

Untersuchungen an autotetraploiden Gersten unter besonderer Berücksichtigung der Diploidisierung

II. Meiosemerkmale

W. FRIEDT

Mit 6 Abbildungen und 7 Tabellen

Autopolyploide Pflanzen entstehen durch Vervielfachung eines Chromosomensatzes. Die häufigste Form der Autopolyploidie ist die Autotetraploidie, bei der der Chromosomensatz vierfach vorliegt. In der Gattung *Hordeum* konnte erstmals VON BERG (1936) an natürlichem *H. bulbosum* Material unbekannter Herkunft Autotetraploidie ($2n = 4x = 28$) nachweisen. Bei *H. vulgare* stellte PETO (1936) mit Hilfe der Hitzeschockbehandlung autotetraploide Pflanzen her.

Mit der Entdeckung der Colchicinwirkung auf die Zellteilung (BLAKESLEE 1937, EIGSTI 1938) wurde die Herstellung Autopolyploider erheblich vereinfacht. In der Folgezeit ist auch über zahlreiche neue tetraploide Gerstenformen berichtet worden. In jedem Fall kommt es in solchen Pflanzen zu Uni- und Multivalentbildung (CHEN et al. 1945). Die mittlere Quadrivalentfrequenz je Zelle variiert in der Regel zwischen 3 und 4 (CAUDERON und CAUDERON 1956, TSUCHIYA 1957, DAVIES 1958, MORRISON und RAJHATHY 1960 a, GOTTSCHALK 1976). Die Häufigkeiten von Uni- und Trivalenten sind im allgemeinen niedrig, d. h. $< 1,0$. Dennoch haben sie offenbar große Bedeutung für die Unregelmäßigkeit späterer Meiosestadien und den Samenansatz (MYERS und HILL 1940). Die Bivalentfrequenz in Autotetraploiden ist der Quadrivalenthäufigkeit umgekehrt proportional. Bivalente sind in bezug auf die Chromosomenverteilung grundsätzlich als die einzige absolut regelmäßige Paarungskonfiguration anzusehen.

Die strenge Bivalentpaarung in der Meiose (Bivalentisierung) und disome Spaltungsraten sind die wesentlichsten Kriterien der Diploidisierung, d. h. der Angleichung Polyploider an das Verhalten Diploider in (I) cytologischer, (II) genetischer und (III) physiologischer Hinsicht. Ein Programm zur „Diploidisierung autotetraploider Gerste“ (BENDER und GAUL 1966, FRIEDT 1978 a

und b), in dem durch wiederholte Mutationsbehandlung und multiple Bastardierung die Voraussetzungen für die Auslese einer diploidisierten tetraploiden Gerste geschaffen werden sollten, ist Grundlage der vorliegenden Arbeit. Über einen Teil der erzielten Ergebnisse wird nachfolgend berichtet.

Material und Methoden

Das Ausgangsmaterial und die angewendeten Methoden der Kreuzung, Mutationsauslösung, Fertilitätsbestimmung und statistischen Auswertung wurden schon an anderen Stellen ausführlich beschrieben (FRIEDT 1978a, b).

Die cytologischen Untersuchungen der Meiose wurden an einer Nachkommenschaft der Kreuzung Nr. 42 in der F_{11} -Generation und an vier ihrer autotetraploiden Ausgangsformen (*Hordeum vulgare* L., $2n = 4x = 28$) in der C_{19} -Generation vorgenommen. Die Familie 42 hat sich in den Vorjahren als besonders fertil und vital erwiesen. Sie geht zurück auf die zweizeiligen Sommergerstensorten 'Haisa II' und 'Weihestephaner Mehlauresistente C.P.', die zweizeiligen Vogelsanger Sommergerstestämme 'D 8/55' und 'D 9/55' sowie auf die mehrzeilige Wintergerstensorte 'Breusteds Atlas'. Diese Ausgangsformen waren bis zu siebenmal rekurrent mit Röntgenstrahlen behandelt worden, bevor sie nach einem konvergenten Schema miteinander gekreuzt wurden (FRIEDT 1978a, b).

Im Juni 1974 wurden im Freiland in Grünbach bei Erding (Obb.) aus „Seedmatic“-ge-drillten Mikroparzellen ($0,8 \text{ m}^2$) von zufällig ausgewählten Pflanzen Ähren entnommen und in Alkohol-Eisessig (3:1) fixiert. Die fixierten Ähren wurden bis zur Untersuchung in 70-prozentigem Alkohol bei etwa 5°C aufbewahrt. Jeweils einen Tag vor ihrer mikroskopischen Untersuchung wurden ganze Ähren in die alkoholisch-hydrochlorische Karminessigsäure-Färbelösung von SNOW (1963) gegeben. Alle drei Antheren einer Blüte wurden zusammen in einen Tropfen „Rattensbury's Fluid“, einem Gemisch von 45%iger Essigsäure und Glycerin (10:1; TSUCHIYA 1971), gequetscht. Die Auszählungen und fotografischen Aufnahmen wurden an diesen Präparaten vorgenommen. Wenn möglich, wurden für die Untersuchungen der einzelnen Stadien jeweils mehrere Blüten einer Ähre verwendet, da die Regelmäßigkeit des Meioseablaufes zwischen verschiedenen Blüten einer Ähre ganz erheblich variieren kann (REES und NAYLOR 1960, HOSSAIN und MOORE 1975a).

Ergebnisse und Diskussion

Chromosomenpaarung

Chiasmafrequenz

Die Chiasmafrequenz wurde an Pollenmutterzellen (PMZ) in der Diakinese bzw. Metaphase I (MI) ermittelt als Mindestanzahl, die für die Aufrechterhaltung der verschiedenen beobachteten Chromosomenkonfigurationen erforderlich ist. Die mittleren Chiasmafrequenzen je PMZ der Ausgangsformen und Linien sind statistisch nicht signifikant verschieden (Tab. 1). Die Streubreite reicht bei den Ausgangssorten von 25,54 bis 26,73 Chiasmata (Xta) je PMZ je Pflanze und bei den Linien von 24,33 bis 26,98 Xta/PMZ. Damit zeigen die Linien größere Variabilität zwischen Einzelpflanzen als die Ausgangssorten. In beiden Gruppen ist die mittlere Chiasmafrequenz höher als die von anderen Autoren berichteten. So fanden PÉTO (1936) 26,08 Xta/PMZ, CAUDERON und CAUDERON (1956) 26,00, DAVIES (1958) 26,35, und ROSENDAHL (1944) fand gar nur 22,23 Xta/PMZ. Im letztgenannten Fall ist sicherlich die geringe Chiasmabildung ein wesentlicher Grund für die von der Autorin berichteten extrem niedrigen Quadrivalentfrequenzen.

Tab. 1 Chromosomenpaarung, Chromosomenseggregation, und Tetradenbildung in der Meiose unbehandelter autotetraploider Ausgangsformen und selektierter Linien nach mutagener Behandlung und Kreuzung ($2n = 4x = 28$). — Chromosome pairing, chromosome segregation and tetrad formation in meiosis of untreated autotetraploid original forms and selected lines after mutagenic treatment and hybridization ($2n = 4x = 28$)

4x-Ausgangsform	PMZ	Xta/PMZ	Disjunction Index	Diakinese / Metaphase I				Anaphase I		Tetraden				
				I	II	III	IV	% IV	n	% ohne Mikronuklei	Mikronuklei/Tetraden			
Haisa II	355	26,06	89,60	0,13	3,67	0,90	0,09	4,62	66,3	130	42,1	5384	69,1	0,62
D 8 55	492	26,38	90,50	0,12	3,33	0,60	0,07	4,95	70,3(S)	319	49,6	3787	68,9	0,71
D 9/55	247	26,24	90,90	0,13	3,71	0,75	0,06	4,69	68,1(S)	151	53,7	5434	69,5	0,74
Weihestephaner	179	26,19	89,50	0,12	3,62	0,78	0,10	4,70	67,9	198	25,5	4881	57,2	1,02
Mittel	1273	26,23	90,20	0,13	3,58	0,76	0,08	4,76	68,5(S)	798	42,2	19486	66,2	0,77
4x-Linie	398	25,63	90,80	0,10	4,34	1,14	0,08	4,15	63,9(S)	91	73,6	5140	72,3	0,56
5304/73	288	26,57	92,90	0,10	4,22	0,62	0,06	4,52	65,1(S)	176	71,3	1144	79,8	0,45
5306/73	252	26,62	94,90	0,06	3,84	0,70	0,03	4,70	65,6	214	51,5	1941	85,6	0,27
5307/73	100	27,27	98,80	0,02	4,11	0,34	0,00	4,77	68,1	81	74,1	945	82,8	0,33
Mittel	1038	26,15	92,70	0,08	4,13	0,70	0,06	4,40	64,9(S)	562	64,4	9170	78,1	0,40
Differenz Linien/Ausgangsformen ¹⁾	n.s.	—	—	*	**	n.s.	—	*	—	—	***	—	***	—

S) bei $p < 0,001$, S) bei $p < 0,05$ signifikant von 66,7 % abweichend. — Significantly deviating from 66,7 %.
1) n.s. nicht signifikant, *, **, *** signifikant bei $p < 0,05$, $p < 0,01$, $p < 0,001$.

Auch in Tetraroggen (*Secale cereale* L.) werden in der Regel niedrigere Chiasmatafrequenzen gefunden. So beobachtete HOSSAIN (1976) in einer freibühenden Population im Mittel 25,04 Xta/PMZ, während HAZARIKA und REES (1967) in vier ingezüchteten Linien 21,67 bis 24,75 Xta/PMZ fanden.

Chromosomenkonfigurationen

Die mittleren Häufigkeiten der verschiedenen zahlenmäßigen Chromosomenkonfigurationen (Valenztypen) sind in der *Tabelle 1* zusammengestellt. Die Gesamtmittelwerte von Ausgangsmaterial und Linien für Uni-, Bi- und Quadrivalentfrequenzen unterscheiden sich statistisch signifikant. Dabei ist die Univalentfrequenz in den Linien niedriger, die Bivalentfrequenz höher und die Quadrivalentfrequenz niedriger als in den Ausgangssorten. Die Bi- und Quadrivalenthäufigkeiten (II, IV) liegen in dem vorliegenden Material in derselben Größenordnung wie die von verschiedenen anderen Autoren berichteten. In der Regel sind in Autotetraploiden etwa zwei Drittel (66,7%) der Chromosomen in Quadrivalenten gebunden. Diese Häufigkeit kann man unter der Annahme zufälliger und obligatorischer Paarung zwischen den vier Homologen eines jeden Chromosoms erwarten (JOHN und HENDERSON 1962, *Abb. 1*). Im vorliegenden Fall weichen die Häufigkeiten zweier Sorten und zweier Linien sowie Sorten und Linienmittelwerte signifikant davon ab (*Tab. 1*). Die Sorten bilden mehr, die Linien weniger Quadrivalente als erwartet.

Die mittleren Häufigkeiten für Univalente (I) und Trivalente (III) sind im vorliegenden Material sehr niedrig und stimmen damit relativ gut überein mit den Befunden anderer Autoren bei autotetraploidem *Hordeum vulgare* mit „normaler“ Chiasmatafrequenz (ROMMEL 1955, MORRISON und RAJHATHY 1960b). Erheblich höhere Univalentzahlen wurden zuweilen von anderen autotetraploiden Gramineen berichtet. So fanden MYERS und HILL (1940) in

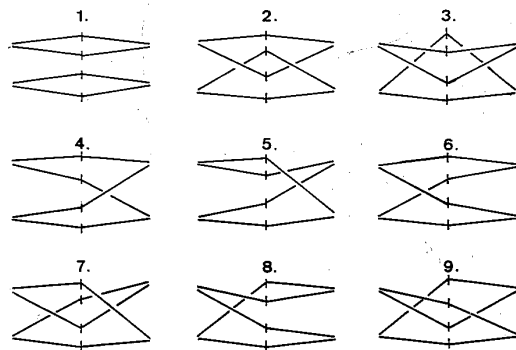


Abb./Fig. 1 Chromosomenassoziationen im Pachytän von Autotetraploiden bei freier Paarung der Chromosomenarme nach JOHN und HENDERSON (1962) aus SIMONSEN (1973). Unter der Voraussetzung der Chiasmabildung in allen Armen führen die Assoziationen 1. bis 3. zu Bivalenten, 4. bis 9. zu Quadrivalenten. — Chromosome associations in pachytene of autotetraploids with free pairing of all chromosome arms according to JOHN and HENDERSON (1962) from SIMONSEN (1973). Under the assumption of chiasma formation in all arms, the associations 1 to 3 result in bivalents, 4 to 9 in quadrivalents

ihrer Untersuchung der natürlichen autotetraploiden Gräser *Dactylis glomerata*, *Arrhenatherum elatius* und *Agropyron cristatum* in Einzelpflanzen Univalenthäufigkeiten bis zu 32%. Die Autoren konnten nachweisen, daß die Unregelmäßigkeiten späterer Meiosestadien (Tetradenmikronuklei) fast vollständig auf Univalente zurückgingen.

Eine ähnlich große Bedeutung kommt den Univalenthäufigkeiten in dem vorliegenden Material nicht zu. Die hier beobachteten niedrigen Uni- und Trivalentfrequenzen bestätigen im übrigen auch die Annahme, daß die höhere Bivalentrate in den Linien nicht durch reduzierte Chiasmatafrequenz verursacht sein kann. Bei vorzeitigem „Zerfall“ von Viererbindungen infolge ungenügender Chiasmabildung müßten mehr „II+II“ und erheblich mehr „I+III“ auftreten (DURRANT 1960) als tatsächlich beobachtet werden. Die Erhöhung der Bivalentfrequenz in den Linien gegenüber den Ausgangssorten kommt offenbar ausschließlich durch eine Zunahme der Ringbivalente zustande (*Tab. 1*). Auch dieser Befund bestätigt die vorher geäußerte Annahme, daß die Erhöhung der Bivalentenhäufigkeit nicht durch reduzierte Chiasmatafrequenz verursacht sein kann.

Mit der Reduktion von Uni- und Trivalentfrequenz in den Linien gegenüber dem Ausgangsmaterial geht eine Erhöhung des „Disjunction Index“ einher (relativer Anteil von PMZ ohne Uni- und Trivalente; HAZARIKA und REES 1967). Alle Werte liegen um 90% oder darüber (siehe *Tab. 1*). In den von HAZARIKA und REES (1967) untersuchten 4x-Roggen-Inzucht-Linien wurden keine Werte des „Disjunction Index“ über 60% gefunden.

Neben der Untersuchung der verschiedenen Valenztypen ist auch die Betrachtung der unterschiedlichen von DARLINGTON (1929, 1931) beschriebenen möglichen Chromosomenkonfigurationen in einem Tetraploiden mit terminalen Chiasmata aufschlußreich. Im eigenen Material sind Ringbivalente und Quadrivalentenringe die dominierenden Konfigurationen. Danach treten nur noch Quadrivalentketten und Stabbivalente in nennenswerten Häufigkeiten auf.

Quadrivalente sind vorwiegend als Ketten und Ringe gepaart (89%; siehe *Tab. 3*). Bei der Untersuchung des Verhaltens von Quadrivalenten im weiteren Verlauf der Meiose müssen beide Typen demnach besonders berücksichtigt werden.

Vergleichbare Detailuntersuchungen der Chromosomenkonfigurationen liegen für autotetraploide Gerste nicht vor, dafür aber von einigen anderen induzierten autotetraploiden Gräsern. In *Lolium perenne* fand SIMONSEN (1973) 95% und MYERS (1945) 91% der Quadrivalente als Ringkonfigurationen und Ketten. In *Festuca pratensis* zählte SIMONSEN (1975) 97% Ringe und Ketten.

Natürliche Autotetraploide weichen in ihrem cytologischen Verhalten oft erheblich von dem induzierter ab, wie in der Einleitung bereits dargestellt wurde. In diesem Zusammenhang sind die eindrucksvollen Ergebnisse von BERG's (1936) bei *Hordeum bulbosum* von besonderem Interesse. Bei einer mittleren Quadrivalentfrequenz von 4,58 fand er 85% geschlossene Ringe, insgesamt einen hohen Grad an Regelmäßigkeit bezüglich der Quadrivalentbildung. Daraus kann geschlossen werden, daß die natürliche Selektion Typen mit dominierender Ringbildung bevorzugt. Ein gewisser Trend in dieser Richtung deutet sich auch in dem hier untersuchten Gerstenmaterial an.

Tab. 2 Binomialverteilung der Quadrivalentzahlen je PMZ in Ausgangsform und Linien. — Binomial distribution of the number of quadrivalents per PMC in original autotetraploids and selected lines

Ausgangsform, Linie 4x	Anzahl PMZ	IV-Wahrschein- lichkeit (p)	Anzahl Quadrivalente je PMZ							Varianz ³⁾	χ^2	
			0	1	2	3	4	5	6			7
Haisa II	E ¹⁾ 329,1	0,664	0,1	2,3	13,1	42,6	85,2	100,8	66,3	18,7	1,56	6,94
	B ²⁾ 329	—	—	13	41	99	88	65	22	1,58		
D 8/55	E 461,0	0,706	0,1	1,6	10,6	42,0	101,7	147,2	117,5	40,3	1,45	4,46
	B 461	—	—	2	12	37	113	132	126	39	1,48	
D 9/55	E 231,0	0,691	0,1	0,9	6,3	24,2	55,0	72,8	54,3	17,4	1,49	7,98
	B 231	—	—	11	24	45	82	50	19	1,56		
Weihenstephaner	E 162,0	0,673	0,1	0,9	5,8	19,3	40,8	50,4	34,5	10,2	1,54	5,83
	B 162	—	—	2	3	24	36	55	30	12	1,59	
5304/73	E 372,0	0,636	0,3	3,9	20,3	58,6	102,8	107,8	62,7	15,6	1,62	5,62
	B 372	—	—	1	3	27	56	98	102	66	1,80	
5305/73	E 274,0	0,653	0,2	2,1	12,6	38,4	72,9	82,3	51,6	13,9	1,59	3,57
	B 274	—	—	1	9	43	72	90	46	13	1,43	
5306/73	E 241,0	0,659	0,1	1,6	10,1	32,9	63,2	73,3	47,0	12,9	1,57	6,80
	B 241	—	—	—	8	29	75	74	47	8	1,27	
5307/73	E 99,0	0,681	0,0	0,5	3,1	11,4	24,3	31,0	22,0	6,7	1,52	7,83
	B 99	—	—	1	2	17	22	25	21	11	1,87	

1) Erwartete Binomialverteilung, $n(p+p)^k$. — Expected binomial distribution.

2) Beobachtete Verteilung. — Observed distribution.

3) Für die erwartete Verteilung errechnet nach $k \cdot p \cdot q$ ($k = 7$, $q = 1 - p$); nur bei 5307/73 ist der Varianzquotient mit 1,23 größer als 10/9 (SACHS 1974), der χ^2 -Test zeigt in keinem Fall eine signifikante Abweichung der beobachteten von der erwarteten Verteilung an. — χ^2 -test in no case significant.

Quadrivalentverteilung

Das Ziel in dem Diploidisierungsprogramm war, mit Hilfe von Röntgenbestrahlung und Bastardierung die vier Chromosomen je eines Satzes strukturell so zu verändern, daß vorzugsweise Bivalentenpaarung ermöglicht wird. Setzt man voraus, daß eine Strukturdifferenzierung aufgrund der Behandlung tatsächlich stattgefunden hat, so ist diese doch höchstwahrscheinlich nicht in allen Vierergruppen etwa in gleicher Weise und Wirksamkeit vorhanden. Folglich sollten zwischen den Vierergruppen Unterschiede bezüglich der Häufigkeit gebildeter Quadrivalente bestehen.

Eine direkte Untersuchung solcher Abweichungen bei dem untersuchten Objekt ist schwierig, wenn nicht sogar mit den hier verwendeten Methoden unmöglich, da die Chromosomen von *Hordeum vulgare* alle etwa gleich lang sind und das Centromer in medianer bis submedianer Position tragen. Aus diesem Grunde wurde der Versuch einer indirekten, statistischen Lösung der Frage unternommen. Die Methode stützt sich auf die Annahme, daß bei glei-

cher Wahrscheinlichkeit der Quadrivalentbildung für alle sieben Chromosomenätze und für alle Zellen einer Blüte (Pflanze) die Zahl der PMZ mit 0, 1, 2, ... 7 IV einer binomischen, d. h. zufälligen Verteilung folgen müßte. HALL (1955) hatte die Methode erstmals angewandt.

In der Tabelle 2 sind die Ergebnisse der Analyse zusammengefaßt. Die beobachteten Häufigkeiten weichen in allen Fällen nur geringfügig von den erwarteten Verteilungen ab; sowohl F- als auch Chiquadrattests zeigen in keinem Fall eine gesicherte Abweichung an. Ebenso brachten die für alle Einzelpflanzenverteilungen durchgeführten Tests keine signifikanten Abweichungen. Es kann daher als erwiesen gelten, daß in dem untersuchten selektierten Material in keiner der Vierergruppen solche Strukturveränderungen oder Mutationen induziert und selektiert wurden, die das Paarungsverhalten der betreffenden homologen Vierergruppe entscheidend beeinflusst hätten.

Dieses Ergebnis steht in guter Übereinstimmung mit den von McCOLLUM (1958) bei *Dactylis*-Subspezies und ihren Bastarden, von MEHRA et al. (1971) bei *Setcreasea*-Arten, von SIMONSEN (1973, 1975) bei *Lolium*- und *Festuca*-Autotetraploiden und von MORRISON und RAJHATHY (1960a) bei verschiedenen anderen autotetraploiden Arten gefundenen Resultaten.

Chromosomenpaarung und Diploidisierung

Die Chromosomenpaarung wird grundsätzlich von drei verschiedenen Komponenten beeinflusst: (I) der strukturellen Ähnlichkeit der Chromosomen (Homologie), (II) genetischen Faktoren (Paarungs- bzw. Suppressorgenen), (III) den zellulären Nebenbedingungen in der Meiose (REES und NAYLOR 1960). Unter (I) kann die von ENDRIZZI (1962) und MURSAL und ENDRIZZI (1976) bei *Gossypium* festgestellte Regulation der Chromosomenpaarung aufgrund der unterschiedlichen Kontraktion der Genome A und D eingeordnet werden. Eine genische Kontrolle der Chromosomenpaarung (II) wurde u. a. in *Triticum* (OKAMOTO 1957), *Avena* (RAJHATHY und THOMAS 1972) und *Festuca* (JAUHAR 1977) nachgewiesen. Auf die Wirksamkeit weiterer zellulärer Faktoren (III), die auch von Außenbedingungen mitbeeinflusst werden, haben u. a. BENNETT und REES (1970), FEDAK (1973), ELLIOTT (1955, 1958) sowie SYBENGA (1973) hingewiesen.

Veränderungen der Homologie (I) müßten bereits bei der Einleitung der Chromosomenpaarung wirksam werden. Beginnt diese an einer Stelle („site“), so werden ausschließlich Bivalente gebildet. Mit zunehmender Zahl der Initialstellen entstehen mehr Quadrivalente (SYBENGA 1975 b). SVED (1966) postulierte nur zwei Punkte der Paarungsinitiierung an den Telomeren. Diese Einschränkung läßt Bivalente und Quadrivalente im Verhältnis von 1:1 erwarten, so daß etwa zwei Drittel (67%) der Chromosomen als Quadrivalente und ein Drittel als Bivalente gepaart sein müßten. Das ist beim Tetraroggen in der Regel der Fall (SYBENGA 1972). Beim Roggen (*S. cereale*) wurde auch festgestellt, daß die heterochromatischen Telomere bereits in der prämeiotischen Interphase (BOWMAN und RAJHATHY 1977) bzw. in der frühen meiotischen Prophase (THOMAS und KALTSIKES 1976) nahe beieinander liegen. Die eigentliche Paarung (Synapsis), die im Zygotän vollendet ist, wird also schon wesentlich früher determiniert (siehe auch „somatische Assoziation“, FELDMAN et al.

1966, FEDAK und HELGASON 1970, AVIVI und FELDMAN 1973, SINGH et al. 1976). Geht man davon aus, daß auch in der Gerste die Chromosomenpaarung an den Telomeren beginnt (KASHA und BURNHAM 1965), so sollten auch in Gerstenautotetraploiden etwa zwei Drittel der Chromosomen in Quadrivalenten gepaart sein.

Seit der Entdeckung des „Paarungsmechanismus“ (II) auf dem langen Arm von Chromosom 5B des Saatweizens (*T. aestivum*) durch OKAMOTO (1957) weiß man, daß die Chromosomenpaarung vielfach einer genischen Kontrolle unterliegt. Bei diploidem Roggen konnte REES (1955) nachweisen, daß auch die Chiasmabildung genisch kontrolliert ist. Dies trifft offenbar auch weitgehend für die räumliche Verteilung (Lokalisation) der Chiasmata zu (JONES 1967). Damit der Erwartungswert von 67% der Chromosomen in Quadrivalenten realisiert werden kann, muß in jedem gepaarten Chromosomenarm mindestens ein Chiasma gebildet werden wie JOHN und HENDERSON (1962) betonten. Ein Beispiel für Bivalentisierung infolge niedriger Chiasmafrequenz ist *Zinnia elegans* (GUPTA und KOAK 1976). Man kann daher mit RILEY (1965) annehmen, daß möglicherweise bereits eine geringfügige Reduktion der Chiasmafrequenz genügt, um die Paarung auf Bivalente zu beschränken.

Aus den skizzierten Mechanismen der Chromosomenpaarung ergeben sich vier Möglichkeiten für eine Bivalentisierung:

1. durch Verwendung von Formen mit abweichender Chromosomenstruktur (DNA-Gehalt),
2. mit Hilfe von Paarungsgenen (Suppressoren),
3. durch eine Reduktion der Chiasmafrequenz und
4. mit Hilfe genetisch regulierter Chiasmalokalisation.

Die eigenen Ergebnisse der autotetraploiden Ausgangsformen zeigen gute Übereinstimmung mit der Annahme zufälliger Paarung zwischen den je vier homologen Chromosomen bei Initiierung der Paarung an den Telomeren. Etwa 67% der Chromosomen sind in Quadrivalenten gebunden. Demnach haben hier Sekundärfaktoren wie Vorzugspaarung, Chiasmafrequenz und Lokalisation keinen erfassbaren Einfluß auf die Chromosomenpaarung.

In einigen Arbeiten ist nachgewiesen worden, daß vorzugsweise Bivalentpaarung in polysomen bzw. polyploiden Organismen durch die Einführung von Strukturunterschieden induziert werden kann. Danach haben sich Inversionen als besonders nützlich erwiesen (DOYLE 1963, 1969, GRELL 1961, SHAVER 1963, TSUCHIYA 1969). In der *Abbildung 2* ist die Wirkung terminaler paracentrischer Inversionen auf Chromosomenpaarung und Segregation in einem Autotetraploiden schematisch dargestellt. Die Befunde des Differenzierungseffektes von Translokationen sind dagegen kontrovers geblieben. Manche Autoren fanden Hinweise auf Vorzugspaarung in tetraploiden Duplexheterozygoten (ELÇI und SYBENGA 1976, LINNERT 1962, JONES 1962, REIMANN-PHILIPP und EICHHORN-ROHDE 1970, SYBENGA 1973), andere dagegen konnten Vorzugspaarung nicht mit Sicherheit nachweisen (WALTERS und GERSTEL 1948, SYBENGA 1966). Bei präferentieller Paarung, die auf diese Weise induziert wird, müßte die beobachtete von der zufälligen Verteilung der Quadrivalente abweichen. Die eigenen Ergebnisse zeigen, daß weder die Verteilungen der Ausgangssorten noch die der Linien von der theoretischen abweichen (siehe

Tab. 2) und damit keine Hinweise auf präferentielle Bivalentpaarung einzelner Chromosomen geben.

Die erhöhte Bivalentfrequenz der untersuchten Linien ist daher höchstwahrscheinlich nicht durch gelenkte Primärpaarung, sondern durch Besonderheiten der Chiasmabildung verursacht. JONES (1967) stellte fest, daß die Chiasmakontrolle in Roggen entweder über ihre Anzahl oder über ihre Lokalisation erfolgen kann. Zahlreiche Berichte bestätigen die Existenz von Chiasmalokalisation (siehe HENDERSON 1969b, SHAVER 1962, LEVAN 1940).

In den hier untersuchten Linien und auch in den Ausgangssorten waren die Chiasmata in Diakinese/MI weitestgehend terminal, wie es auch bei diploider Gerste die Regel ist. Die Frage, ob diese „terminalen“ „Chiasmata“ tatsächlich einzelne oder in Wirklichkeit mehrere durch Terminalisierung zusammengerückte Xta darstellen, kann nicht definitiv beantwortet werden. In Ana-

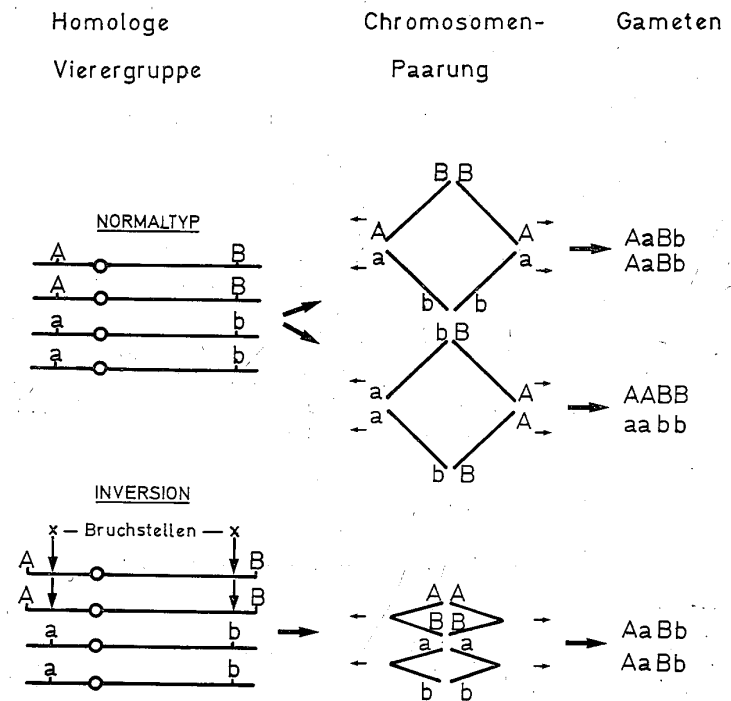














Abb./Fig. 2 Schematische Darstellung der Wirkung struktureller Heterozygotie für zwei paracentrische terminale Inversionen in einem für zwei Gene a und b duplex-heterozygoten tetraploiden Genotyp (AAaaBBbb). Im Normaltyp werden überwiegend Quadrivalente und theoretisch 67% heterozygote Gameten erwartet; während in dem inversions-heterozygoten Genotyp ausschließlich Bivalente und heterozygote Gameten gebildet werden. — Diagram showing the effect of structural heterozygosity for two paracentric terminal inversions in a tetraploid genotype duplex heterozygote for two genes a and b (AAaaBBbb). In the original type, predominant quadrivalent formation and 67% heterozygote gametes are expected, whereas in the inversion heterozygote genotype, exclusively bivalents and heterozygote gametes are formed

logie zu der allgemein weiten Verbreitung distaler Chiasmalokalisation (HENDERSON 1969a) und dem Befund, daß auch die Chiasmata beim Roggen normalerweise distal lokalisiert sind, darf aber angenommen werden, daß es sich auch bei der Gerste so verhält. Die höhere Bivalentenhäufigkeit in den Linien gegenüber den Ausgangsformen ist daher mit einer strengeren terminalen Lokalisation der Chiasmata erklärbar.

Tab. 3 Prozentuale Häufigkeiten verschiedener Quadrivalent-Orientierungen in unbehandelten autotetraploiden Ausgangsformen und selektierten Linien nach mutagener Behandlung und Kreuzung ($2n = 4x = 28$). — Frequencies in percent of different quadrivalent orientations in untreated autotetraploid original forms and selected lines after mutagenic treatment and hybridization ($2n = 4x = 28$)

Ausgangsform, Linie 4x	An- zahl PMZ	Quadrivalent-Orientierungen											
		parallel				konver- gent ^{a)}		linear-indifferent					
													
Haisa II	355	4,8	0,2	36,5	1,3	4,4	16,7	31,7	0,2	3,7	0,4	—	
D 8/55	492	6,1	0,4	36,4	1,8	4,9	13,1	31,3	0,6	4,9	0,4	0,2	
D 9/55	247	6,0	0,9	36,7	1,7	4,5	15,4	31,1	0,2	3,4	0,2	—	
Weihenstephaner	179	7,9	0,4	38,6	1,7	3,4	12,4	31,8	0,4	3,2	0,2	—	
Mittel	1273	5,7	0,4	36,6	1,7	4,4	14,6	31,6	0,4	4,0	0,4	0,1	
5304/73	398	5,2	0,9	30,1	1,1	4,6	15,7	37,1	1,8	3,2	0,2	—	
5305	288	4,2	0,7	31,1	1,8	4,4	12,5	39,9	0,5	4,6	0,2	0,2	
5306	252	3,4	0,2	33,5	1,8	4,6	13,1	38,6	0,5	3,7	0,4	0,2	
5307	100	2,8	0,6	26,0	3,4	6,6	11,4	42,5	0,2	6,3	0,2	—	
Mittel	1038	4,2	0,6	30,8	1,8	4,7	13,6	39,1	0,9	4,0	0,2	0,2	

e) Enthält auch lineare  und wenige deltaförmige Orientierungen  (siehe Text).

a) Entspricht „alternativ“. — Corresponding to „alternate“.

Homogenität — Homogeneity (BRANDT-SNEDECOR): $\chi^2 = 27,35^{***}$; $\chi^2_{9; 0,001} = 4,78$.





Quadrivalentorientierung

Die Centromere der Chromosomen in Quadrivalenten autotetraploider Organismen können sich in der MI auf verschiedene Weise zu den Polen hin orientieren. Dementsprechend beobachtet man vier verschiedene Quadrivalentkoorientierungen: parallele, konvergente, lineare und indifferente (RIEGER et al. 1976; siehe Tab. 3 und 4). Es wird zuweilen angenommen, daß parallele und konvergente Orientierung der Quadrivalente zu ihrer regelmäßigen (2:2) Aufteilung in der ersten Anaphase (AI) führt. Dagegen erwartet man von linear orientierten Quadrivalenten, daß zwei Chromosomen zu den verschiedenen Polen wandern und zwei Univalente („laggards“) zurücklassen. Indifferent orientierte Quadrivalente schließlich können entweder normal oder unregelmäßig verteilt werden oder/und zu „laggards“ führen (RIEGER et al. 1976). Die genannten Autoren wie auch andere nehmen für Quadrivalent-

ringe ausschließliche parallele oder konvergente Koorientierung an. Die eigenen Untersuchungen wurden unter Voraussetzung dieser Annahmen begonnen.

In Tabelle 3 sind die entsprechenden beobachteten Koorientierungstypen einander gegenübergestellt. Es war schon gezeigt worden, daß der Großteil der Quadrivalente in Ringform gebunden ist. Die Tabelle 3 macht nun deutlich, daß diese Ringquadrivalente etwa zur Hälfte konvergent orientiert sind. In der genauen Häufigkeit dieser Koorientierung weichen Ausgangsformen und Linien aber deutlich voneinander ab.

Tab. 4 Prozentuale Häufigkeiten verschiedener Ringquadrivalentorientierungen in unbehandelten autotetraploiden Ausgangsformen und selektierten Linien. — Frequencies in percent of different ringquadrivalent orientations in untreated original autotetraploids and selected lines

	Anzahl		% Ringquadrivalente			
	Pflanzen	PMZ	 ^{k)}	 ^{l)}	 ^{p)}	 ^{d)}
4x-Ausgangsformen	8	439	45,0	35,7	19,0	0,3
4x-Linien	6	461	55,8	23,0	21,1	0,1

k) konvergent = alternativ („alternate“); l) linear (offene Ringe); p) parallel = „adjacent“ (offene Ringe); d) deltaförmig (offene Ringe).

An dieser Stelle muß auf eine wesentliche Abweichung der Beobachtungen von den oben gemachten Voraussetzungen hingewiesen werden. Es stellte sich im Laufe der Untersuchungen heraus, daß nicht alle „offenen“ Ringe tatsächlich parallel koorientiert waren, sondern zu einem größeren Teil auch linear (Tab. 4, Abb. 5 d). Außerdem wurden gelegentlich auch „Delta“-Koorientierungen beobachtet, in denen drei Centromere zu einem und das vierte zum entgegengesetzten Pol orientiert sind. Für später untersuchte Pflanzen wurden die tatsächlichen Häufigkeiten aller vorkommenden Ringkoorientierungen ermittelt und in Tabelle 4 zusammengestellt. Es ist evident, daß von den beschriebenen Koorientierungen l und d normalerweise keine regelmäßige Verteilung der Chromosomen erwartet werden kann. Ein Großteil der vorher unter „parallel“ zusammengefaßten IV-Ringe trägt also zu Unregelmäßigkeiten in der Anaphasebewegung bei. Vergleicht man nur offene (parallele + lineare) und konvergente Quadrivalente miteinander in bezug auf ihren Beitrag zu regelmäßiger AI-Verteilung, so ist es daher richtig, nur letztere als regelmäßig anzusehen, ähnlich wie es auch bei entsprechenden Untersuchungen Translokationsheterozygoter getan wird. Dort nimmt man an, daß Zick-Zack Ringe und Ketten zu normaler Verteilung („alternate disjunction“, McCLINTOCK 1945) führen, die Segregation offener Ringe und Ketten verursacht die Bildung unbalancierter Gameten („adjacent disjunction“, McCLINTOCK 1945). Diesen „alternate“- und „adjacent“-Typen Translokationsheterozygoter sind konvergente und parallele Koorientierungen in tetrasomen Organismen-analog (SYBENGA 1972). In Austauschheterozygoten kann unter der Annahme zufälliger Orientierung ein Verhältnis von 1:1 beider Koorientierungstypen zueinander angenommen werden (SYBENGA 1972, REES und JONES 1977,

GARBER 1954, 1955, THOMPSON 1956, ENDRIZZI 1958, 1974, COCHRAN 1976). Diese theoretische Erwartung, die sich aus *Abbildung 3* ableiten läßt wird durch davon abweichende Beobachtungen (DENNHÖFER 1974, NÖTH 1977) nicht entkräftet. Vielmehr weisen solche Ergebnisse auf das Vorliegen gerichteter Orientierung hin (SYBENGA 1972).

Die Erwartung von 50 % alternativ (konvergent): 50 % parallel wurde mit SYBENGA (1975 b) auch für Quadrivalente in tetraploiden Organismen angenommen und die eigenen Ergebnisse dagegen getestet. Es zeigte sich, daß alle Ausgangsformen gesichert mehr parallele IV-Ringe und alle Linien gesichert mehr konvergente IV-Ringe als 50 % aufweisen.

Grundsätzlich anders verhält es sich mit der Orientierung von Ketten. Sie sind auch bei den Sorten — wahrscheinlich wegen ihrer größeren Flexibilität — vorwiegend konvergent orientiert. Allerdings zeigen auch hier die Linien einen Trend zu noch deutlicher konvergenter Orientierung.

Daß sich Ausgangssorten und Linien bezüglich der Orientierung von Quadrivalenten grundsätzlich anders verhalten, bestätigt der Homogenitätstest nach BRANDT-SNEDECOR (*Tab. 5*). Die Zusammenfassung der einzelnen Sorten und der Linien ist zulässig, da sie sich bezüglich der hier untersuchten Orientierung jeweils nicht unterscheiden. Die Quadrivalentorientierung der Ausgangssorten ist daher zufälliger Art, d. h. sie entspricht dem 50 %-Erwartungswert. Bei den Linien dagegen erfolgt die Orientierung gerichtet, d. h. sie weicht vom Zufallswert signifikant ab und unterliegt somit der genetischen Kontrolle.

Die Arten mit vorwiegend alternierender Orientierung weisen nach BURNHAM (1956) einige Gemeinsamkeiten auf, wie z. B. etwa gleiche Chromosomenlänge bei medianer oder submedianer Centromerposition und weit-

Tab. 5 Vergleich paralleler und konvergenter Orientierung von Quadrivalenten in unbehandelten autotetraploiden Ausgangsformen und selektierten Linien ($2n = 4x = 28$). — Comparison of parallel and convergent orientation of quadrivalents in untreated original autotetraploids and selected lines ($2n = 4x = 28$)

4x Sorte, Linie	Quadrivalente		Total	Homogenität ¹⁾
	parallel	konvergent		
Haisa II	676 (46,1 %)	789 (53,9 %)	1465	$\chi^2 = 2,10$
D 8/55	1026 (48,9 %)	1074 (51,1 %)	2100	$\chi^2_{3; 0,05} = 7,8$
D 9/55	459 (48,1 %)	495 (51,9 %)	954	
Weihenstephaner	375 (49,2 %)	387 (50,8 %)	762	
Sortensumme	2536 (48,0 %)	2745 (52,0 %)	5281	
5304/73	484 (39,3 %)	747 (60,7 %)	1231	$\chi^2 = 3,40$
5305/73	400 (39,1 %)	623 (60,9 %)	1023	$\chi^2_{3; 0,005} = 7,8$
5306/73	398 (40,7 %)	579 (59,3 %)	977	
5307/73	139 (35,4 %)	254 (64,6 %)	393	
Linien-summe	1421 (39,2 %)	2203 (60,8 %)	3624	

¹⁾ Homogenitätstest (Homogeneity) nach BRANDT-SNEDECOR (SACHS 1974); Sortensumme vs. Linien-summe $\chi^2 = 67,57$; $\chi^2_{1; 0,001} = 10,83$. — Mean of original forms vs. mean of lines $\chi^2 = 67,57$.

gehender Chiasmaterminalisierung. Darüber hinaus bemerkte GARBER (1955), daß in Arten, in denen die Quadrivalente Translokationsheterozygoter keine gerichtete Orientierung zeigen, auch die Quadrivalente Autotetraploider zufällig orientiert sind. Diese Analogie ist naheliegend, wenn man beispielsweise an die Berichte genetischer Kontrolle der Orientierung in Roggentranslokationen denkt (LAWRENCE 1958; THOMPSON 1956).

Die Gerste (*Hordeum vulgare* L.) weist interessanterweise sowohl die von BURNHAM (1956) erwähnten cytologischen Charakteristika als auch überwiegend alternierende Orientierung in Translokationsheterozygoten auf (SMITH 1941, GELIN 1956, EKBERG 1969, NÖTH 1977), so daß in den Quadrivalenten der hier untersuchten Tetraploiden alternierende Koorientierung erwartet werden konnte. In den selektierten Linien ist das der Fall, aber nicht in den Ausgangsformen. Dies ist ein Hinweis darauf, daß die „Fähigkeit“ zur gerichteten Orientierung in dem Ausgangsmaterial in diesem Ausmaß nicht vorhanden ist, sondern erst durch die zur „Diploidisierung“ vorgenommenen Behandlungen induziert wurde. Die Ergebnisse der *Tabelle 4* machen deutlich, daß mit der Zunahme konvergenter Orientierungen in den Linien im wesentlichen eine Abnahme linearer Orientierungen einhergeht. Diese werden üblicherweise bei IV-Ringen nicht erwartet (RIEGER et al. 1976). Sie geben aber mit Sicherheit zu ungleichmäßiger Disjunktion bzw. zu „lagging“ einzelner Chromosomen in der Anaphase I Anlaß. Auch CARROLL (1966) hatte solche „nondisjunctional“ Ring-IV als Ursache für die Unregelmäßigkeiten der Anaphaseverteilung in autotetraploidem *Anthoxanthum ovatum* angesehen. TJOJ und HAGBERG (1951) beobachteten diesen Ringtyp in röntgeninduzierten Gerstentranslokationen.

Es stellt sich die Frage nach der Art und Wirkungsweise einer genetischen Regulation der Chromosomenorientierung. Offenbar verdient hierbei das Phänomen der Centromerenumorientierung (CLELAND 1929) besondere Beachtung. ROHLOFF (1970) konnte in seiner Untersuchung der Orientierung röntgeninduzierter Quadrivalente der Mücke *Pales ferruginea* nachweisen, daß Quadrivalente im Laufe der frühen Metaphase häufige Umorientierungen erfahren können. Nachdem die erste Orientierung den Centromere offenbar zufällig zu einem Pol hin erfolgt, führen nachfolgende Umorientierungen zur Zunahme alternierender Orientierungen. Dadurch werden auch die Disjunktionsfrequenzen erhöht und in der Anaphase regelmäßige Chromosomenkomplemente verteilt (ROHLOFF 1970). Der Autor vermutete, daß ähnliche Regulationsprozesse auch in den anderen berichteten Fällen mit erhöhter Disjunktionsfrequenz wirksam seien. Offenbar ist in der alternierenden Koorientierung ein Höchstmaß an Stabilität realisiert, wobei allem Anschein nach die auf ein Centromer ausgeübte Zugspannung seine Stabilität wesentlich beeinflusst (ROHLOFF 1970); diese ist bei alternativen Quadrivalenten am größten (siehe *Abb. 3*). Daneben spielen sicher aber auch chromosomen- und artspezifische Faktoren eine Rolle.

Allem Anschein nach bringt Selektion auf Fertilität in Autotetraploiden generell eine Zunahme alternierend orientierter Quadrivalenter mit sich (SYBENGA 1975 a). Die eigenen Ergebnisse bestätigen dies in *Tabelle 3* bis *5*. Hier ist offenbar ein Prozeß nachvollzogen worden, der in manchen natürlichen Autotetraploiden einen Adaptationszustand minimaler Aneuploidien-

frequenz bei maximaler Fertilität trotz hoher Quadrivalentbildung erreicht hat, wie er von BAUM und RAJHATHY (1976) für die perennierende, fremdbefruchtende Wildart *Avena macrostachya* beschrieben wurde. Damit stellt die Gattung *Avena* ein schönes Beispiel dar, wie durch die Wirksamkeit ganz verschiedener Mechanismen letztlich eine Anpassung an den polyploiden Zustand erreicht werden kann. Während in den weitgehend autotetraploiden Tetraploiden *A. barbata* (AAAA) und *A. abyssinica* (AABB) die Bivalentpaarung genisch kontrolliert ist (SADASIVIAH und RAJHATHY 1968, LADIZINSKY 1973), kommt *A. macrostachya* ohne ein solches Kontrollsystem aus (BAUM und RAJHATHY 1976). Die Ergebnisse von BERG's (1936) weisen auf einen ähnlichen Adaptationsprozeß in natürlichem autotetraploidem *Hordeum bulbosum* hin. Dort sind die Chiasmata weitgehend terminalisiert und 86% der Quadrivalente konvergent orientiert, und die Art ist fertil. Überwiegend alternierende Orientierung zeigen auch die natürlichen Autotetraploiden *Arrhenatherum elatius* (MYERS und HILL 1940), *Agropyron cristatum* (MYERS und HILL 1940), *Agrostis canina* ssp. *montana* (JONES 1956) und *Dactylis glomerata* (MÜNTZING 1933, JONES 1962). Schließlich ist auch in den autotetraploiden Rassen von *Epilobium angustifolium* ($2n = 4x = 72$), einer der am weitesten verbreiteten Arten der nördlichen Hemisphäre, gerichtete Orientierung vorherrschend (MOSQUIN 1967).

Bei tetraploider Gerste (*Hordeum vulgare*) wurde die Koorientierung von Quadrivalenten bisher nicht genauer untersucht. Die Ergebnisse von REINBERG et al. (1970) und von FEDAK (1975) bei autotetraploiden Gerstensorten und ihren Bastarden weisen jedoch auf die Wirksamkeit gerichteter Chromosomenorientierung hin. REINBERG und Mitarbeiter fanden in der F_2 -Aufspaltung für zwei unabhängige Gene deutliche Abweichungen von der erwarteten tetrasomen Spaltung. Die AI-Verteilung und die Fertilität waren in den Bastarden deutlich regelmäßiger als in den Sorten. FEDAK machte die Beobachtung, daß die häufig vorkommenden Quadrivalente in Linien höherer Fertilität häufiger Zick-Zack-Form zeigten. In der *Abbildung 4* wurde versucht, schematisch

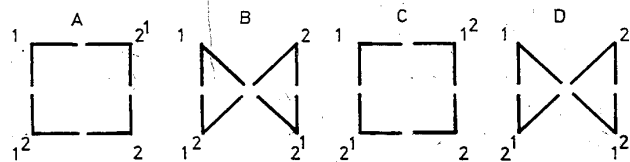


Abb./Fig. 3 Ableitung der relativen Häufigkeiten von „adjacent“ (parallel) und „alternate“ (konvergent) koorientierten Quadrivalenten in Translokationen und Tetraploiden bei „zufälliger“ Centromerorientierung. Die Centromere 1 und 1² sowie 2 und 2¹ sind jeweils homolog. Koorientierung betrifft immer zwei benachbarte Centromere; so kann Centromer 1 mit 1² (A, B) oder mit 2¹ (C, D) koorientieren. In beiden Fällen haben die beiden anderen Centromere zwei unabhängige Orientierungsmöglichkeiten, was insgesamt in einem Verhältnis von „adjacent“ : „alternate“ wie 1 : 1 resultiert (nach SYBENGA 1972). — Deduction of relative frequencies of „adjacent“ (parallel) and „alternate“ (convergent) quadrivalent orientations in translocations and tetraploids, with „random“ centromere orientation. Centromeres 1 and 1² are homologous, as are 2 and 2¹. Co-orientation always involves two adjacent centromeres; therefore, centromere 1 may co-orientate with 1² (A, B) as well as with 2¹ (C, D). In both cases, the other two centromeres have two possibilities of orientation. Therefore, the overall relation of „adjacent“ to „alternate“ is 1 to 1 (after SYBENGA 1972).

darzustellen, wie eine Zunahme alternativer Orientierung beispielsweise durch Veränderungen in der Chiasmalokalisation erklärt werden kann und wie sich eine modifizierte Orientierung auf die Chromosomenverteilung in AI auswirkt.

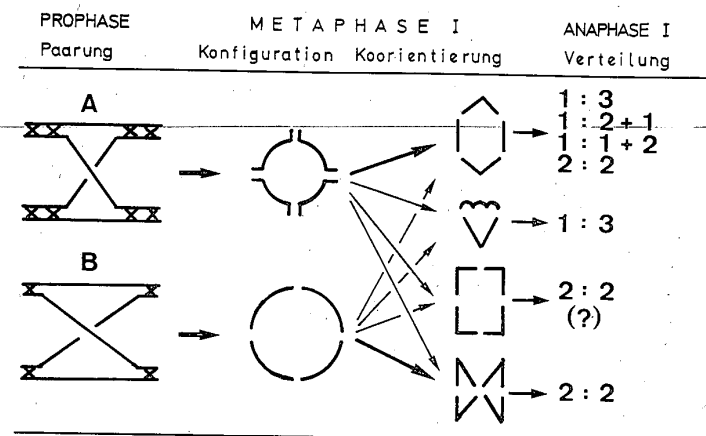


Abb./Fig. 4 Schematische Interpretation der Chromosomenpaarung, Chromosomenorientierung und Chromosomenverteilung in Quadrivalenten verschiedener Chromosomenotypen (A, B) tetraploider Gerste. Quadrivalente des Typs B besitzen durch die terminale Chiasmalokalisation eine größere Flexibilität. Dadurch können die Ringe in der frühen Metaphase leichter in ihrer Orientierung korrigiert werden, um schließlich bevorzugt die stabile „alternate“ Position einzunehmen. — Schematic interpretation of chromosome pairing, chromosome orientation and chromosome distribution in quadrivalents of different chromosome genotypes (A, B) in tetraploid barley. Type B quadrivalents are more flexible because of terminal chiasma localization. Therefore, orientation of rings can be corrected easier in early metaphase I, so that they predominantly form stable „alternate“ orientations

Chromosomensegregation

Die untersuchten Ausgangsformen hatten im Mittel 42% normale erste Anaphasen, die Linien dagegen 64%. Die varianzanalytische Untersuchung ergab, daß dieser deutliche Unterschied statistisch hoch signifikant ist (Tab. 1). In den Linien sind insbesondere Zellen mit stark abweichender und unvollständiger Verteilung deutlich reduziert. Der Unterschied in der Regelmäßigkeit der AI-Segregation zwischen Linien und Ausgangssorten kann somit als konstanter (genetischer) Art angesehen werden (Abb. 5 e bis g).

Die Unregelmäßigkeiten in der Anaphase I autotetraploider Pflanzen werden im wesentlichen auf drei Ursachen zurückgeführt (MYERS 1945, SYBENGA 1972):

1. ungleichmäßige Separation von Quadrivalenten, die zu Abweichungen von der normalen AI-Segregation führt,
2. unvollständige Separation Quadrivalenter, die zu „lagards“ in AI führt und
3. das Vorkommen von Uni- und Trivalenten in MI.

Alle drei Gründe kommen auch für die in unserem Material beobachteten Unregelmäßigkeiten in Frage, wobei offenbar die teilweise Verbesserung bzw. Beseitigung dieser Ursachen etwa in gleichem Maße an der größeren Regel-

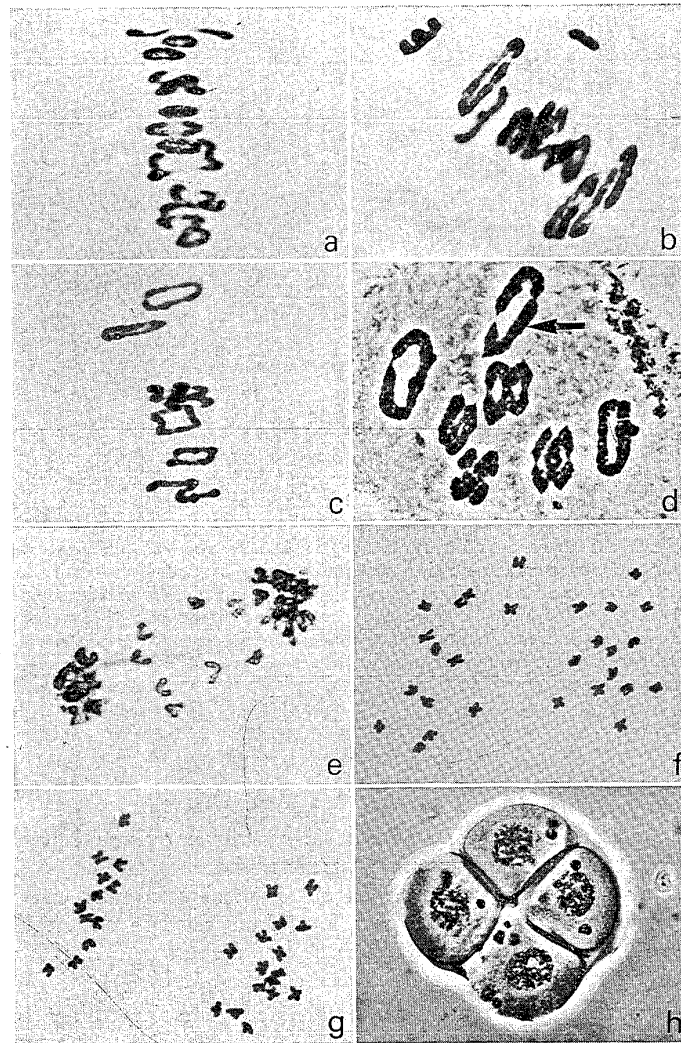


Abb./Fig. 5 Meiose autotetraploider Gerste ($2n = 4x = 28$). (a)–(d) Metaphase I, (e)–(g) Anaphase I, (h) Tetrade. (a) 6 II, 4 IV; (b) 1 I, 4 II, 1 III, 4 IV; (c) 7 IV; (d) 7 IV: 4 alternative, 2 parallele und 1 linearer Ring (Pfeil); (e) 5 sich teilende Univalente (laggards); (f) 12:14+2 laggards; (g) 12:16; (h) Tetrade mit Mikronuklei. — Meiosis of autotetraploid barley ($2n = 4x = 28$). (a)–(d) metaphase I, (e)–(g) anaphase I, (h) tetrad. (a) 6 II, 4 IV; (b) 1 I, 4 II, 1 III, 4 IV; (c) 7 IV; (d) 7 IV: 4 alternate, 2 parallel and 1 linear ring (arrowed); (e) 5 dividing univalents (laggards); (f) 12:14+2 laggards; (g) 12:16; (h) tetrad with micronuclei

mäßigkeit des Meioseablaufs in den Linien beigetragen hat. Dies dokumentieren sowohl die größeren Häufigkeiten von Bivalenten und konvergenten Quadrivalenten als auch die reduzierten Uni- und Trivalentfrequenzen der Linien.

Die Untersuchungen von SIMONSEN (1973, 1975) zeigten in *Lolium perenne* einen geringeren Anteil konvergenter Quadrivalenter bei hochgradig irregulärer AI-Verteilung. In *Festuca pratensis* waren dagegen die Häufigkeiten konvergenter Quadrivalenter und regelmäßiger AI-Zellen höher. Im Trend ähnlich sind die Resultate von McCOLLUM (1958), daß natürliche *Dactylis*-Tetraploide mehr Zick-Zack-Quadrivalente aufweisen als induzierte. Offenbar ist diese hohe Regelmäßigkeit des AI-Verhaltens ein Charakteristikum natürlicher Autotetraploider. In seiner Arbeit über *Hordeum bulbosum* bemerkte VON BERG (1936), daß die „Anaphasebewegung etwas ungleichmäßig stattfindet“. Auch BAUM und RAJHATHY (1976) stellten in ihrer Studie über *Avena macrostachya* fest, daß „a distribution of 14:14 chromosomes was the rule at first anaphase“. Analog beobachtete CARROLL (1966) in *Anthoxanthum ovatum* ($2n = 4x = 20$), daß „non-disjunctional“ Ringquadrivalente wesentlich zur ungleichmäßigen Anaphaseseparation beitragen. Diese Zusammenhänge zwischen Quadrivalentorientierung und Segregation treffen auch für das hier untersuchte Material zu.

Tetradenbildung

Tetradenuntersuchungen können einen guten Überblick über die Regelmäßigkeit des gesamten Meioseablaufes geben (MÜNTZING 1951) und sind relativ einfach und schnell durchzuführen (Abb. 5 h).

Die Ergebnisse der Tetradenuntersuchungen an dem beschriebenen Material entsprechen den Resultaten der AI-Segregation. Die Tabelle 1 zeigt einen deutlichen Unterschied zwischen Linien und Ausgangsformen, der statistisch hoch signifikant ist. Die maximale Anzahl von Mikronuklei je Tetrade ist in den meisten Pflanzen der Linien niedriger als in solchen der Ausgangssorten. Dieser Unterschied schlägt sich nieder in der mittleren Häufigkeit von Mikronuklei je Tetrade, die bei den Ausgangssorten fast doppelt so hoch ist wie bei den Linien. Es sei darauf hingewiesen, daß besonders diese Tetradenergebnisse sich auf große Zellzahlen stützen und damit sehr zuverlässig sind. Die Resultate zeigen auch sehr gute Übereinstimmung mit den von FRIMMEL und GAUL (1969) und GAUL und FRIEDT (1976) berichteten. Außergewöhnlich niedrige Frequenzen von Tetraden mit Mikronuklei (0 bis 3%) berichtete ROMMEL (1955). Allerdings beobachtete sie häufig lineare Tetraden („Neurospora-tetraden“), die auch im vorliegenden Material neben anderen Spindelunregelmäßigkeiten (etwa 10% der Tetraden) auftraten.

In *Hordeum bulbosum* ist dagegen offenbar die Tetradenbildung völlig normal (VON BERG 1936). Auch in *Avena macrostachya* fanden BAUM und RAJHATHY (1976), daß „tetrads with micronuclei were extremely rare“.

Weitgehend normale Tetradenbildung wurde auch von Tetraroggen berichtet (HOSSAIN und MOORE 1975, MÜNTZING 1951). In *Arrhenatherum elatius* und *Agropyron cristatum* beobachteten MYERS und HILL (1940) erheb-

Tab. 6b

Korrelationskoeffizienten verschiedener meiotischer
Coefficients of correlation between different meiotic

Merkmale	I-Frequenz	II-Frequenz	III-Frequenz	IV-Frequenz
Chiasma-Frequenz	-0,67**	-0,75***	0,75***	0,79***
I-Frequenz		-0,41	0,86***	-0,48
II-Frequenz			0,59*	-0,99***
III-Frequenz				-0,65**
IV-Frequenz				
Chromosomen in I+III				
Chromosomen in II+IV				
Chromosomen in II+IV konvergent				
Disjunction-Index				
Regelmäßige AI-Zellen				
Regelmäßige Tetraden				

* signifikant bei $p < 0,05$; ** signifikant bei $p < 0,01$; *** signifikant bei $p < 0,001$.

Samenansatz (HOSSAIN und MOORE 1975 a, MOORE 1963, WALTHER 1959, SIMONSEN 1973, 1975). Die Untersuchungen BOSEMARK's (1967) bei autotetraploiden Zuckerrüben ($2n=4x=36$) haben gezeigt, daß nicht nur Störungen im Ablauf der Meiose selbst, sondern auch in post-meiotischen Pollenbildungsstadien zur Bildung unbalancierter Gameten und zu erheblicher Pollensterilität führen können. Solche aberranten Teilungen wurden auch in den hier untersuchten Tetraergersten beobachtet, allerdings nicht in dem von BOSEMARK berichteten Ausmaß.

Untersuchungen an Tetraergersten haben dagegen gezeigt, daß die Sterilität offenbar überwiegend diplontisch und weniger haplontisch bedingt ist. Nach den Beobachtungen von HÅKANSON und ELLERSTRÖM (1950) sind hauptsächlich Störungen der Befruchtung bzw. verhinderte Befruchtung sowie frühe Embryoabortion für die geringere Fertilität von Tetraergersten verantwortlich. Die Befruchtung und Samenbildung werden demnach von einer Vielzahl innerer (genetischer) und äußerer Faktoren beeinflusst, so daß die cytologischen Faktoren in ihrer Wirkung weitgehend modifiziert werden können. Dies heißt mit anderen Worten, daß ein relativ hohes Maß meiotischer Regelmäßigkeit nicht zwangsläufig auch erfolgreiche Befruchtung und normale Samenbildung bedingt. Damit sind der oft propagierten Selektion auf cytologische Regelmäßigkeit Grenzen gesetzt.

Ausblick

Für weitere Fortschritte in Richtung auf eine Bivalentisierung der Meiose ist die Induktion zusätzlicher struktureller und genischer Veränderungen für eine effiziente Chromosomendifferenzierung erforderlich. Die Effektivität des angewandten Diploidisierungsverfahrens müßte dazu verbessert werden. Ansatzpunkte dafür liefert das von DOYLE (in Vorbereitung) vorgeschlagene

Daten in selektierten tetraploiden Linien ($2n = 4x = 28$)
features in selected tetraploid lines ($2n = 4x = 28$)

Tab. 6b

Chromosomen in I+III	Chromosomen in II+IV	Chromosomen in II+IV konvergent	Disjunction-Index	Regelmäßige AI-Zellen	Regelmäßige Tetraden	Mikronuklei je Tetrade
-0,76***	0,78***	-0,64**	0,67**	0,03	0,56	-0,33
0,94***	-0,91***	0,68**	-0,90***	0,26	-0,12	-0,13
0,55*	-0,56*	0,79***	-0,54*	0,51	-0,07	0,12
0,98***	-0,99***	0,74**	-0,92***	0,48	-0,32	0,13
-0,62*	0,63**	-0,82***	0,60*	-0,53	0,11	-0,12
	-0,99***	0,74***	0,94***	0,41	-0,26	0,03
		0,73*	0,93***	0,37	0,30	-0,08
			-0,69**	0,65*	0,06	-0,25
				-0,44	0,14	0,05
					-0,17	0,10
						-0,92***

Programm zur „Allotetraploidisierung von Mais“. DOYLE verwendet verschiedene Populationen mit möglichst vielen Markierungsgenen, behandelt sie über mehrere Jahre mit Mutagenen, zieht Inzuchtlinien daraus und kreuzt I-Linien verschiedener Populationen miteinander. In Rückkreuzungen mit dem jeweils rezessiven Elter ist der Grad der erreichten Vorzugspaarung an den Spaltungsraten der Markierungsgene ablesbar. Bei tetrasomer Chromosomen-spaltung werden dominante und rezessive Pflanzen in einem Verhältnis von 5:1 erwartet, d. h., daß im Fall von Vorzugspaarung weniger als 16,7% Rezessive auftreten müßten. Linien mit dem niedrigsten Prozentsatz rezessiver Nachkommen, d. h. der ausgeprägtesten Vorzugspaarung werden weiterverwendet. In einem solchen Programm könnten auch gezielt Genotypen mit Paarungssuppressoren wie sie von AVIVI (1976) in *Triticum longissimum* ($2n = 4x = 28$) nachgewiesen wurden, verwendet werden, sofern sie in der natürlichen Mannigfaltigkeit vorhanden sind. Bei *Hordeum* sind solche Formen nicht bekannt, wohl aber zahlreiche induzierte Mutanten mit verändertem meiotischen Verhalten (siehe NILAN 1964), deren Eignung aber erst über-

Tab. 7 Korrelationen zwischen der Chiasma-Zellvarianz¹⁾ und verschiedenen MI-Daten von Einzelpflanzen ($2n = 4x = 28$). — Correlations between the variance of chiasma numbers between cells and different MI-features of single plants ($2n = 4x = 28$)

Merkmals	Ausgangsformen r	Linien r
Chiasma-Frequenz	-0,264	-0,168
I-Frequenz	+0,295	+0,499*
II-Frequenz	+0,008	+0,007
III-Frequenz	+0,474*	+0,477
IV-Frequenz	-0,075	-0,037

* signifikant bei $p < 0,05$.

¹⁾ Varianz der Chiasma-Anzahl zwischen PMZ einer Pflanze.

prüft werden müßte. Bei fremdbefruchtenden Arten wie dem Roggen dürften die Aussichten, solche Genotypen mit „Paarungsgenen“ zu finden, günstiger sein.

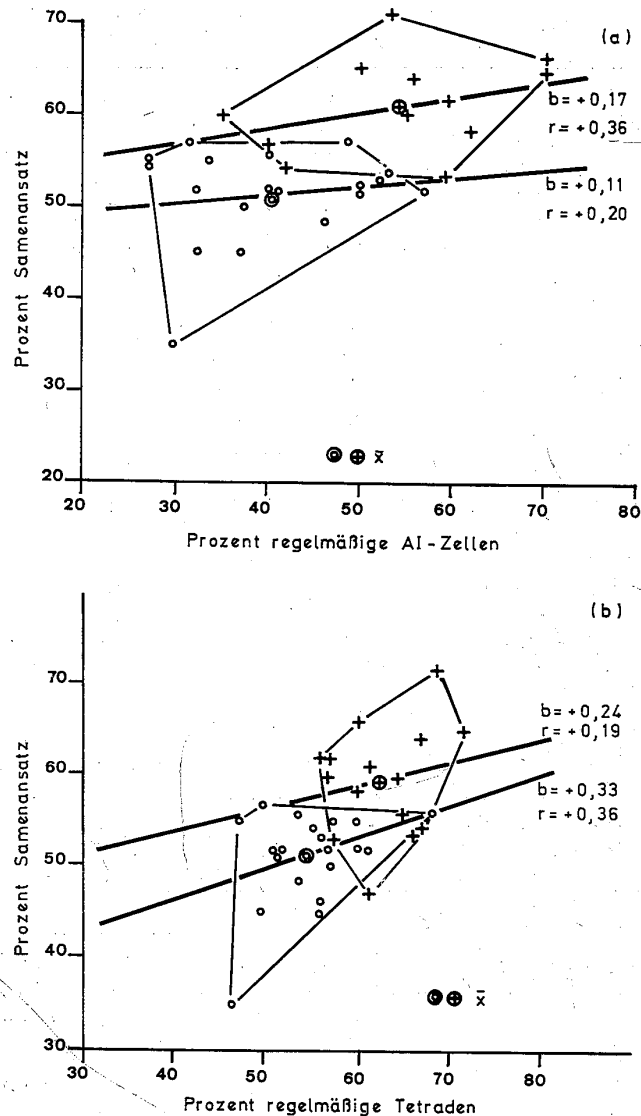


Abb./Fig. 6 Zusammenhang zwischen regelmäßiger Chromosomenverteilung in AI (a) und regelmäßiger Tetradenbildung (b) und dem Samenansatz (alle Prozentwerte winkeltransformiert) in Pflanzen unbehandelter Ausgangsformen (o) und selektierter Linien (+). — Relationship between regular chromosome distribution in AI (a) and regular tetrad formation (b) and the seed set (percent values arcus-sinus transformed) of plants from original autotetraploids (o) and selected lines (+)

Ein Verfahren der „Allotetraploidisierung“ mit praktisch-züchterischer Zielsetzung müßte nicht nur auf eine meiotische Regularisierung mit entsprechender Fertilitätsverbesserung abzielen, sondern mindestens in gleichem Maße auch auf eine Steigerung der Vitalität, d. h. in erster Linie der Bestockung. Ein geeignetes Selektionsverfahren zur simultanen Erfassung beider wichtiger Merkmalskomplexe (Vitalität und Fertilität) müßte entwickelt werden. Dieses sollte es ermöglichen, sowohl chromosomal ausbalancierte Genotypen („Allotetraploide“) auszulesen, als auch gleichzeitig neue Genkombinationen zu erfassen, die eine Anpassung des physiologischen Verhaltens an den polyploiden Zustand ermöglichen. Das bisher angewandte Verfahren zur „Diploidisierung“ hat diesbezüglich keinen entscheidenden Durchbruch gebracht. Dies kann auf die zu früh einsetzende Selektion „fertiler“ Pflanzen und die dadurch bedingte Ausschaltung chromosomaler Strukturveränderungen sowie auf die ungenügende Selektionseffektivität (Intensität) in bezug auf die Vitalitätsmerkmale zurückgeführt werden.

Zusammenfassung

Tetraploide Linien in F_{10} 1974 der Nachkommenschaft Nr. 42, die nach mutagener Behandlung und Kreuzung selektiert worden waren und durch hohe Fertilität auffielen, wurden einer Meioseuntersuchung im Vergleich zu ihren Ausgangssorten unterzogen.

- Die Linien zeigten eine im Vergleich zu den Ausgangssorten insgesamt deutlich erhöhte Regelmäßigkeit der Meiose; sie wiesen signifikant mehr Bivalente in MI, mehr normale AI-Zellen und mehr Tetraden ohne Mikronuklei auf.
 - Die Regelmäßigkeit der Meiosestadien zeigte bei den Linien größere Abhängigkeit von der Chiasmafrequenz als bei den Ausgangssorten.
 - Sowohl das Ausgangsmaterial als auch die selektierten Linien ließen keine Unterschiede in der Quadrivalentbildung zwischen den sieben homologen Vierergruppen erkennen.
 - Die Quadrivalente lagen bei den Linien zu 70% als Ringe und zu 19% als Ketten vor, bei den Sorten zu 68% als Ringe und zu 21% als Ketten.
 - Die Quadrivalentorientierung der Linien wich deutlich von der der Ausgangssorten ab. Erstere zeigten 61% alternative Quadrivalente, letztere 52%. Quadrivalentenringe waren bei den Linien zu 56% alternativ, bei den Sorten zu 45%. Entsprechend bildeten bei den Linien 23% der IV lineare Ringe, bei den Sorten 36%. Die lineare Quadrivalentorientierung trägt wesentlich zur unregelmäßigen Segregation in AI bei.
- Daher war die Chromosomenverteilung in den Linien mit 64% normalen AI-Zellen erheblich regelmäßiger als in den Ausgangssorten mit 42%.
- Aufgrund ihrer ungestörteren Verteilung zeigten die Linien wesentlich regelmäßiger Tetradenbildung; 78% der Tetraden waren ohne Mikronuklei, 66% bei den Ausgangsformen.

4. Die Korrelationen der Metaphase- mit späteren Meiosedaten waren in der Regel schwach ausgeprägt; signifikante Korrelationen mit „regelmäßiger AI“ bzw. „regelmäßigen Tetraden“ zeigten die Häufigkeiten von „Chromosomen in Bi- und alternativen Quadrivalenten“.
5. Der Zusammenhang später Meiosemerkmale mit dem Samenansatz war schwach ausgeprägt. Die Linien zeigten aber eine mit der Verbesserung des Samenansatzes parallele Erhöhung der Anaphase- und Tetradenregelmäßigkeit.
6. Die verbesserte Regelmäßigkeit der Reifeteilungen in der Kreuzung 42 läßt sich hauptsächlich auf eine genetische Kontrolle der Quadrivalentorientierung und weniger auf eine cytogenetische „Diploidisierung“ zurückführen. Die vollständige cytologische Stabilisierung wurde jedoch nicht erreicht. Auch die geringe Bestockungsfähigkeit tetraploider Gersten ist unverändert erhalten geblieben. Es ist daher nicht gelungen, die pflanzenbauliche Konkurrenzfähigkeit der Tetragerste entscheidend zu verbessern. Die Konsequenzen für weitere Arbeiten auf diesem Gebiet der „Diploidisierung autotetraploider Getreide“ werden besprochen.

Summary

Investigations on Autotetraploid Barley with Special Reference to its Diploidization

II. Meiotic Features

Fertile tetraploid lines of progeny No. 42 in F_{10} 1974, selected from crosses of mutagenically treated autotetraploid varieties, have been studied cytologically for their meiotic behaviour as compared to the original autotetraploid barley stocks.

1. a) Meiotic regularity of the selected lines was considerably improved in comparison with that of the original autotetraploids; i.e., the former showed significantly more bivalents in MI, more regular cells in AI, and more tetrads without micronuclei.
- b) There was a significant positive relationship between meiotic regularity and chiasma frequency in the selected lines, but not in the original autotetraploid stocks.
- c) The original autotetraploids as well as the selected lines showed no differences between the seven sets of homologous chromosomes in their tendency to form quadrivalents; i.e., no preferential chromosome pairing was detectable in the material studied.
- d) In the selected lines, 70 % of the quadrivalents formed rings and 19 % formed chains, while in the autotetraploids stocks, 68 % formed rings and 21 % chains.
- e) Quadrivalent orientation proved to be different in selected lines and in original material. In the selected lines 61 %, and in the original autotetraploid barley 52 % of the quadrivalents showed alternate orientation. The occurrence of quadrivalent rings orientated alternately in the selected lines amounted to 56 %, while in the original barley material the percentage was 45 %. Similarly, in the selected lines

23 %, and in the original stocks 36 % of the quadrivalents formed linear rings. Linear quadrivalent orientation is considered to be one of the main causes of irregular chromosome distributions in AI.

2. Consequently, chromosome segregation in AI was much more regular in the described lines (64 % regular cells) than in the original autotetraploids (42 %).
3. For that reason, 78 % of the tetrads studied in the lines had no micronuclei, but only 66 % of the tetrads in the autotetraploid forms had none.
4. The relationship between MI features and late meiotic stages was generally weak, but the number of chromosomes in bivalents and alternately orientated quadrivalents was significantly and positively correlated with regular AI-cells or regular tetrads, respectively.
5. The relationship between late meiotic features and seed setting was also weak. However, the lines showed a parallel improvement of seed set and anaphase-tetrad regularity.
6. It can be concluded that improvement of meiotic divisions in progeny No. 42 is mainly due to genetic control of quadrivalent orientation rather than to cytogenetic "diploidization". However, the cytological behaviour of the lines studied was not completely stabilized. Moreover, the limited tillering ability of tetraploid barley remained unchanged. Consequently, even the best tetraploid strains cannot compete with high-yielding diploid varieties at the present time. The need for further research in the field of "diploidization of autotetraploid cereals" is discussed.

Herrn Prof. Dr. G. FISCHBECK und Herrn Priv.-Doz. Dr. F. J. ZELLER danke ich für die kritische Durchsicht der Arbeit und für viele hilfreiche Hinweise und Anregungen. Für die Übertragung des Forschungsvorhabens „Diploidisierung autotetraploider Gerste“ und die Durchsicht des Manuskriptes bin ich Herrn Prof. Dr. H. GAUL zu Dank verpflichtet. Für ermutigende und kritische Worte sage ich Herrn Prof. Dr. H. KUCKUCK herzlichen Dank. Nicht zuletzt danke ich Frau ANNA HUBER und Herrn JOSEF BRANDLMEIER für ihre Mithilfe.

Literaturverzeichnis

- AVIVI, L., 1976: The effect of genes controlling different degrees of homoeologous pairing on quadrivalent frequency in induced autotetraploid lines of *Triticum longissimum*. *Canad. J. Genet. Cytol.* 18, 357—364.
- , and M. FELDMANN, 1973: Mechanism of non-random chromosome placement in common wheat. *Proc. 4th Wheat Genet. Symp.*, Columbia, Missouri, 627—633.
- BAUM, B. R., and T. RAJHATHY, 1976: A study of *Avena macrostachya*. *Canad. J. Bot.* 54, 2434—2439.
- BENDER, K., and H. GAUL, 1966: Zur Frage der Diploidisierung autotetraploider Gerste. *Z. Pflanzenzüchtg.* 56, 164—183.
- BENNETT, M. D., and H. REES, 1970: Induced variation in chiasma frequency in rye in response to phosphate treatments. *Genet. Res.* 16, 325—331.
- BERG, K. H. VON, 1936: Autotetraploidie bei *Hordeum bulbosum* L. *Züchter* 8, 151—158.
- BLAKESLEE, A. F., 1937: Dédoublément du nombre des chromosomes chez les plantes par traitement-chimique. *C. R. Acad. Sci. Paris* 205, 476—479.
- BOSEMARK, N. O., 1967: Post-meiotic nuclear fragmentation and pollen sterility in autotetraploid sugar beet. *Hereditas* 57, 217—238.
- BOWMAN, J. G., and T. RAJHATHY, 1977: Fusion of chromocenters in premeiotic interphase of *Secale cereale* and its possible relationship to chromosome pairing. *Canad. J. Genet. Cytol.* 19, 313—321.

- BURNHAM, C. R., 1956: Chromosomal interchanges in plants. *Bot. Rev.* 22, 419—552.
- CARROLL, C. P., 1966: Autopolyploidy and the assortment of chromosomes. *Chromosoma* 18, 19—43.
- CAUDERON, Y., et A. CAUDERON, 1956: Etude de l'hybride F_1 entre *Hordeum bulbosum* L. et *H. secalinum* Schreb. *Ann. Amél. Plantes* 3, 307—317.
- CHEN, S. L., S. M. CHEN, and P. S. TANG, 1945: Studies on colchicine-induced autotetraploid barley. I. and II. Cytological and morphological observations. *Amer. J. Bot.* 32, 103—106.
- CLELAND, R. E., 1929: Chromosome behaviour in the pollen mother cells of several strains of *Oenothera lamarckiana*. *Z. ind. Abst.- und Vererbungslehre* 51, 126—145.
- COCHRAN, D. G., 1976: Disjunction types and their frequencies in two heterozygous reciprocal translocations of *Blatella germanica* L. *Chromosoma* 59, 129—135.
- DARLINGTON, C. D., 1929: Meiosis in polyploids. Part II: Aneuploid hyacinths. *J. Genet.* 21, 17—56.
- , 1931: Meiosis in diploid and tetraploid *Primula sinensis*. *J. Genet.* 24, 65—96.
- DAVIES, D. R., 1958: Male parthenogenesis in barley. *Heredity* 12, 493—498.
- DENNHÖFFER, L., 1974: Über die durch chromosomale Aberration verursachte Sterilität. *Theor. Appl. Genet.* 44, 311—323.
- DOYLE, G. G., 1963: Preferential pairing in structural heterozygotes of *Zea mays*. *Genetics* 48, 1011—1027.
- , 1969: Preferential pairing in trisomics of *Zea mays*. *Chromosomes Today* 2, 12—20.
- , 1978: The allotetraploidization of maize (in Vorbereitung).
- DURRANT, A., 1960: Expected frequencies of chromosome associations in tetraploids with random chiasma formation. *Genetics* 45, 779—783.
- EIGSTI, O., 1938: A cytological study of colchicine effects in the induction of polyploidy in plants. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 24, 56—63.
- EKBERG, I., 1969: Different types of sterility induced in barley by ionizing radiations and chemical mutagens. *Hereditas* 63, 257—278.
- ELÇI, S., and J. SYBENGA, 1976: Incomplete preferential pairing in a tetraploid *Secale* hybrid carrying translocations: Multivalent configuration frequencies and marker segregation. *Genetica* 46, 177—182.
- ELLIOTT, C. G., 1955: The effect of temperature on chiasma frequency. *Heredity* 9, 385—398.
- , 1958: Environmental effects on the distribution of chiasmata among nuclei and bivalents and correlation between bivalents. *Heredity* 12, 429—439.
- ENDRIZZI, J. E., 1958: The orientation of interchange complexes and quadrivalents in *Gossypium hirsutum* and *Eu-Sorghum*. *Cytologia* 23, 362—371.
- , 1962: The diploid-like cytological behaviour of tetraploid cotton. *Evolution* 16, 325—329.
- , 1974: Alternate-1 and alternate-2 disjunctions in heterozygous reciprocal translocations. *Genetics* 77, 55—60.
- FEDAK, G., 1973: Increased chiasma frequency in desynaptic barley in response to phosphate treatments. *Canad. J. Genet. Cytol.* 15, 647—649.
- , 1975: Fertility and meiotic behaviour in tetraploid barley. *Canad. J. Genet. Cytol.* 17, 121—123.
- , and S. B. HELGASON, 1970: Somatic association of chromosomes in barley. *Canad. J. Genet. Cytol.* 12, 496—500.
- FELDMANN, M., T. MELLO-SAMPAYO, and E. R. SEARS, 1966: Somatic association in *Triticum aestivum*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 56, 1192—1199.
- FRIEDT, W., 1978a: Untersuchungen an autotetraploiden Gersten unter besonderer Berücksichtigung der Diploidisierung. *Diss. Fachber. Landw. und Gartenbau, TU München*.
- , 1978b: Untersuchungen an autotetraploiden Gersten unter besonderer Berücksichtigung der Diploidisierung. I. Fertilität, Vitalität und Korntrag. *Z. Pflanzenzüchtg.* 81, 118—139.
- FRIMMEL, G., and H. GAUL, 1969: Diploidisierung autotetraploider Gerste mit Hilfe mutagener Behandlung. *Ber. Arb.-Tagg. 1969 Arbeitsgem. Saatzuchtleiter, Gumpenstein*, 243—267.
- GALE, M. D., and H. REES, 1970: Genes controlling chiasma frequency in *Hordeum*. *Heredity* 25, 393—410.
- GARBER, E. D., 1954: Cytotaxonomic studies in the genus *Sorghum*. III. The polyploid species of the subgenera Para-Sorghum and Stiposorghum. *Bot. Gaz.* 115, 336—342.
- , 1955: Cytogenetics of *Sorghum*. I. The orientation of interchange complexes and quadrivalents at metaphase I in *S. purpureo-sericeum*. *Bot. Gaz.* 116, 369—372.
- GAUL, H., and W. FRIEDT, 1976: Progress in the diploidization of autotetraploid barley. *Barley Genetics III: Proc. Third Intern. Barley Genet. Symp., Garching 1975*, 378—387. Thiemig, München.
- GELIN, O., 1956: The meiotic response to the mitotic disturbances in X-rayed barley. *Agric. Hort. Genet.* 14, 107—126.
- GOTTSCHALK, W., 1976: Die Bedeutung der Polyploidie für die Evolution der Pflanzen. 500 S. G. Fischer-Verlag, Stuttgart.
- GRELL, E. H., 1961: Variations in preferential segregation of chromosome two in triploid females of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 46, 1267—1271.
- GUPTA, P. K., and R. KOAK, 1976: Induced autotetraploidy in *Zinnia elegans* Jacq. *Cytologia* 41, 187—191.
- HÅKANSSON, A., and S. ELLERSTRÖM, 1950: Seed development after reciprocal crosses between diploid and autotetraploid rye. *Hereditas* 36, 256—296.
- HALL, B. M., 1955: Binomial analyses of chromosome behaviour in hybrid plants. *Proc. Penn. Acad. Sci.* 29, 121—126.
- 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.
- HENDERSON, S. A., 1969a: Chiasma localization and incomplete pairing. *Chromosomes Today* 2, 56—60.
- , 1969b: Chromosome pairing, chiasmata and crossing over. In: LIMA-DE-FARIA, A. (Ed.), *Handbook Mol. Cytol.*, 326—357.
- HOSSAIN, M. G., 1976: The significance of chromosome association in an advanced population of tetraploid rye. *Canad. J. Genet. Cytol.* 18, 601—609.
- , and K. MOORE, 1975a: Selection in tetraploid rye. I. Effects of selection on the relationships between seed-set, meiotic regularity and plant vigour. *Hereditas* 81, 141—152.
- , and —, 1975b: Selection in tetraploid rye. II. Effects of selection on the relationship between chiasma frequency and pairing configurations. *Hereditas* 81, 153—164.
- JAUHAR, P. P., 1977: Genetic regulation of diploid-like chromosome pairing in *Avena*. *Theor. Appl. Genet.* 49, 287—295.
- JOHN, B., and S. A. HENDERSON, 1962: Asynapsis and polyploidy in *Schistocerca paranensis*. *Chromosoma* 13, 111—147.
- JONES, G. H., 1967: The control of chiasma distribution in rye. *Chromosoma* 22, 69—90.
- JONES, K., 1956: Species differentiation in *Agrostis*. II. The significance of chromosome pairing in the tetraploid hybrids of *A. canina* subsp. *montana* Hartm., *A. tenuis* Sibth. and *A. stolonifera* L. *J. Genet.* 54, 377—393.
- , 1962: Chromosomal status, gene exchange and evolution in *Dactylis*. 2. The chromosomal analysis of diploid, tetraploid and hexaploid species and hybrids. *Genetica* 32, 272—295.
- KASHA, K. J., and C. R. BURNHAM, 1965: The location of interchange breakpoints in barley. II. Chromosome pairing and the intercross method. *Canad. J. Genet. Cytol.* 7, 620—632.
- KÜNZEL, G., 1963: Differenziertes Bindungsverhalten der Meiose-Chromosomen innerhalb der Ähre einer röntgeninduzierten Gerstenmutante mit reziproker Translokation in heterozygotem Zustand. *Kulturpflanze* 11, 517—534.
- LADIZINSKY, G., 1973: Genetic control of bivalent pairing in the *Avena strigosa* polyploid complex. *Chromosoma* 42, 105—110.
- LAWRENCE, C. W., 1958: Genotypic control of chromosome behaviour in rye. VI. Selection for disjunction frequency. *Heredity* 12, 127—131.
- LEVAN, A., 1940: Meiosis of *Allium porrum*, a tetraploid species with chiasma localization. *Hereditas* 26, 454—462.
- LINNERT, G., 1962: Untersuchungen an hemiploiden Nachkommen Autotetraploider. 1. Der Verteilungsmodus einer reziproken Translokation und die daraus folgende Erhöhung der Heterozygotenfrequenz in der Nachkommenschaft von Duplex-Heterozygoten. *Z. Vererbungslehre* 93, 389—398.

- McCLINTOCK, B., 1945: *Neurospora*. I. Preliminary observations of the chromosomes of *Neurospora crassa*. Amer. J. Bot. 32, 671—678.
- MCCOLLUM, G. D., 1958: Comparative studies of chromosome pairing in natural and induced tetraploid *Dactylis*. Chromosoma 9, 571—605.
- MEHRA, K. L., P. R. SREENATH, and S. A. FARUQI, 1971: Distribution of multivalents and genotypic control of chromosome pairing in *Setcreasea* species and hybrids. Cytologia 36, 309—320.
- MOORE, K., 1963: The influence of climate on a population of tetraploid spring rye. Hereditas 50, 269—305.
- MORRISON, J. W., and T. RAJHATHY, 1960a: Frequency of quadrivalents in autotetraploid plants. Nature 187, 528—530.
- , and —, 1960b: Chromosome behaviour in autotetraploid cereals and grasses. Chromosoma 11, 297—309.
- MOSQUIN, T., 1967: Evidence for autopolyploidy in *Epilobium angustifolium* (Onagraceae). Evolution 21, 713—719.
- MÜNTZING, A., 1933: Quadrivalent formation and aneuploidy in *Dactylis glomerata*. Bot. Not., 198—205.
- , 1951: Cyto-genetic properties and practical value of tetraploid rye. Hereditas 37, 17—84.
- MURSAL, I. E. J., and J. E. ENDRIZZI, 1976: A reexamination of the diploid-like meiotic behaviour of polyploid cotton. Theor. Appl. Genet. 47, 171—178.
- MYERS, W. M., 1945: Meiosis in autotetraploid *Lolium perenne* in relation to chromosomal behaviour in autotetraploids. Bot. Gaz. 106, 304—316.
- , and H. D. HILL, 1940: Studies of chromosomal association and behaviour and the occurrence of aneuploidy in autotetraploid grass species; Orchard grass, Tall oat grass and Crested wheatgrass. Bot. Gaz. 102, 236—255.
- NILAN, R. A., 1964: The cytology and genetics of barley, 1951—1962. Monogr. Suppl. No. 2, 278 S. Res. Stud., Washington State Univ.
- NÖTH, B., 1977: Quadrivalentenorientierung und partielle Sterilität bei heterozygoten Translokationen der Gerste, *Hordeum vulgare* L. Dipl.-Arb., 63 S. Fachber. Landw. und Gartenbau, TU München.
- OKAMOTO, M., 1957: Asynaptic effect of chromosome V. Wheat Inf. Serv. 5, 6.
- PETO, F. H., 1936: Heat induced tetraploidy in barley. Canad. J. Res. 14 C, 445—447.
- RAJHATHY, T., and H. THOMAS, 1972: Genetic control of chromosome pairing in hexaploid oats. Nature New Biol. (London) 239, 217—219.
- REES, H., 1955: Genotypic control of chromosome behaviour in rye. I. Inbred lines. Heredity 9, 93—116.
- , and R. N. JONES, 1977: Chromosome genetics. Genetics — Principles and Perspectives: A series of texts, 151 S. Edward Arnold (Publ.) Ltd., London.
- , and B. NAYLOR, 1960: Developmental variation in chromosome behaviour. Heredity 15, 17—27.
- REIMANN-PHILIPP, R., and H. EICHHORN-ROHDE, 1970: Über die Beziehungen von Fertilität und Modus der Chromosomenpaarung bei tetraploiden, für drei Chromosomen strukturoheterozygoten Bastarden aus der Kreuzung *Secale cereale* × *S. montanum*. Theor. Appl. Genet. 40, 99—105.
- REINBERG, 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.
- RIEGER, R., A. MICHAELIS, and M. M. GREEN, 1976: A Glossary of Genetics and Cytogenetics, 647 S. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- RILEY, R., 1965: Cytogenetics and plant breeding. XI. Intern. Congr. Genet., The Hague, 1963. Genetics Today 3, 681—688.
- ROHLOFF, H., 1970: Die Spermatocytenanteile der Tipuliden. IV. Mitt. Analyse der Orientierung röntgenstrahlen-induzierter Quadrivalente bei *Pales ferruginea*. Diss., 121 S. Eberhard-Karls-Univ. Tübingen.
- ROMMEL, M., 1955: Über Herstellung, Auslese und Fertilität tetraploider Gersten. Diss., 49 S. Justus-Liebig-Hochschule, Gießen.
- ROSENDAHL, G., 1944: Cytologische Untersuchungen an tetraploiden Gersten. Kühn-Archiv 60, 238—252.
- SADASIVAIAH, R. S., and T. RAJHATHY, 1968: Genome relationships in tetraploid *Avena*. Canad. J. Gen. Cytol. 10, 655—669.
- SHAVER, D. L., 1962: A study of meiosis in perennial teosinte, in tetraploid maize and in their tetraploid hybrid. Caryologia 15, 43—57.
- , 1963: The effect of structural heterozygosity on the degree of preferential pairing in allotetraploids of *Zea*. Genetics 48, 515—524.
- SIMONSEN, Ø., 1973: Cyto-genetic investigations in diploid and autotetraploid populations of *Lolium perenne* L. Hereditas 75, 157—188.
- , 1975: Cytogenetic investigations in diploid and autotetraploid populations of *Festuca pratensis*. Hereditas 79, 73—108.
- SINGH, R. J., G. RÖBBELEN, and M. OKAMOTO, 1976: Somatic association at interphase studied by giemsa banding technique. Chromosoma 56, 265—273.
- SMITH, L., 1941: An inversion, a reciprocal translocation, trisomics and tetraploids in barley. J. Agric. Res. (Washington D. C.) 63, 741—750.
- SNOW, R., 1963: Alcoholic hydrochloric acid-carmine as a stain for chromosomes in squash preparations. Stain Techn. 38, 9—13.
- SVED, J. A., 1966: Telomere attachment of chromosomes. Some genetical and cytological consequences. Genetics 53, 747—756.
- SYBENGA, J., 1966: Reciprocal translocations and preferential pairing in autotetraploid rye. In: C. D. DARLINGTON and K. R. LEWIS (Eds.), Chromosomes Today, Vol. 1, 66—70.
- , 1972: General Cytogenetics, 359 S. North-Holland/American Elsevier, Amsterdam—London—New York.
- , 1973: The effect of reciprocal translocations on segregation and multivalent formation in autotetraploids of rye, *Secale cereale*. Genetica 44, 270—282.
- , 1975a: The quantitative analysis of chromosome pairing and chiasma formation based on the relative frequencies of MI configurations. VII. Autotetraploids. Chromosoma 50, 211—222.
- , 1975b: Meiotic Configurations, 251 S. Springer-Verlag, Berlin—Heidelberg—New York.
- THOMAS, J. B., and P. J. KALTSIKES, 1976: A bouquet-like attachment plate for telomeres in leptotene of rye revealed by heterochromatin staining. Heredity 36, 155—162.
- THOMPSON, J. B., 1956: Genotypic control of chromosome behaviour in rye. II. Disjunction at meiosis in interchange heterozygotes. Heredity 10, 99—108.
- TJIO, H., and A. HAGBERG, 1951: Cytological studies on same X-ray mutants of barley. Anal. Estac. Exp. Aula Dei 2, 140—167.
- TSUCHIYA, T., 1957: Fertility of autotetraploids and their hybrids in barley. II. Meiosis and fertility in tetraploid hybrids. Seiken Zihō 8, 27—32.
- , 1969: Status of studies of primary trisomics and other aneuploids in barley. Genetica 40, 216—232.
- , 1971: An improved aceto-carmine squash method, with special references to the modified Rattensbury's method of making a preparation permanent. Barley Genet. Newsletter 1, 71—73.
- WALTERS, M. S., and D. U. GERSTEL, 1948: A cytological investigation of a tetraploid *Rhoeo discolor*. Amer. J. Bot. 35, 141—150.
- WALTHER, F., 1959: Fertilitätsuntersuchungen beim Roggen. Z. Pflanzenzüchtg. 41, 1—32.

Anschrift des Verfassers: Dr. W. FRIEDT, Abteilung für Pflanzengenetik der Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung mbH, D-8059 Grünbach (BR Deutschland).