R (Holdfast-King II) gekreuzt. Auf dem Roggenschromosom 5R ist der Erbfaktor für Halmbehaarung lokalisiert („hairy neck“-Chromosom). Die 43-chromosomigen F₁-Pflanzen dieser Kreuzung ergaben in der Metaphase I der

Tabelle 2

Konfigurationen der Metaphase I-Chromosomen in den Meiosen der Pollenmutterzellen monosomer F₁-Additionspflanzen der Kreuzungen sechs verschiedener disomer Weizen-Roggen-Additionslinien (Holdfast-King II) \times W 70a 86 (Blaukorn) (Anzahl Zellen)

Configurations of metaphase I chromosomes in the meiosis of the pollen mother cells of monosomic F₁ addition plants of crosses of six different disomic wheat-rye addition lines (Holdfast-King II) \times W 70a 86 (Blaukorn) (Number of cells)

Kreuzung	Pflanzen	21'' + 1'	20'' + 3'	19'' + 5'	19'' + 11V + 1'	19'' + 11''' + 2'	18'' + 11V + 3'	17'' + 21V + 1'	17'' + 11V + 5'
Addition I (5R)	1	35	22	4	13	1	7	2	1
Addition II (6R)	2	—	22	2	—	—	—	—	—
Addition III (2R)	3	—	40	6	—	—	3	—	1
Addition IV	2	—	15	—	—	—	1	—	—
Addition V (1R)	2	—	25	14	—	—	4	—	2
Addition VII	1	—	25	2	—	—	4	—	—

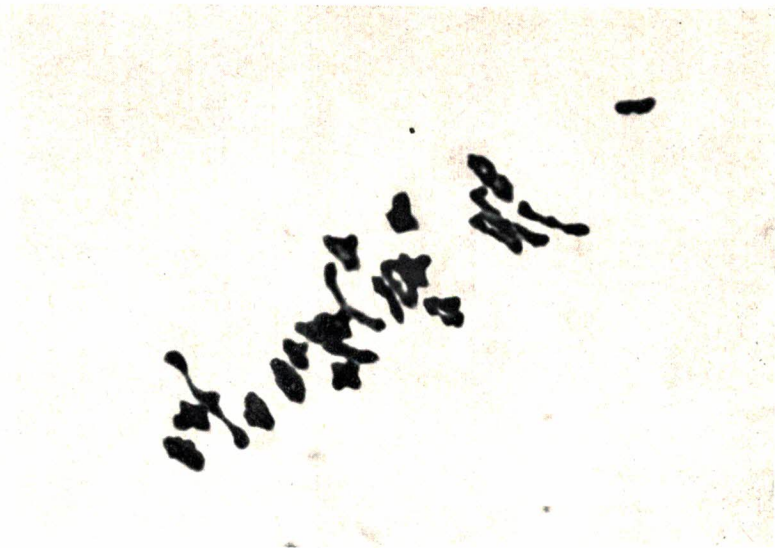


Abb. 3. Holdfast-King II-Addition $5R \times \text{Blaukorn}$: $21'' + 1'$ (F_1)
 Holdfast-King II addition $5R \times \text{Blaukorn}$: $21'' + 1'$ (F_1)

Meiosen $21'' + 1'$ (Tab. 2). Abbildung 3 zeigt eine typische Chromosomenkonfiguration der Kreuzung Holdfast-King II-Addition $5R \times \text{'Blaukorn'}$. Alle Weizenchromosomen außer 4A sind gepaart. Das Fremdchromosom in 'Blaukorn' ist zum Roggenchromosom 5R von 'King II' homolog und bildet mit diesem ein Bivalent. In den Chromosomenkonfigurationen fünf weiterer monosomer Additionslinien aus Kreuzungen anderer disomer Weizen-Roggen-Additionslinien \times 'Blaukorn' wurden dagegen jeweils mindestens drei Univalente beobachtet (Tab. 2).

B. Identifizierung chromosomaler Translokationen

Aus Tabelle 1 geht hervor, daß die Chromosomen in den monosomen F_1 -Pflanzen der aneuploiden 'Chinese Spring'-Linien \times 'Blaukorn' nicht immer als Bivalente paarten, sondern daß in einzelnen Fällen multivalente Chromosomenkonfigurationen (bis zu drei Quadrivalenten) auftreten können. Diese Konfigurationen entstehen auf Grund struktureller Veränderungen der Chromosomen (Translokationen) von 'Blaukorn' im Vergleich zu 'Chinese Spring'.

Die Beobachtung von Konfigurationen der Zusammensetzung $14'' + 2^{IV} + 1''' + 2'$ läßt mit Sicherheit darauf schließen, daß die Chromosomen 1A und 5A an reziproken Translokationen in 'Blaukorn' beteiligt sind. Aber auch die Konfigurationen $18'' + 1''' + 2'$ weisen darauf hin, daß die entsprechenden Chromosomen (2A, 6A, 3B, 7B, 1D, 3D, 6D, 7D) an der Bildung von Translokationen in 'Blaukorn' beteiligt sind. Abbildung 4 zeigt eine Chromosomenkonfiguration einer monosomen F_1 -Kreuzung 'Chinese Spring' mono-1D \times 'Blaukorn', in der neben Bivalenten und Univalenten zwei Quadrivalente und ein Trivalent gut zu erkennen sind. In dem Weizenstamm W 70 a 86 ('Blaukorn') liegen demnach fünf chromosomale Translokationen vor, an deren Zusammensetzung zehn Chromosomen beteiligt sind.

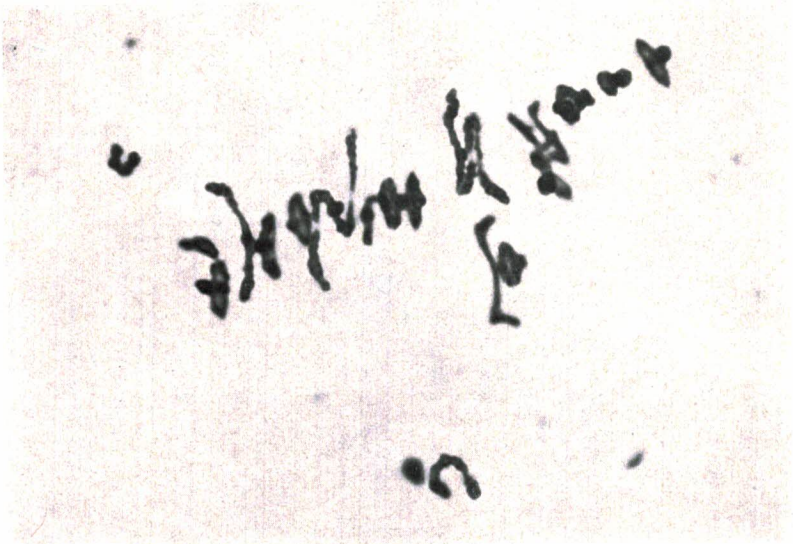


Abb. 4. Chinese Spring MT 1D \times Blaukorn (F_1):
 zwei Quadrivalente und ein Trivalent sind deutlich zu erkennen
 Chinese Spring MT 1D \times Blaukorn (F_1):
 two quadrivalents and one trivalent are easily recognizable

Diskussion

Die cytologischen Untersuchungen der F_1 -Meiosen in den Kreuzungspflanzen der 'Chinese Spring'-Monosomen \times Weizenstamm W 70 a 86 haben ergeben, daß in 'Blaukorn' das Weizenchromosomenpaar 4 A durch ein Fremdchromosomenpaar substituiert ist. In der kritischen Kreuzung 'Chinese Spring' nulli- bzw. mono-4 A \times 'Blaukorn' liegt das Fremdchromosom univalent vor. Es handelt sich dabei um das Roggenchromosom 5 R, das wegen seines Gens für Halmbehaarung unterhalb der Ähre häufig als „hairy neck“-Chromosom bezeichnet wird. Die Identität dieses Chromosoms wird durch die Paarung in der Kreuzung mit der 5 R-Chromosomenaddition 'Holdfast-King II' belegt. Chromosom 5 R ist auf Grund seiner charakteristischen Morphologie cytologisch gut zu erkennen. Es besitzt eine tertiäre Konstriktion, mit deren Hilfe man es in der Metaphase I der Meiose leicht von anderen ungepaarten Chromosomen unterscheiden kann.

KATTERMANN (1937a) hat bereits vor 35 Jahren in halmbehaarten monosomen Weizen-Roggen-Additionen dieses Chromosom anhand seiner „deutlichen mittleren Einschnürung“ beschrieben (vgl. auch O'MARA 1951, BIELIG und DRISCOLL 1970 a). KATTERMANN (1937b, 1938) hat auch zum ersten Mal über eine komplette Chromosomensubstitution im Weizen berichtet, die phänotypisch durch Halmbehaarung unterhalb der Ähre charakterisiert war. Die Reifungsteilungen in dieser Linie verliefen normal. In KATTERMANN'S Substitutionslinie war ein Weizenchromosomenpaar durch das „hairy neck“-Chromosom des Roggens ersetzt worden.

Die in 'Blaukorn' vorliegende Substitution des Weizenchromosoms 4 A durch das Roggenchromosom 5 R läßt den Schluß zu, daß dieses Roggenchromo-

som befähigt ist, Weizenchromosomen zweier homöologer Gruppen zu ersetzen. Für eine genetische Verwandtschaft zwischen dem Roggenchromosom 5R und dem Weizenchromosom 4A spricht auch die Bildung von Translokationen zwischen diesen beiden Chromosomen. DRISCOLL und SEARS (1965) beschrieben eine 4A/5R-Translokation in einer halmbehaarten Weizenlinie, in der die Anwesenheit des fremden Chromosomenabschnitts aus Roggen den Verlust des Weizenchromosomensegments voll kompensiert.

Auch in der dänischen Weizensorte 'Viking' liegt eine Translokation zwischen einem Weizenchromosom und dem „hairy neck“-Chromosom des Roggens vor. CHAPMAN (1971, mündl. Mitt.) fand, daß es sich bei 'Viking' um eine 4A/5R-Translokation handelt. Auch dieser Befund spricht für Homöologiebeziehungen zwischen dem Roggenchromosom 5R und mindestens einem Weizenchromosom (4A) der homöologen Gruppe 4.

Die Substitutionsfähigkeit bestimmter Roggenchromosomen für die Weizenchromosomen nur einer homöologen Gruppe dürfte für die Chromosomen 2R (SEARS 1968) und 6R (RILEY 1965) zutreffen. JENKINS hat jedoch schon 1963 auf die Substitutionsfähigkeit einzelner Roggenchromosomen für Weizenchromosomen verschiedener homöologer Gruppen hingewiesen. GUPTA (1969) sowie LEE et al. (1969) stellten fest, daß das Roggenchromosom 3R nicht nur zwei Weizenchromosomen der homöologen Gruppe 3, sondern auch die Chromosomen der Gruppe 1 zumindest teilweise substituieren kann.

Eine Erklärung für dieses Phänomen dürfte in der Evolution des Roggens zu suchen sein. Der Kulturroggen, *Secale cereale* L., gehört wie *Aegilops*, *Agropyron* und *Haynaldia* zu den *Triticinae*. Da alle diese mit Weizen kreuzbaren Spezies untereinander genetisch verwandt sind und sich höchstwahrscheinlich auf eine oder wenige gemeinsame Ausgangsarten zurückführen lassen, ist zu erwarten, daß einzelne Chromosomen dieser Spezies einen ähnlichen Geninhalt besitzen, der die gegenseitige Kompensationsfähigkeit begründet.

Der Kulturroggen stammt vermutlich von dem Primitivroggen, *Secale montanum* Guss. ab (KHUSH und STEBBINS 1961). SCHIEMANN und NÜRNBERG-KRÜGER (1952) und andere Autoren fanden, daß in Kreuzungen zwischen *S. cereale* und *S. montanum* multivalente Chromosomenkonfigurationen auftreten, die sich auf zwei reziproke Translokationen zurückführen lassen, welche sich aus sechs Chromosomen (Hexavalent) zusammensetzen. Diese Befunde deuten an, daß sich die Chromosomenstruktur des Kulturroggens im Laufe der Entwicklung erheblich verändert hat. Wenn man annimmt, daß die sieben Chromosomenpaare der Ausgangsform, *S. montanum*, zu jeweils einer der sieben Weizengruppen homöolog sind, muß erwartet werden, daß mindestens drei Chromosomen des Kulturroggens Weizenchromosomen von mehr als einer homöologen Gruppe substituieren können.

Auf Grund der cytologischen Befunde von GUPTA (1969) bzw. LEE et al. (1969) kann vermutet werden, daß sich Chromosom 3R des Kulturroggens durch eine Translokation von dem entsprechenden *Secale montanum*-Chromosom unterscheidet. Das gleiche dürfte auf Grund der hier vorgelegten Ergebnisse auch für das Roggenchromosom 5R zutreffen.

Neben Veränderungen des Roggen-genoms durch Chromosomenmutationen könnte zur Erklärung der 4A/5R-Substitution auch die stärkere strukturelle

Veränderung des Weizen-genoms herangezogen werden. Der Karyotyp des Weizenstammes W 70 a 86 unterscheidet sich von normalem Weizen 'Chinese Spring' durch eine bisher noch nicht beobachtete Anhäufung von fünf reziproken Translokationen. Es ist daher nicht völlig auszuschließen, daß die strukturellen Veränderungen der Weizenchromosomen dieser Linie die Substitution eines nicht-homöologen Weizenchromosoms durch das Roggenchromosom 5 R ermöglicht haben.

Mit Hilfe von Weizen-Roggen-Chromosomensubstitutionen lassen sich nicht nur homöologe Beziehungen zwischen diesen beiden Arten aufklären, sondern auch neue Kenntnisse über die Roggen-genetik gewinnen. KATTERMANN (1932 a und b) hat vor 40 Jahren einen Weizen beschrieben, der ein blaues Aleuron ausbildet. KATTERMANN glaubte, daß die Blaufärbung auf eine Roggen-einkreuzung zurückgeht. Dieser Weizenlinie fehlte aber im Gegensatz zu W 70 a 86 die Halmbehaarung unterhalb der Ähre. Es ist durchaus denkbar, daß die beiden für Blaufärbung und Halmbehaarung verantwortlichen Gene auf verschiedenen Roggenchromosomen lokalisiert sind. Wenn der „hairy neck“-Faktor des Weizenstamms W 70 a 86 in F_2 -Spaltungsnachkommenschaften immer mit der Blaufärbung gemeinsam vererbt wird, muß man jedoch schließen, daß beide Gene in dieser stark translozierten Linie zur gleichen Koppelungsgruppe gehören.

Zusammenfassung

1. Cytologische Untersuchungen der F_1 -Meiosen in monosomen Kreuzungspflanzen entsprechender 'Chinese Spring'-Linien \times Weihenstephaner Weizenstamm W 70 a 86 ('Blaukorn') ergaben, daß in dieser Linie das Weizenchromosom 4 A fehlt und durch ein fremdes Chromosom ersetzt wurde. Bei dem Fremdchromosom handelt es sich um das Roggenchromosom 5 R, welches unterhalb der Ähre einen behaarten Halm manifestiert.

2. Untersuchungen anderer Autoren ergaben für das Roggenchromosom 5 R eine Substitutionsfähigkeit für alle Weizenchromosomen der homöologen Gruppe 5. Die hier vorgelegten Ergebnisse lassen vermuten, daß die Substitutionsfähigkeit des Chromosoms 5 R eine zweite homöologe Gruppe von Weizenchromosomen einschließt.

3. Anhand der Chromosomenkonfigurationen in den Meiosen der Pollenmutterzellen monosomer F_1 -Pflanzen der Kreuzungen aller 21 'Chinese Spring'-Monosomen \times 'Blaukorn' konnte gezeigt werden, daß sich dieser Weizenstamm durch fünf chromosomale Translokationen vom 'Chinese Spring'-Karyotyp unterscheidet. Die Chromosomen 1 A, 2 A, 5 A, 6 A, 3 B, 7 B, 1 D, 3 D, 6 D und 7 D sind an diesen Translokationen beteiligt.

Summary

Substitution of the Wheat Chromosome Pair 4 A by the Rye Chromosome Pair 5 R in the Weihenstephan Wheat Line W 70 a 86 (Blaukorn)

1. Cytological investigations of the F_1 meioses in monosomic hybrid plants of the corresponding 'Chinese Spring' lines \times Weihenstephan wheat line W 70 a 86 ('Blaukorn') showed that in this line wheat chromosome 4 A was

absent and was replaced by an alien chromosome. The alien chromosome proved to be rye chromosome 5R, which conditions a hairy stem below the ear.

2. Investigations of other authors have demonstrated a capacity for substitution of rye chromosome 5R for all wheat chromosomes of the homoeologous group 5. The results here presented suggest that the substitution capacity of chromosome 5R also embraces a second homoeologous group of wheat chromosomes.

3. From the chromosome configurations in the meioses of the pollen mother cells of monosomic F_1 plants of the crosses of all 21 'Chinese Spring' monosomics \times 'Blaukorn' it could be shown that this wheat line differs from the 'Chinese Spring' karyotype by five chromosome translocations. Chromosomes 1A, 2A, 5A, 6A, 3B, 7B, 1D, 3D, 6D and 7D are involved in these translocations.

Literaturverzeichnis

- BIELIG, L. M., and C. J. DRISCOLL, 1970a: Substitution of rye chromosome 5R^L for chromosome 5B of wheat and its effect on chromosome pairing. *Genetics* **65**, 241—247.
- , and —, 1970b: Substitution of rye chromosome 5R for its three wheat homoeologues. *Genet. Res., Cambridge*, **16**, 317—323.
- CHAPMAN, V., 1971: Mündliche Mitteilung.
- DRISCOLL, C. J., and E. R. SEARS, 1965: Mapping of a wheat-rye translocation. *Genetics* **51**, 439—443.
- GUPTA, P. K., 1969: Studies on transmission of rye substitution gametes in common wheat. *Ind. J. Genet. Plant Breed.* **29**, 163—172.
- JENKINS, B. C., 1963: *Secale* additions and substitutions to common wheat. *Proc. 2nd Intern. Wheat Genet. Symp., Lund, Hereditas, Suppl.* **2**, 310—312.
- KATTERMANN, G., 1932a: Genetische Beobachtungen und zytologische Untersuchungen an der Nachkommenschaft einer Gattungskreuzung. Teil I. Genetische Beobachtungen. *Z. ind. Abst.- und Vererbungslehre* **60**, 152—206.
- , 1932b: Farbxenien bei Weizenkreuzungen und das erbliche Verhalten blaufärbter Aleuronschicht bei der verwendeten neuartigen Weizenrasse im allgemeinen. *Z. Züchtg. A. Pflanzenzüchtg.* **17**, 413—446.
- , 1937a: Chromosomenuntersuchungen bei halmbehaarten Stämmen aus Weizenroggenbastardierung. *Z. ind. Abst.- und Vererbungslehre* **74**, 1—48.
- , 1937b: Zur Cytologie halmbehaarter Stämme aus Weizenroggenbastardierung. *Züchter* **9**, 196—199.
- , 1938: Über konstante, halmbehaarte Stämme aus Weizenroggenbastardierung mit $2n = 42$ Chromosomen. *Z. ind. Abst.- und Vererbungslehre* **74**, 354—375.
- KHUSH, G. S., and G. L. STEBBINS, 1961: Cytogenetic and evolutionary studies in *Secale*. I. Some new data on the ancestry of *Secale cereale*. *Amer. J. Bot.* **48**, 723—730.
- LEE, Y. H., E. N. LARTER, and L. E. EVANS, 1969: Homoeologous relationship of rye chromosome VI with two homoeologous groups from wheat. *Canad. J. Genet. Cytol.* **11**, 803—809.
- O'MARA, J. G., 1951: Cytogenetic studies on *Triticale*. II. The kinds of intergeneric chromosome additions. *Cytologia* **16**, 225—232.
- RILEY, R., 1965: Cytogenetics and plant breeding. *Genetics Today, Proc. XI. Intern. Congr. Genet.* **3**, 681—688.

SCHIEMANN, E., und U. NÜRNBERG-KRÜGER, 1952: Neue Untersuchungen an *Secale africanum* Stapf. II. *Secale africanum* und seine Bastarde mit *Secale montanum* und *Secale cereale*. Naturwissenschaften 39, 1—3.

SEARS, E. R., 1968: Relationships of chromosomes 2A, 2B and 2D with their rye homoeologue. Proc. 3rd Intern. Wheat Genet. Symp., Austral. Acad. Sci. Canberra, 53—61.

Anschrift der Verfasser: Dr. F. J. ZELLER, Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der Technischen Universität München, D-805 Freising-Weihenstephan, und Dr. A. C. BAIER, Estacion Experimental de Passo Fundo, C. Postal 569, 99100 — Passo Fundo — RS (Brasilien).