

Lehrstuhl für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung

Untersuchungen an autotetraploiden Gersten unter besonderer  
Berücksichtigung der Diploidisierung

Wolfgang F r i e d t  
geboren am 4. Dezember 1946 in Breienthal

Vollständiger Abdruck der vom Fachbereich Landwirtschaft und  
Gartenbau der Technischen Universität München zur Erlangung  
des akademischen Grades eines

Doktor der Landwirtschaft (Dr. agr.)

genehmigten Dissertation.

Vorsitzender: Prof.Dr.W.Horn

1. Prüfer: Prof.Dr.G.Fischbeck

2. Prüfer: Priv.Doiz.Dr.F.J.Zeller

Die Dissertation wurde am 8.12.1977 bei der Technischen Univer-  
sität München eingereicht und durch den Fachbereich Landwirtschaft  
und Gartenbau am 24.2.1978 angenommen.

Tag der Promotion: 28.2.1978

Die vorliegende Arbeit wurde in den Jahren 1972 bis 1977 in der Abteilung für Pflanzengenetik der Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung mbH München in Grünbach bei Erding/Obb. angefertigt.

Herrn Prof.Dr.H.Gaul danke ich für die Übertragung des Forschungsvorhabens "Diploidisierung autotetraploider Gerste" in der Abteilung für Pflanzengenetik und die mir hier gewährten großzügigen Arbeitsmöglichkeiten als wissenschaftlicher Mitarbeiter.

Herrn Prof.Dr.G.Fischbeck bin ich besonders dankbar für das Interesse, das er dem bearbeiteten Vorhaben stets entgegengebracht hat und seine Bereitwilligkeit, die vorliegende Arbeit als Dissertation zu vertreten. Weiterhin danke ich Herrn Prof.Fischbeck und Herrn Priv.Doiz.Dr. F.J.Zeller für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und für viele hilfreiche Hinweise und Anregungen.

Für ermutigende und kritische Worte während der Durchführung und Niederschrift der Arbeit sage ich Herrn Prof.Dr.H.Kuckuck herzlichen Dank.

Nicht zuletzt danke ich Frau Anna Huber und Herrn Josef Brandlmeier für ihre engagierte technische Hilfe.

<u>Inhaltsverzeichnis</u>	Seite
1. <u>EINLEITUNG</u>	5
1.1. Polyploidie: Beispiele und Definitionen	5
2. <u>LITERATURÜBERBLICK</u>	8
2.1. Untersuchungen an autopolyploiden Pflanzen	8
2.1.1. Zytologisches Verhalten	8
2.1.2. Aneuploidie, Fertilität und Vitalität	11
2.2. Chromosomenpaarung und Diploidisierung autotetra- ploider Individuen	13
2.2.1. Modelle der Chromosomenpaarung	13
2.2.2. Diploidisierung	15
2.2.2.1. Selektion in Autoploiden	16
2.2.2.2. Bastardierung und Selektion	17
2.2.2.3. Mutationsauslösung und Selektion	18
2.2.2.4. Erfolgsaussichten	21
3. <u>MATERIAL UND METHODEN</u>	22
3.1. Diploidisierungsprogramm und Ausgangsmaterial	22
3.2. Rekurrente Röntgenbestrahlung	22
3.3. Konvergente Kreuzung und rekurrente Selektion	23
3.4. Fertilitätsbestimmung und Ertragsermittlung	23
3.5. Zytologische Untersuchungen	24
3.6. Statistische Methoden	24
4. <u>ERGEBNISSE UND DISKUSSION</u>	25
4.1. Fertilität, Vitalität und Kornertrag	25
4.1.1. Frühere Fertilitätsuntersuchungen	25
4.1.2. Samenansatz der zytologisch untersuchten Generation	25
4.1.3. Selektion und Samenansatz	26
4.1.4. Fertilität und Vitalität	28
4.1.5. Ertragsleistung autotetraploider Gerste	30
4.1.6. Ertragszusammensetzung	31

	Seite
4.2. Meiose-Daten	34
4.2.1. Chromosomenpaarung	34
4.2.1.1. Chiasmafrequenz	34
4.2.1.2. Chromosomenkonfigurationen	35
4.2.1.3. Quadrivalentverteilung	38
4.2.1.4. Einflußgrößen der Chromosomenpaarung	39
4.2.2. Quadrivalentorientierung	43
4.2.3. Chromosomensegregation	50
4.2.4. Tetradenbildung	53
4.2.5. Zusammenhänge meiotischer Daten	55
4.2.5.1. Korrelationen	55
4.2.5.2. Regressionen auf Einzelpflanzenbasis	56
4.2.5.3. Regressionen auf der Basis von Zellpopulationen	57
4.2.6. Zusammenhänge zwischen Meiose-Daten und der Fertilität	59
5. <u>SCHLUSSFOLGERUNGEN UND AUSBLICK</u>	62
6. <u>ZUSAMMENFASSUNG</u>	65
7. <u>TABELLEN und ABBILDUNGEN</u>	68
8. <u>LITERATURVERZEICHNIS</u>	126

## 1. EINLEITUNG

### 1.1. Polyploidie: Beispiele und Definitionen

Der Begriff Polyploidie bezeichnet die Eigenschaft multipler Chromosomensätze und die daraus resultierenden morphologischen, zytologischen, genetischen und physiologischen Charakteristika. Je nach der Anzahl der vorliegenden Chromosomensätze spricht man von Tri-, Tetra-, Penta-, Hexaploiden, usw.

Von züchterischer Bedeutung ist die Polyploidie vor allem wegen der häufig beobachteten Vergrößerung der pflanzlichen Organe. Dieser sogenannte gigas-Effekt beruht auf der Vergrößerung des Zellvolumens im Vergleich zur diploiden Ausgangsform.

Die Entdeckung der Colchizinwirkung auf die Zellteilung (DUSTIN 1934; BLAKESLEE 1937; EIGSTI 1938) eröffnete die Möglichkeit, polyploide Pflanzen in großer Zahl auf einfache Weise herzustellen. Die danach einsetzenden umfangreichen Untersuchungen führten zu verfeinerten Methoden der effizienten Polyploidisierung und Polyploidiezüchtung. So wurden bereits in den 20er Jahren Amphidiploide (Allopolyploide) hergestellt. Das klassische Beispiel ist Raphanobrassica ( $2n=4x=36$ ), eine neue Art, die KARPECHENKO (1928) durch Verdopplung des Bastardes Raphanus sativus ( $2n=2x=18$ ) x Brassica oleracea ( $2n=2x=18$ ) herstellte. Ein weiteres Beispiel erfolgreicher Anwendung von Bastardierung und Polyploidisierung ist Triticale, der okto- oder hexaploide Bastard von Weizen und Roggen (RIMPAU 1891; O'MARA 1948). In diesem Fall aber, wie in zahlreichen anderen Beispielen, konnten Stabilität, Fertilität und Kornqualität der neuen Polyploiden noch nicht voll befriedigen (ZILLINSKY 1974; GUSTAFSON 1976). Aus diesem Grunde war es bisher vielfach aus wirtschaftlichen Gründen nicht sinnvoll, solche induzierten Polyploiden pflanzenbaulich zu nutzen.

Diese Feststellung mag zunächst Überraschen, da man heute weiß, daß eine große Anzahl von Kulturpflanzen oder viele ihrer nahen Verwandten Polyploide sind. Allein in der Gattung Hordeum sind über die Hälfte der bekannten Arten polyploid, etwa ein Drittel tetraploid (RAJHATHY et al. 1963), davon ist jedoch keine eine Kulturform.

Insgesamt gesehen kann etwa ein Drittel aller Pflanzenarten als polyploid bezeichnet werden (STEBBINS 1971). Unter den Gräsern ist der Anteil aber sicher höher und dürfte etwa zwei Drittel bis drei Viertel ausmachen (STEBBINS 1956; GOULD 1968; DAVIDSE und POHL 1974).

Um den scheinbaren Widerspruch zwischen häufigem Auftreten natürlicher Polyploider und den Schwierigkeiten bei der Nutzung induzierter zu erklären, ist es zunächst erforderlich, sich einen Überblick über die verschiedenen Erscheinungsformen der Polyploidie zu verschaffen und wichtige Termini zu definieren.

Die große Gruppe der Polyploiden ist nämlich in sich nicht homogen. Bezüglich ihrer unterschiedlichen Entstehung und der daraus resultierenden Verhaltensweisen muß man zwei extreme Formen unterscheiden, wie KIHARA und ONO bereits 1927 definierten. Danach versteht man unter Autopolyploidie (Autoploidie) die Verdopplung oder Vervielfachung des Chromosomensatzes, unter Allopolyploidie (Allopolyploidie, Amphidiploidie) dagegen eine Genomvermehrung, die durch Bastardierung, d.h. die Vereinigung verschiedener Chromosomensätze, und ihrer Vervielfachung erfolgt. Dieser letztgenannte Schritt kann entweder im Bastard selbst oder bereits in den elterlichen Formen stattfinden. In beiden Fällen scheint die Bildung unreduzierter Gameten und deren Befruchtung die Hauptursache der Polyploidisierung zu sein (HARLAN und DEWET 1976).

Heute weiß man, daß es zwischen den beiden extremen Polyploidietypen Übergangsformen gibt. STEBBINS (1971) unterscheidet zwischen primären und sekundären Polyploiden und definiert:

#### A. Primäre Polyploide

- (1) Nicht-Bastard Polyploide (strikte Autoploide);
- (2) Bastarde von Ökotypen gleicher Arten;
- (3) Polyploide Artbastarde:
  - a) Ausgangssorten nur wenig unterschieden,
  - b) Ausgangsarten durch Chromosomenmutationen unterschieden (segmentelle Allopoloide),
  - c) Ausgangsarten stark verschieden (strikte Allopoloide);

B. Sekundäre Polyploide entstehen aus primären unter der Einwirkung von Mutation und Rekombination, Chromosomensegregation, Introgression, sekundärer Bastardierung und sekundärer Verdopplung. STEBBINS (1971) betont aber, daß auch diese differenzierten Typen nicht als deutlich voneinander abgegrenzt zu sehen sind. Sie sind vielmehr Teile eines Systems mit fließenden Übergängen, des sogenannten "Polyploiden Komplexes" (BABCOCK und STEBBINS 1938).

Der Allopolloidie kommt nach zahlreichen einschlägigen Befunden die weit- aus größere Bedeutung im Pflanzenreich zu und natürliche Autoploide kommen relativ selten vor (HANELT 1966; HARLAN und DEWET 1976; SKIEBE 1975 a,b). Die geringe Verbreitung von Autoploidien läßt sich recht gut aus ihrer Entstehungsweise und dem daraus resultierenden zytogeneti- schen Verhalten erklären. Ganz anders als bei Allopoloiden nämlich - die aufgrund der Verschiedenartigkeit der elterlichen Chromosomen regel- mäßige Meiose, disome Spaltungsraten und volle Fertilität aufweisen - sind die multiplen Chromosomen eines Satzes in Autoploidien homolog. Sie paaren deshalb in der Meiose häufig in Multivalenten. Diese werden infolge unkorrekter Orientierung vielfach numerisch unregelmäßig auf die Tochterkerne verteilt, so daß chromosomal unbalanzierte Gameten entstehen. Kommen diese zur Befruchtung, so bilden sich aneuploide Embryonen, die - je nach dem Grad der Aneuploidie - früh abortieren (Sterilität) oder unterentwickelte Samen (Schmactkörner) ausbilden. Daraus aufwachsende Pflanzen sind letal oder subvital und vielfach hoch- gradig steril. Da selbst euploide Pflanzen partiell steril sind, wird die Leistungsfähigkeit einer solchen autoploiden Form insgesamt mehr oder weniger stark reduziert.

Aus den dargestellten Gründen wird für die Züchtung leistungsfähiger Kulturpflanzen im allgemeinen die Herstellung neuer Allopoloider auf dem Wege der Art- und Gattungsbastardierung als aussichtsreicher bewertet. In diesem Zusammenhang wird neuerdings die 'somatische Hybridisierung' von Protoplasten als besonders vielversprechend angesehen (MELCHERS 1977). Die Nutzung autoploider Formen, die noch in den 50er und 60er Jahren so stark propagiert worden war (ELLERSTRÖM und SJÖDIN 1963; GAUL 1958, 1963; MÜNTZING 1970) ist in den Hintergrund getreten. Schon vor mehr als 30 Jahren wurden autotetraploide Gersten hergestellt und züchterisch bearbeitet. Als Grundlage einer züchterischen Nutzung wurde vor allem das hohe Tausendkorngewicht (TKG), die gute Standfestig- keit -beides verursacht durch den gigas-Effekt- und schließlich der er- höhte Proteingehalt, der den Gehalt vergleichbarer diploider um etwa 30 % überschreitet (GAUL et al. 1970) angesehen. Zur Überwindung der hohen Sterilität autotetraploider Gerste hat GAUL Mitte der 50er Jahre mit den ersten Arbeiten zur "Diploidisierung auto- tetraploider Gerste" begonnen. Dabei sollte nicht nur eine Methode zum strukturellen Umbau der vier homologen Genome mit dem Ziel der 'Bivalen- tisierung der Meiose' entwickelt werden, sondern es wurden auch neue Er- kenntnisse über die Evolution natürlicher Polyploider erhofft (BENDER und GAUL 1966).

## 2. LITERATURÜBERBLICK

### 2.1. Untersuchungen an autotetraploiden Pflanzen

#### 2.1.1. Zytologisches Verhalten

Erste Berichte über autotetraploide Pflanzen datieren vom Beginn unseres Jahrhunderts (LUTZ 1907).

In der Gattung Hordeum konnte erstmals VON BERG (1936) an natürlichem H. bulbosum Material<sup>x)</sup> von TSCHERMAK und von KUCKUCK (1934) Autotetraploidie nachweisen. Er beobachtete im Mittel 4,6 Quadrivalente (IV) in der Metaphase I der Meiose, wobei in den einzelnen Zellen von 0 bis 7 IV vorkamen (s. Tab. 1). Etwa 2/3 der Chromosomen bildeten also Quadrivalente, 84,5 % davon wiederum Ringe. Chiasmata (Xta) waren überwiegend terminalisiert, Anaphase I-Segregation und spätere Meiose-Stadien völlig normal.

Diese Ergebnisse wurden später von LEIN (1948) bestätigt (s. Tab. 1, S.69). Er fand außerdem hohe Pollenfertilität und bei freier Blüte etwa gleichen Ansatz bei diploidem (41 %) und tetraploidem (47 %) H. bulbosum. Regelmäßige Sporogenese wurde nach LEIN durch genetische Regulierung der Chiasma-Terminalisierung gewährleistet.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei künstlich hergestellten autotetraploiden H. vulgare ( $2n=4x=28$ ). PETO (1936) fand in hitzeinduzierten Autotetraploiden 1 - 7, im Mittel 3,6 IV/PMZ (Tab. 1). Die Chiasma-Frequenz war in Tetraploiden weniger als doppelt so hoch als in Diploiden. Die niedrige Trivalent(III)-Frequenz erklärte PETO damit, daß in Trivalenten keine 'Sättigung der Paarungsneigung' entlang des ganzen Chromosomes gegeben ist, und somit noch Abschnitte für die Paarung eines vierten Chromosoms frei sind. Eine einfache, aber einleuchtende Erklärung dieser Tatsache, auf die später noch eingegangen wird.

Mit der Einführung des Colchizins (BLAKESLEE 1937; EIGSTI 1938) wurde die Herstellung Autopolyploider erheblich vereinfacht. In der Folgezeit ist über zahlreiche neue tetraploide Gersten berichtet worden. In jedem Fall kommt es in solchen Pflanzen zu Uni- und Multivalentbildung (CHEN et al. 1945). Die mittlere Quadrivalentfrequenz (IV) pro Zelle variiert meistens zwischen 3 und 4. So fanden MORRISON und RAJHATHY (1960 a) 3,9 IV

---

<sup>x)</sup> unbekannter Herkunft

CAUDERON und CAUDERON (1956) 3,8, TSUCHIYA (1957) 3,0, DAVIES (1958) 3,1 IV im Mittel pro PMZ. Dabei wurden 1 - 7 Quadrivalente pro Zelle beobachtet (MORRISON und RAJHATHY 1960 b; ONO 1952; TSUCHIYA 1957) (s. Tab. 1).

Frühere Resultate von FREISLEBEN (1942) und von ROSENDAHL (1944) bei hitzeinduzierten tetraploiden Gersten weichen deutlich von den vorgenannten ab. FREISLEBEN fand in 15 Pflanzen mit ähnlicher Verteilung nur durchschnittlich 1,7 IV/PMZ, in einer anderen Pflanze aber 3,1 IV. Von 315 untersuchten PMZ zeigten immerhin 24 (7,7 %) ausschließliche Bivalentpaarung. ROSENDAHL setzte die Untersuchungen an diesem Material fort und fand auch in  $F_1$  und  $F_2$  von 18 Kreuzungsnachkommenschaften keine stärkere Tendenz zur Multivalentbildung (Mittel 2,1 IV). Dabei war die mittlere Chiasma-Frequenz mit 22,3/PMZ extrem niedrig. Ebenso geringe Quadrivalent-Häufigkeiten fand ROMMEL (1955): 1,5 IV im Mittel von 33 Zellen einer autoploiden Nachkommenschaft der Sorte 'Wong' und 2,1 IV im Mittel von 25 Zellen eines tetraploiden Zuchtstammes. 293 PMZ in  $C_1$  aus diploiden Kreuzungen hatten im Durchschnitt 1,7 IV. Untersucht wurden nur "einwandfrei zu analysierende Zellen"; 6,5 % der PMZ zeigten ausschließliche Bivalentenpaarung.

CAUDERON und CAUDERON (1956) sowie DAVIES (1958) verglichen das meiotische Verhalten von natürlichem 4x H. bulbosum und künstlichem 4x H. vulgare. Die Autoren fanden mehr IV in H. bulbosum als in vulgare (Tab. 1). DAVIES beobachtete in der natürlichen Form keine Trivalente. Wie VON BERG (1936) fand auch er eine höhere Chiasma-Frequenz in der natürlichen Form. CAUDERON dagegen stellte in 4x H. bulbosum weniger Chiasmata als in 4x H. vulgare und in diploider Kulturgerste fest. Die Pollenfertilität war in tetraploidem bulbosum sogar höher als in diploider Saatgerste (DAVIES 1958).

Ähnliche Häufigkeiten verschiedener Chromosomenkonfigurationen wie bei Gerste wurden von anderen autotetraploiden Grasarten ( $2n=4x=28$ ) berichtet (Tab. 1). Die Quadrivalentfrequenzen liegen in der Regel zwischen 3 und 4. TIMMIS und REES (1971) fanden 4,1 IV in Secale cereale, dem Kulturroggen. MORRISON und RAJHATHY (1960 b) untersuchten die Quadrivalenthäufigkeiten in sehr verschiedenen Grasarten und fanden durchschnittlich 4,3 IV/PMZ, wobei keine Art signifikant von diesem Mittelwert abwich (Tab. 1). Auch die natürlichen Arten Arrhenatherum elatius und H. bulbosum zeigten damit keinen Trend zur Bivalentpaarung. Dagegen fand CHIN (1943) nur 1,1 Quadrivalente in S. cereale, das inversionsheterozy-

got war. OTLOWSKA (1971) berichtete über extrem niedrige (0,7) Quadrivalentfrequenzen in Roggen. Zuweilen wurden auch von anderen autotetraploiden Arten niedrigere Quadrivalent-Frequenzen mitgeteilt. So stellten GUPTA und KOAK (1976) in induzierten autotetraploiden Zinnia elegans ( $2n=4x=48$ ), einer tropischen Zierpflanze, nur 0,5 Quadrivalente fest. Die Chiasma-Frequenz war dabei sehr niedrig und von 22,5 Bivalenten (II) waren 20,7 stabförmig. Als Ursache dafür wurde die geringe Chromosomenlänge angesehen. MORRISON und RAJHATHY (1960a) fanden allerdings keinen Zusammenhang zwischen Chromosomenlänge und Quadrivalenthäufigkeit.

In 10 verschiedenen Arten mit z.T. extrem kurzen Chromosomen bildeten etwa zwei Drittel der Chromosomen Quadrivalente, in Flachs (Linum ssp.,  $2n=4x=60$ ) und Mais (Zea mays,  $2n=4x=40$ ), beide mit sehr kurzen Chromosomen, sogar über 70 %.

Die zahlreichen Untersuchungen an verschiedenen anderen autotetraploiden Arten brachten sehr ähnliche Resultate. Nur in wenigen Fällen waren weniger als die Hälfte der Chromosomen in Quadrivalenten gebunden. Die Ursachen dieser Fälle sind entweder zu niedrige Chiasmafrequenzen (z.B. in Theobroma cacao,  $2n=4x=40$ ; MARTINSON 1975) oder die Kontrolle der Chromosomenpaarung in Richtung auf bevorzugte Bivalentbildung wie sie offenbar u.a. in der weitgehend autopolyploiden Luzerne (Medicago sativa,  $2n=4x=32$ ; ARMSTRONG 1971) und in Lotus corniculatus ( $2n=4x=24$ ; DAWSON 1941) wirksam ist.

Neben Quadrivalenten kommen in Tetraploiden Bivalente vor (Tabelle 1). Die Bivalentfrequenz ist der Quadrivalenthäufigkeit umgekehrt proportional. Bivalente sind in bezug auf die Chromosomenverteilung grundsätzlich als die einzige absolut regelmäßige Paarungskonfiguration anzusehen.

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. Diesbezüglich liegt eine umfangreiche Untersuchung von MYERS und HILL (1940) an den autotetraploiden Grasarten ( $2n=4x=28$ ) Dactylis glomerata, Arrhenaterum elatius und Agropyron cristatum vor.

Die hier erwähnten Ergebnisse stellen eine exemplarische Auswahl aus der wesentlich umfangreicheren Literatur über das zytologische Verhalten autotetraploider Pflanzen dar. Zahlreiche weitere Hinweise enthält die umfassende Literatursammlung von GOTTSCHALK (1976).

## 2.1.2. Aneuploidie, Fertilität und Vitalität

Die Unregelmäßigkeiten der Chromosomenpaarung in Autotetraploiden sind die Ursache für die Entstehung aneuploider Gameten (Gonen). Falls diese zur Befruchtung gelangen, führen sie zur Bildung von aneuploiden Zygoten. Setzt man voraus, daß diese eine geringere Chance der normalen Entwicklung haben, so ergibt sich daraus ein mehr oder weniger großer Einfluß auf die Fertilität (Samenproduktion) und damit auf den Kornertrag von Getreidepflanzen. Dieser Zusammenhang wird allerdings in Abhängigkeit von Genotyp und Umweltfaktoren weiter modifiziert.

Die Außenfaktoren bestimmen letztlich, ob aneuploide Embryonen früh absterben oder sich zum Korn ausbilden. Daher ist bei höherer Fertilität normalerweise auch eine höhere Aneuploidenrate in Nachkommenschaften autotetraploider Pflanzen zu erwarten. Umgekehrt sollten bei niedriger Fertilität weniger Pflanzen einer Nachkommenschaft aneuploid sein.

Den wechselseitigen Zusammenhang zwischen Aneuploidie und Fertilität verdeutlichen die Untersuchungen von MOORE (1963) an Tetraroggen. Die Sorte "Fourex" zeigte in Davis, Kalifornien und Svalöf, Schweden, gleiches meiotisches Verhalten und ähnliche Fertilität bei euploiden Pflanzen. Aneuploide aber waren in Davis wesentlich vitaler und fertiler als in Svalöf. Günstigere Umweltbedingungen erlauben also eine höhere Überlebensrate aneuploider Zygoten.

Auch die Ergebnisse von ROMMEL (1961) an Tetragerste bestätigen einen solchen Zusammenhang. Der Samenansatz variierte erheblich zwischen zwei Generationen und die Nachkommenschaft der fertileren Generation enthielt wesentlich mehr Aneuploide. Daß neben klimatischen beispielsweise auch Ernährungsfaktoren eine Rolle spielen, zeigten ELLERSTRÖM und SJÖDIN (1963) in einem Versuch mit zusätzlicher Stickstoff-Düngung. Die dadurch verursachte signifikante Erhöhung des Samenansatzes war offenbar bedingt durch eine höhere Überlebensrate aneuploider Embryonen.

Schließlich hängt die Vitalität selbst auch vom Genotyp der betreffenden Tetraploiden ab. MÜNTZING (1954) verglich "reine" Tetraroggenlinien mit ihren Bastarden. Deren  $F_1$  zeigte einen deutlichen Heterosiseffekt bei gleichzeitig signifikant erhöhter Fertilität. Auch ELLERSTRÖM und HAGBERG (1967) fanden deutliche Heterosis in Triplex (AAAa) und Duplex-Heterozygoten (AAaa) in Verbindung mit höherem Samenansatz.

In Tetragerste beobachtete ISING (1967) den gleichen Zusammenhang;  $F_1$ -Pflanzen mit ausgeprägter Heterosis zeigten höheren Samenansatz als solche mit geringerem oder keinem Hybrid-Effekt.

Eine Auslese allein auf Fertilität kann daher durchaus zu unerwünschten Ergebnissen führen, insbesondere wenn sie mit weitgehend heterozygotem Material an nur einem Ort durchgeführt wird. Vitale Pflanzen mit höherem Samenansatz können dann in ihren Nachkommenschaften mehr Aneuploide und infolgedessen geringeren Kornertrag aufweisen. Die Selektion fertiler Pflanzen muß also auf jeden Fall über mehrere Generationen durchgeführt werden, wobei die Leistung der Pflanzen-Nachkommenschaften (PNK) besonders zu beachten ist. Dafür erscheint das Pedigree-Verfahren besonders geeignet zu sein.

## 2. LITERATURÜBERBLICK

### 2.1. Untersuchungen an autotetraploiden Pflanzen

#### 2.1.1. Zytologisches Verhalten

Erste Berichte über autotetraploide Pflanzen datieren vom Beginn unseres Jahrhunderts (LUTZ 1907).

In der Gattung Hordeum konnte erstmals VON BERG (1936) an natürlichem H. bulbosum Material<sup>x)</sup> von TSCHERMAK und von KUCKUCK (1934) Autotetraploidie nachweisen. Er beobachtete im Mittel 4,6 Quadrivalente (IV) in der Metaphase I der Meiose, wobei in den einzelnen Zellen von 0 bis 7 IV vorkamen (s. Tab. 1). Etwa 2/3 der Chromosomen bildeten also Quadrivalente, 84,5 % davon wiederum Ringe. Chiasmata (Xta) waren überwiegend terminalisiert, Anaphase I-Segregation und spätere Meiose-Stadien völlig normal.

Diese Ergebnisse wurden später von LEIN (1948) bestätigt (s. Tab. 1, S.69). Er fand außerdem hohe Pollenfertilität und bei freier Blüte etwa gleichen Ansatz bei diploidem (41 %) und tetraploidem (47 %) H. bulbosum. Regelmäßige Sporogenese wurde nach LEIN durch genetische Regulierung der Chiasma-Terminalisierung gewährleistet.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei künstlich hergestellten autotetraploiden H. vulgare ( $2n=4x=28$ ). PETO (1936) fand in hitzeinduzierten Autotetraploiden 1 - 7, im Mittel 3,6 IV/PMZ (Tab. 1). Die Chiasma-Frequenz war in Tetraploiden weniger als doppelt so hoch als in Diploiden. Die niedrige Trivalent(III)-Frequenz erklärte PETO damit, daß in Trivalenten keine 'Sättigung der Paarungsneigung' entlang des ganzen Chromosomes gegeben ist, und somit noch Abschnitte für die Paarung eines vierten Chromosoms frei sind. Eine einfache, aber einleuchtende Erklärung dieser Tatsache, auf die später noch eingegangen wird.

Mit der Einführung des Colchizins (BLAKESLEE 1937; EIGSTI 1938) wurde die Herstellung Autopolyploider erheblich vereinfacht. In der Folgezeit ist über zahlreiche neue tetraploide Gersten berichtet worden. In jedem Fall kommt es in solchen Pflanzen zu Uni- und Multivalentbildung (CHEN et al. 1945). Die mittlere Quadrivalentenfrequenz (IV) pro Zelle variiert meistens zwischen 3 und 4. So fanden MORRISON und RAJHATHY (1960 a) 3,9 IV

---

x) unbekannter Herkunft

CAUDERON und CAUDERON (1956) 3,8, TSUCHIYA (1957) 3,0, DAVIES (1958) 3,1 IV im Mittel pro PMZ. Dabei wurden 1 - 7 Quadrivalente pro Zelle beobachtet (MORRISON und RAJHATHY 1960 b; ONO 1952; TSUCHIYA 1957) (s. Tab. 1).

Frühere Resultate von FREISLEBEN (1942) und von ROSENDAHL (1944) bei hitzeinduzierten tetraploiden Gersten weichen deutlich von den vorgeannten ab. FREISLEBEN fand in 15 Pflanzen mit ähnlicher Verteilung nur durchschnittlich 1,7 IV/PMZ, in einer anderen Pflanze aber 3,1 IV. Von 315 untersuchten PMZ zeigten immerhin 24 (7,7 %) ausschließliche Bivalentenpaarung. ROSENDAHL setzte die Untersuchungen an diesem Material fort und fand auch in  $F_1$  und  $F_2$  von 18 Kreuzungsnachkommenschaften keine stärkere Tendenz zur Multivalentbildung (Mittel 2,1 IV). Dabei war die mittlere Chiasma-Frequenz mit 22,3/PMZ extrem niedrig. Ebenso geringe Quadrivalent-Häufigkeiten fand ROMMEL (1955): 1,5 IV im Mittel von 33 Zellen einer autoploiden Nachkommenschaft der Sorte 'Wong' und 2,1 IV im Mittel von 25 Zellen eines tetraploiden Zuchtstammes. 293 PMZ in  $C_1$  aus diploiden Kreuzungen hatten im Durchschnitt 1,7 IV. Untersucht wurden nur "einwandfrei zu analysierende Zellen"; 6,5 % der PMZ zeigten ausschließliche Bivalentenpaarung.

CAUDERON und CAUDERON (1956) sowie DAVIES (1958) verglichen das meiotische Verhalten von natürlichem 4x H. bulbosum und künstlichem 4x H. vulgare. Die Autoren fanden mehr IV in H. bulbosum als in vulgare (Tab. 1).

DAVIES beobachtete in der natürlichen Form keine Trivalente. Wie VON BERG (1936) fand auch er eine höhere Chiasma-Frequenz in der natürlichen Form. CAUDERON dagegen stellte in 4x H. bulbosum weniger Chiasmata als in 4x H. vulgare und in diploider Kulturgerste fest. Die Pollenfertilität war in tetraploidem bulbosum sogar höher als in diploider Saatgerste (DAVIES 1958).

Ähnliche Häufigkeiten verschiedener Chromosomenkonfigurationen wie bei Gerste wurden von anderen autotetraploiden Grasarten ( $2n=4x=28$ ) berichtet (Tab. 1). Die Quadrivalentfrequenzen liegen in der Regel zwischen 3 und 4. TIMMIS und REES (1971) fanden 4,1 IV in Secale cereale, dem Kulturroggen. MORRISON und RAJHATHY (1960 b) untersuchten die Quadrivalenthäufigkeiten in sehr verschiedenen Grasarten und fanden durchschnittlich 4,3 IV/PMZ, wobei keine Art signifikant von diesem Mittelwert abwich (Tab. 1). Auch die natürlichen Arten Arrhenatherum elatius und H. bulbosum zeigten damit keinen Trend zur Bivalentenpaarung. Dagegen fand CHIN (1943) nur 1,1 Quadrivalente in S. cereale, das inversionsheterozy-

got war. OTLOWSKA (1971) berichtete über extrem niedrige (0,7) Quadrivalentenfrequenzen in Roggen. Zuweilen wurden auch von anderen autotetraploiden Arten niedrigere Quadrivalent-Frequenzen mitgeteilt. So stellten GUPTA und KOAK (1976) in induzierten autotetraploiden Zinnia elegans ( $2n=4x=48$ ), einer tropischen Zierpflanze, nur 0,5 Quadrivalente fest. Die Chiasma-Frequenz war dabei sehr niedrig und von 22,5 Bivalenten (II) waren 20,7 stabförmig. Als Ursache dafür wurde die geringe Chromosomenlänge angesehen. MORRISON und RAJHATHY (1960a) fanden allerdings keinen Zusammenhang zwischen Chromosomenlänge und Quadrivalent-häufigkeit.

In 10 verschiedenen Arten mit z.T. extrem kurzen Chromosomen bildeten etwa zwei Drittel der Chromosomen Quadrivalente, in Flachs (Linum ssp.,  $2n=4x=60$ ) und Mais (Zea mays,  $2n=4x=40$ ), beide mit sehr kurzen Chromosomen, sogar über 70 %.

Die zahlreichen Untersuchungen an verschiedenen anderen autotetraploiden Arten brachten sehr ähnliche Resultate. Nur in wenigen Fällen waren weniger als die Hälfte der Chromosomen in Quadrivalenten gebunden. Die Ursachen dieser Fälle sind entweder zu niedrige Chiasmafrequenzen (z.B. in Theobroma cacao,  $2n=4x=40$ ; MARTINSON 1975) oder die Kontrolle der Chromosomenpaarung in Richtung auf bevorzugte Bivalentbildung wie sie offenbar u.a. in der weitgehend autoploiden Luzerne (Medicago sativa,  $2n=4x=32$ ; ARMSTRONG 1971) und in Lotus corniculatus ( $2n=4x=24$ ; DAWSON 1941) wirksam ist.

Neben Quadrivalenten kommen in Tetraploiden Bivalente vor (Tabelle 1). Die Bivalentenfrequenz ist der Quadrivalentenhäufigkeit umgekehrt proportional. Bivalente sind in bezug auf die Chromosomenverteilung grundsätzlich als die einzige absolut regelmäßige Paarungskonfiguration anzusehen.

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. Diesbezüglich liegt eine umfangreiche Untersuchung von MYERS und HILL (1940) an den autotetraploiden Grasarten ( $2n=4x=28$ ) Dactylis glomerata, Arrhenaterum elatius und Agropyron cristatum vor.

Die hier erwähnten Ergebnisse stellen eine exemplarische Auswahl aus der wesentlich umfangreicheren Literatur über das zytologische Verhalten autotetraploider Pflanzen dar. Zahlreiche weitere Hinweise enthält die umfassende Literatursammlung von GOTTSCHALK (1976).

### 2.1.2. Aneuploidie, Fertilität und Vitalität

Die Unregelmäßigkeiten der Chromosomenpaarung in Autotetraploiden sind die Ursache für die Entstehung aneuploider Gameten (Gonen). Falls diese zur Befruchtung gelangen, führen sie zur Bildung von aneuploiden Zygoten. Setzt man voraus, daß diese eine geringere Chance der normalen Entwicklung haben, so ergibt sich daraus ein mehr oder weniger großer Einfluß auf die Fertilität (Samenproduktion) und damit auf den Kornertrag von Getreidepflanzen. Dieser Zusammenhang wird allerdings in Abhängigkeit von Genotyp und Umweltfaktoren weiter modifiziert.

Die Außenfaktoren bestimmen letztlich, ob aneuploide Embryonen früh absterben oder sich zum Korn ausbilden. Daher ist bei höherer Fertilität normalerweise auch eine höhere Aneuploidenrate in Nachkommenschaften autotetraploider Pflanzen zu erwarten. Umgekehrt sollten bei niedriger Fertilität weniger Pflanzen einer Nachkommenschaft aneuploid sein.

Den wechselseitigen Zusammenhang zwischen Aneuploidie und Fertilität verdeutlichen die Untersuchungen von MOORE (1963) an Tetraroggen. Die Sorte "Fourex" zeigte in Davis, Kalifornien und Svalöf, Schweden, gleiches meiotisches Verhalten und ähnliche Fertilität bei euploiden Pflanzen. Aneuploide aber waren in Davis wesentlich vitaler und fertiler als in Svalöf. Günstigere Umweltbedingungen erlauben also eine höhere Überlebensrate aneuploider Zygoten.

Auch die Ergebnisse von ROMMEL (1961) an Tetragerste bestätigen einen solchen Zusammenhang. Der Samenansatz variierte erheblich zwischen zwei Generationen und die Nachkommenschaft der fertileren Generation enthielt wesentlich mehr Aneuploide. Daß neben klimatischen beispielsweise auch Ernährungsfaktoren eine Rolle spielen, zeigten ELLERSTRÖM und SJÖDIN (1963) in einem Versuch mit zusätzlicher Stickstoff-Düngung. Die dadurch verursachte signifikante Erhöhung des Samenansatzes war offenbar bedingt durch eine höhere Überlebensrate aneuploider Embryonen.

Schließlich hängt die Vitalität selbst auch vom Genotyp der betreffenden Tetraploiden ab. MÜNTZING (1954) verglich "reine" Tetraroggenlinien mit ihren Bastarden. Deren  $F_1$  zeigte einen deutlichen Heterosiseffekt bei gleichzeitig signifikant erhöhter Fertilität. Auch ELLERSTRÖM und HAGBERG (1967) fanden deutliche Heterosis in Triplex (AAAA) und Duplex-Heterozygoten (AAaa) in Verbindung mit höherem Samenansatz.

In Tetragerste beobachtete ISING (1967) den gleichen Zusammenhang; F<sub>1</sub>-Pflanzen mit ausgeprägter Heterosis zeigten höheren Samenansatz als solche mit geringerem oder keinem Hybrid-Effekt.

Eine Auslese allein auf Fertilität kann daher durchaus zu unerwünschten Ergebnissen führen, insbesondere wenn sie mit weitgehend heterozygotem Material an nur einem Ort durchgeführt wird. Vitale Pflanzen mit höherem Samenansatz können dann in ihren Nachkommenschaften mehr Aneuploide und infolgedessen geringeren Kornertrag aufweisen. Die Selektion fertiler Pflanzen muß also auf jeden Fall über mehrere Generationen durchgeführt werden, wobei die Leistung der Pflanzen-Nachkommenschaften (PNK) besonders zu beachten ist. Dafür erscheint das Pedigree-Verfahren besonders geeignet zu sein.

## 2.2. Chromosomenpaarung und Diploidisierung autotetraploider Individuen

### 2.1.1. Modelle der Chromosomenpaarung

Die Häufigkeiten der in der meiotischen Metaphase vorliegenden Chromosomenkonfigurationen werden im wesentlichen durch die eigentliche Chromosomenpaarung (Synapsis) im Zygotän und durch den Chromatidaustausch (Chiasma) im Pachytän bestimmt (s. u.a. SYBENGA 1972). Auf der Basis zufälliger Chromosomenpaarung und Chiasma-Bildung zwischen den je vier homologen Chromosomen errechnete DURRANT (1960) die Häufigkeiten der verschiedenen Valenztypen. Er erwartete bei 3 Chiasmata (Xta) 60 % und bei 4 Xta 75 % der Chromosomen in Quadrivalentkonfigurationen. Dabei wurden aber auch wesentlich mehr Uni- und Trivalente (bei 4 Xta 30 %) und weniger Bivalente (bei 4 Xta 10 %) erwartet, als in Wirklichkeit beobachtet werden (s. Tab. 1). Die Annahme völlig zufälliger Paarung oder/und Chiasma-Verteilung ist demnach offenbar nicht zutreffend.

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 2/3 (67 %) der Chromosomen als Quadrivalente und 1/3 als Bivalente gepaart sein müßten. Das ist beim Tetraroggen in der Regel der Fall (SYBENGA 1972), so daß SVED's Postulat dort offenbar zutrifft. Weitere Bestätigung findet diese Annahme durch zytologische Untersuchungen bei diploiden Arten. Beim Roggen (S. cereale) insbesondere wurde nachgewiesen, 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, d.h. in 'Chromozentren' vereinigt sind. Die eigentliche Paarung (Synapsis), die im Zygotän vollendet ist, wird also schon wesentlich früher determiniert. In verschiedenen Arten, darunter Weizen (FELDMAN et al. 1966) und Gerste (FEDAK und HELGASON 1970), wurde nachgewiesen, daß selbst in somatischen Zellen homologe Chromosomen näher beieinander liegen, als nicht-homologe (somatische Assoziation). Homologe Chromosomen nehmen in der Interphase benachbarte Positionen an der Nuklearmembran ein (AVIVI und FELDMAN 1973; s.a. SINGH et al. 1976). Beim Roggen fanden GODIN und STACK (1975) sichtbare Verbindungen zwischen heterochromatischen Telomeren somatischer Chromosomen; auch dieser Befund belegt die Bedeutung der Telomere für die Chromosomenpaarung.

Seit der Entdeckung des "Paarungsmechanismus" auf dem langen Arm von Chromosom 5B des Saatweizens (T. aestivum) durch OKAMOTO (1957) (s.a. SEARS

und OKAMOTO 1958 und RILEY und CHAPMAN 1958) weiß man, daß die Chromosomenpaarung vielfach einer genischen Kontrolle unterliegt. Der Faktor  $5B^L$  sowie weitere Gene verhindern die Paarung homoeologer und erlauben nur die Paarung homologer Chromosomen. Es wird gelegentlich angenommen, daß die Chromosomenpaarung generell einer genischen Kontrolle unterliegt (s. OKAMOTO und GAUL 1976). Andere Untersuchungen deuten jedoch an, daß eine regelmäßige Bivalentenpaarung auch durch andere zytologische Besonderheiten verursacht sein kann. Bei der allotetraploiden Baumwolle (Gossypium hirsutum,  $2n=4x=52$ ) werden ausschließlich Bivalente gebildet, weil sich die A- und D-Genome deutlich in der Chromosomenlänge unterscheiden (MURSAL und ENDRIZZI 1976). Dabei spielt die Zunahme repetitiver DNA (wiederholte DNA-Sequenzen), die möglicherweise selbst in die Regulation der Chromosomenpaarung eingreift (STACK und CLARK 1973), eine Rolle. Bei diploidem Roggen konnte REES (1955) nachweisen, daß auch die Chiasma-bildung genisch kontrolliert ist. Dies trifft offenbar auch weitgehend für die Chiasma-Lokalisation, d.h. für die räumliche Verteilung 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. Sie fanden in tetraploiden Schistocerca-Arten gute Übereinstimmung mit dem Modell (Abb. 1, S. 109). Niedrigere Chiasmafrequenzen führen entsprechend zu weniger und höhere zu mehr Quadrivalenten. So werden in  $4x$  Teosinte ( $2n=4x=40$ ) im Pachytän zwar Quadrivalente, später aber fast ausschließlich Bivalente beobachtet (SYBENGA 1972), da Chiasmata nur auf einer Seite des Partneraustausches (distal) lokalisiert sind. In autotetraploidem Mais ( $2n=4x=40$ ) dagegen werden mehrere Chiasmata pro Chromosom und daher häufig (komplexe) Quadrivalente gebildet (SHAYER 1962). Man kann daher mit RILEY (1965) annehmen, daß möglicherweise bereits eine geringfügige Reduktion der Chiasmafrequenz genügt, um die Paarung auf Bivalente zu beschränken.

Von der Chiasma-Zahl wird nicht nur die Häufigkeit verschiedener Valenztypen, sondern auch -in Verbindung mit der Chiasma-Lokalisierung- der verschiedenen Quadrivalent-Konfigurationen bestimmt. Bereits 1931 hatte DARLINGTON aufgrund umfangreicher zytologischer Untersuchungen autotetraploider Arten aus verschiedenen Gattungen eine Systematik der Chromosomen-Konfigurationen erstellt. Danach sind in Tetraploiden 20 verschiedene Konfigurationen möglich (Abb. 9, s. S. 117). Davon sind 10 (Nr.11-20) Quadrivalente. Deren Auftreten ist abhängig von der Austausch-Frequenz zwischen Chromosomen und von der Chiasma-Frequenz (Chromatid-Austausch). In Primula sinensis ( $2n=4x=48$ ) fand DARLINGTON die Typen 11, 17 und 18 am häufigsten.

### 2.2.2. Diploidisierung

Unter Diploidisierung versteht man die Anpassung Polyploider an das Verhalten Diploider in (I) zytologischer, (II) genetischer und (III) physiologischer Hinsicht. Wesentliche Kriterien dieser Anpassung sind die strenge Bivalentenpaarung in der Meiose (Bivalentisierung) und disome Spaltungsraten. Der Diploidisierungsprozeß hat in der Evolution nicht nur der Pflanzen (STEBBINS 1959) sondern auch, wie man heute weiß, der Tiere eine große Rolle gespielt (OHNO 1970).

Aus den im vorhergehenden Abschnitt (2.2.1.) erwähnten Mechanismen der Chromosomenpaarung ergeben sich vier Möglichkeiten einer Bivalentisierung (I): (1) mit Hilfe von Paarungsgenen (Suppressoren), (2) durch Verwendung von Arten mit abweichendem DNA-Gehalt, (3) durch eine Reduktion der Chiasma-Frequenz und (4) mit Hilfe genetisch regulierter Chiasma-Lokalisation. Die Wirksamkeit von Suppressoren (1) wurde in verschiedenen segmentell-allopoloiden Arten, z.B. Triticum aestivum, Avena sativa und Festuca rubra (s. JAUHAR 1977) sowie in Gossypium (KIMBER 1961) gefunden. Aber auch in überwiegend autoploiden Arten sind solche Faktoren wirksam: z.B. in Avena barbata (LADIZINSKY 1973), Phleum pratense (NORDENSKJÖLD 1960) und in Brassica-Arten (HARBERD 1972). Die unterschiedliche Chromosomenlänge bzw. deren abweichender Gehalt an repetitiver DNA (2) ist in Gossypium hirsutum die Ursache der Bivalentisierung (MURSAL und ENDRIZZI 1976). Schließlich sind die Chiasma-Frequenz (3) bzw. Lokalisierung (4) z.B. in Zea perennis (SHAVER 1962) und in Allium porrum (LEVAN 1940) maßgebend für die dort vorherrschende Bivalentpaarung.

Die genetische (II) und physiologische (III) Anpassung Polyploider wurde in natürlichen (segmentellen) Allopoloiden durch langzeitige Selektion erreicht. Die zunächst in Polyploiden mehrfach vorliegenden Gene werden im Laufe der Evolution zunehmend verändert, es findet eine genetische Diploidisierung statt.

Verschiedene Allopoloide unterscheiden sich im Grad ihrer Diploidisierung. Der Brotweizen (T. aestivum) ist weniger weit diploidisiert als der Saathafer (A. sativa), da nach mutagener Behandlung in Hafer mehr sichtbare Mutationen auftreten (s. SYBENGA 1972). Eine physiologische Adaptation (III) wurde nach v.WETTSTEIN und STRAUB (1942) bei tetraploiden Linien von Bryum caespitosum erreicht. Bei diesem Moos stieg die Fertilität kontinuierlich an, parallel dazu nahmen die Zellvolumina ab und es entstand eine stabile tetraploide Rasse. Ein ähnlicher Anpassungsprozeß hätte möglicherweise bei polyploiden Getreidearten eine Verkleinerung der Samen, d.h. den Verlust eines der wesentlichsten positiven Merkmale Polyploider, zur Folge.

Die erwähnten Beispiele lassen vermuten, daß eine Diploidisierung bei Autopolyploiden am ehesten in zytologischer Hinsicht zu erreichen ist. GAUL (1958) hatte vermutet, daß die vorzugsweise Bivalentpaarung bei Polyploiden durch ein balanziertes System folgender Faktoren gewährleistet werden könne: strukturelle Differenzierung der Chromosomen, asynaptische Geneffekte und chromosomale Wechselwirkungen.

#### 2.2.2.1. Selektion in Autopolyploiden

Zunächst hatte man gehofft, solch ein stabiles System durch Selektion auf Fertilität oder meiotisches Verhalten in den Rohpolyploiden (Autopolyploiden) herstellen zu können. Tatsächlich wurden gewisse Fortschritte erzielt. So stellte ONO (1952) nach sieben Generationen in zweizeiligen Tetragerstensorten eine deutliche mittlere Fertilitätserhöhung fest. Dabei gab es aber beträchtliche Sortenunterschiede, mehrzeilige Gersten zeigten keinen höheren Ansatz. Auch REINBERGS und SHEBESKI (1959; 1961) erreichten in mehrzeiligen Gerstensorten nach mehrjähriger Selektion keine höhere Fertilität (REINBERGS 1963), ebenso wie SMITH (1959; 1960). Da die Sortenunterschiede reproduzierbar waren, vermuteten REINBERGS und SHEBESKI (1961) eine genische Kontrolle der Fertilität.

## 2.2.2.2. Bastardierung und Selektion

Erfolgreicher war die Selektion in der Regel, wenn sie an Bastardmaterial durchgeführt wurde. Die Bastarde verschiedener Gerstensorten von ROMMEL (1955) erreichten 69 %, von SMITH (1960) 75 %, und die von WEN-KWEI und YII-RUI (1962) über 90 % Samenansatz. Offenbar war die Fertilität umso höher, je mehr die Ausgangssorten differierten, was auf heterotische Effekte schließen läßt (MÜNTZING 1956). Letztgenannter Autor hatte aber früher noch in  $F_{10}$  der Kreuzung von mehrzeiliger Winter- mit zweizeiliger Sommergerste wesentlich "normalere" und vitalere Pflanzen gefunden, als in den Rohtetraploiden.

Über die Wirkungen von Bastardierungen auch in späteren Generationen liegen umfangreiche Untersuchungen aus Kanada vor. Bastarde autotetraploider Gerstensorten wurden selektiert bis  $F_9$  und waren wesentlich fertiler als die Eltern, wenn auch 70 % Samenansatz nicht erreicht wurden (REINBERGS 1963). Auch spätere Untersuchungen bestätigten die Fertilitätserhöhung durch Bastardierung (REINBERGS et al. 1970). Es bestand zwar kein Zusammenhang zwischen MI-Merkmalen und der Fertilität, wohl aber zwischen regelmäßiger AI-Segregation und dem Samenansatz ( $r = +0,86$ ).

Dies und die Ergebnisse aus Spaltungsanalysen von zwei Markierungsgenen deuteten auf Vorzugssegregation der Chromosomen in diesem Material hin. Auch KAO et al. (1970) fanden regelmäßigeres Chromosomenverhalten in Bastarden mit höherer Fertilität als in den Ausgangssorten. Weitere Selektion auf hohe bzw. niedrige Fertilität erhöhte bzw. verringerte zwar den Anteil euploider Pflanzen, aber nicht den mittleren Samenansatz der Nachkommenschaft. Kürzlich berichteten SHEVTZOV und DAVIDENKO (1974) bei Hordeum vulgare ( $2n=4x=28$ ) über ähnliche Erfolge. Mit einer deutlichen Erhöhung des Samenansatzes von 52 auf 77 % in Bastarden gegenüber den Ausgangssorten ging eine deutliche Reduktion der Quadrivalentfrequenz von 4,3 auf 3,4 einher. Analog nahm die Häufigkeit normaler AI-Zellen von 64 auf 81 % zu und Tetraden der Bastarde zeigten deutlich weniger Mikronuklei.

Bezüglich der Ertragsleistung autotetraploider Gerste sah MÜNTZING (1956) gute Möglichkeiten der züchterischen Verbesserung, nachdem es ihm gelungen war, den Kornertrag von Kreuzungsnachkommenschaften zu verdoppeln und auf 80 % im Vergleich zu diploiden Sorten anzuheben. Aufgrund der erzielten Fortschritte glaubten WEN-KWEI und YII-RUI (1956), das Fertilitätsproblem in tetraploider Gerste mit Bastardierungen bereits gelöst zu haben. Diese Annahme muß wie viele andere als verfrüht bzw. zu optimistisch be-

zeichnet werden, nachdem der endgültige Durchbruch auf diese Weise zumindest bei Tetragerste bisher nicht erzielt werden konnte. So hatte z.B. ROMMEL (1964) festgestellt, daß Kombination und Selektion offenbar nicht zur Stabilisierung ausreichen, nachdem sie in der tetraploiden  $F_3$  aus Kreuzungsdiploiden noch erhebliche Aneuploidie (42-66 %) gefunden hatte. Sie empfahl, zusätzlich Mutationen einzusetzen. Dies wurde in der Folgezeit verschiedentlich getan.

### 2.2.2.3. Mutationsauslösung und Selektion

KAO et al. (1971) behandelten diploide  $F_1$ -Populationen mit 8-Bromdesoxyuridin (BUdR) und verdoppelten den Chromosomensatz des Bastards mit Colchizin. Im Vergleich zu Kontrollpflanzen zeigten die BUdR-behandelten höheren Samenansatz (88 vs 79 %), überwiegend regelmäßige (14:14) AI-Chromosomenverteilung und einen geringeren Prozentsatz rezessiver Pflanzen für ein Markierungsgen in  $F_2$ . Da BUdR als Basenanalogen mit Adenin paaren und damit Thymin ersetzen kann (FREESE 1963), führten KAO et al. (1971) die beobachtete regelmäßige Segregation infolge Vorzugspaarung auf kryptische Strukturveränderungen durch Genmutationen zurück.

In trisomer Gerste ( $2n+1=15$ ) beobachtete TSUCHIYA (1969), daß das zusätzlich vorhandene Chromosom 6 mit Inversion und Deletion in keinem Fall mit seinen normalen Homologen paarte. In entsprechenden tetrasomen Individuen ( $2n+2=16$ ) bildeten die beiden zusätzlichen umstrukturierten Chromosomen in 90 % der Fälle Bivalente und paarten nie mit ihren unveränderten Homologen.

WIEBE et al. (1974) berichteten über "eight-paired" Gersten-Linien mit 16 Chromosomen, die auf eine Translokation 5-7a zurückgingen. Das kurze Extrachromosom (8) ist nach FINCH und KASHA (1976) entweder ein normales oder ein transloziertes Chromosom 5 mit terminalen Defizienzen. Die Meiose verläuft in den diploiden Formen völlig normal (s. a. FEDAK 1976) und in Haploiden wurde nur selten Chiasmabildung zwischen dem Extrachromosom und Chromosom 5 beobachtet (FINCH und KASHA 1976). Die Ergebnisse unterstreichen die Bedeutung der Telomere für die Chromosomenpaarung und die Möglichkeit, durch die Verwendung geeigneter terminaler Defizienzen Vorzugspaarung zu induzieren.

GRELL (1961) fand Vorzugspaarung in triploider Drosophila mit einem invertierten Chromosom. Der Erwartungswert der Paarung eines Chromosoms mit

seinen Homologen ist 67 %. Aufgrund der Nachkommenschaften errechnete GRELL die Häufigkeit der Paarung bei einer Inversion (2 Brüche) auf 54 %, bei zwei Inversionen (4 Brüchen) auf 42 %, bei drei Inversionen (6 Brüchen) auf 20 % und bei 13 Brüchen schließlich hatte nur noch in 6 % der Eizellen das umstrukturierte Chromosom mit den Homologen paaren können.

Ein Experiment zur direkten Untersuchung der Wirkung struktureller Heterozygotie auf die Vorzugspaarung stellte SHAVER (1963) an. Er kreuzte Tetra-Mais ( $2n=4x=40$ ), der homozygot für die Inversion  $3a$  und die genetischen Marker  $a_1$  und  $lg_2$  auf dem invertierten Segment war, mit natürlicher prennierender tetraploider Teosinte ( $2n=4x=40$ ). Der Bastard wurde mit dem homozygot rezessiven  $4x$  Mais-Tester rückgekreuzt. Ebenso wurde ein  $4x$  Mais x Teosinte-Bastard ohne Inversion, eine duplex-heterozygote  $4x$  Mais-Inversionslinie und eine  $4x$  Mais-Linie rückgekreuzt. Die Spaltungsraten der beiden Marker wurden im Artbastard von 10,6:1 auf 31,2:1 und im autotetraploiden Mais von 5,7:1 auf 8,0:1 erweitert. Stabilisierendes Element war die Strukturveränderung, aber offenbar nur im Artbastard, da im  $4x$  Mais Anaphasebrücken auftraten.

Mit der gleichen Inversionslinie wies DOYLE (1963) Vorzugspaarung und -segregation in trisomen und tetraploiden Pflanzen nach. In letzteren spalteten Gameten normaler Pflanzen für ein Gen  $a$  3,82:1, in Inversionsheterozygoten aber 8,26:1. In tetraploiden duplex-heterozygoten Pflanzen für eine Inversion traten deutlich weniger AI-Brücken (13,9 %) auf als in inversionsheterozygoten diploiden (38,2 %) und in simplex-heterozygoten tetraploiden (33,7 %). Die Frequenz von Heterosynapsis wurde für die duplex-heterozygote Tetraploide mit 22,8 % statt der erwarteten 66,7 % errechnet.

In der Abbildung 2 (S.110) wird versucht, die Wirkung von Inversionsheterozygotie auf Chromosomenpaarung und Chromosomenverteilung schematisch zu erläutern. In einem für zwei Gene ( $a, b$ ) duplex-heterozygoten autotetraploiden Individuum, das außerdem beispielsweise in beiden AB-Chromosomen terminale, paracentrische Inversionen hat, kann vorzugsweise Bivalentpaarung herrschen. Folglich werden ausschließlich heterozygote Gameten gebildet und der duplex-strukturheterozygote Genotyp reproduziert sich immer wieder selbst.

Die Ergebnisse des Differenzierungseffektes von Translokationen sind kontrovers. So fand JONES (1964) keinen Anhaltspunkt für Vorzugspaarung in translokationsheterozygoten  $4x$  Anthoxanthum odoratum.

SKIRM (1942) induzierte Tetraploide aus translokations-heterozygoten Tradescantia ( $2n=4x=24$ ). Während fünf von sechs Pflanzen autoploides Verhalten zeigten, wies eine nur 5,6 % Quadrivalente auf und hatte nur 8,4 % Pollensterilität; offenbar ein Resultat von Vorzugspaarung aufgrund der Duplex-Translokationsheterozygotie.

In Bastarden von  $4x$  Secale cereale und  $4x$  S. montanum fanden REIMANN-PHILIPP und EICHHORN-ROHDE (1970) außerordentlich niedrige durchschnittliche 'Multivalentgrößen', die mit der Heterozygotie für zwei Translokationen erklärt wurden.

Auch SYBENGA (1973) untersuchte einen tetraploiden S. cereale x montanum-Bastard, der zusätzlich zu den beiden natürlichen noch eine weitere Translokation zwischen Chromosom V und VII aufwies. Es traten deutlich mehr heterozygote Gameten (mit normalen und translozierten Chromosomen) auf als erwartet, während in vergleichsweise untersuchten  $4x$  S. cereale Duplex-heterozygoten kein solcher Hinweis auf Vorzugspaarung erkennbar war.

ELÇI und SYBENGA (1976) konnten in einem anderen tetraploiden S. cereale-montanum Bastard mit einer Translokation zwischen Chromosom II und VI graduelle Vorzugspaarung aufgrund reduzierter Multivalentfrequenz nachweisen. Dagegen hatte SYBENGA (1966a) zunächst keine Anzeichen für Vorzugspaarung in translokationsheterozygotem Tetraroggen (S. cereale) gefunden; es traten mehr Quadri- als Bivalente auf.

Später dagegen beobachtete SYBENGA (1973) in allen drei Heterozygoten einer  $4x$  Roggentranslokation signifikant weniger Multivalente  $>IV$  als erwartet. SUN und REES (1967) wiederum selektierten Austauschheterozygote von Roggen auf hohe und niedrige 'Disjunction'-Frequenz. Dort war Selektion erfolgreich, da Linien mit höherer und niedrigerer 'Disjunction' resultierten.

Einige Berichte über Mutageneinsatz zur 'Diploidisierung' Autoploider in anderen Arten liegen vor. So konnten BHASKARAN und SWAMINATHAN (1960, 1961) zum Beispiel zeigen, daß Behandlung von Tetragerste mit schnellen Neutronen die Multivalentenrate reduzierte. Dabei blieb der Samenansatz allerdings unverändert niedrig.

STEBBINS (1956) versuchte, die schon bestehende Differenzierung zwischen Dactylis glomerata Biotypen durch Bestrahlung zu erweitern. Ein diploider Biotyp aus Portugal wurde mit bestrahltem Pollen einer Form aus Israel bestäubt und der Chromosomensatz des Bastards verdoppelt. Tatsächlich zeigte dieses Material weniger Quadrivalente und höhere Multivalente so-

wie verbesserte Fertilität im Vergleich zu nicht bestrahlten  $F_1$ -Pflanzen, beides Hinweise auf Vorzugspaarung.

Das Experiment wurde dann von DEVINE (1967) mit mehreren Biotypen und Subspezies durchgeführt, zeigte aber weniger deutliche Hinweise auf Vorzugspaarung.

#### 2.2.2.4. Erfolgsaussichten

Aufgrund der kontroversen Ergebnisse verschiedener Autoren stellte SYBENGA (1972) fest, daß eine Translokation in manchen Chromosomen-Genotypen von Roggen Vorzugspaarung induzieren kann, in anderen aber wirkungslos bleibt. Eine erfolgreiche Diploidisierung bzw. Allopolloidisierung Autotetraploider scheint deshalb am ehesten durch die gleichzeitige Selektion von (I) bestimmten geeigneten Strukturveränderungen (vorzugsweise Inversionen), von (II) Modifikationen im Zygotenattraktionssystem sowie von (III) neuen Genkombinationen möglich zu sein.

Mit Hilfe eines umfangreichen Programmes zur "Diploidisierung autotetraploider Gerste" beabsichtigte GAUL, durch wiederholte Mutationsbehandlung und multiple Bastardierung möglichst vieler zufällig ausgewählter Pflanzen eine ausreichende genetische Variabilität für die Auslese diploidisierter Tetragerste zu schaffen. Entsprechend mutierte bzw. rekombinierte Genotypen mit erhöhter Bivalentpaarung und größerer physiologischer Stabilität sollten durch die frühzeitig einsetzende Selektion hochfertiler Pflanzen und ihre Weiterführung nach dem Pedigree-Verfahren erfaßt werden. Über einen Teil der dabei erzielten Ergebnisse wird nachfolgend berichtet.

### 3. MATERIAL UND METHODEN

#### 3.1. Diploidisierungsprogramm und Ausgangsmaterial

Das Programm zur "Diploidisierung autotetraploider Gerste" (GAUL 1963; BENDER und GAUL 1966) besteht im wesentlichen aus drei aufeinanderfolgenden Schritten:

- a) rekurrente Mutationsauslösung,
- b) multiple konvergente Kreuzung,
- c) rekurrente Selektion (s. Abb.3, S.111)

Im Rahmen dieser Arbeit werden Durchführung und Auswirkung des Diploidisierungsprogrammes an einer Nachkommenschaft der Kreuzung Nr. 42 im Detail beschrieben. Diese Familie wurde schon relativ früh selektiert (1963) (s. Abb. 4, S.112) und geht auf fünf verschiedene Sorten zurück; sie hat sich in den Vorjahren als besonders fertil und vital erwiesen und schien daher für eine vergleichende Untersuchung mit ihren unbehandelten und nicht selektierten Ausgangssorten geeignet. Als Ausgangsmaterial dienten die zweizeiligen Sommergerstensorten "Haisa II" und "Weihenstephaner Mehлтаuresistente C.P.", die zweizeiligen Vogelsanger Sommergerstestämme 'D 8/55' und 'D 9/55' sowie die mehrzeilige Wintergerstensorte 'Breustedts Atlas' (s. Tab. 2). Nach Colchizinbehandlung dieser diploiden Sorten und Stämme hatte GAUL im Jahre 1954 daraus Autotetraploide ausgelesen, die auf die nachfolgend beschriebene Weise weiter behandelt wurden.

#### 3.2. Rekurrente Röntgenbestrahlung

Die autotetraploiden Sorten und Stämme wurden nach dem Verfahren der rekurrenten Röntgenbestrahlung behandelt. Dieses besteht in der jährlich, von Generation zu Generation, wiederkehrenden Samenbehandlung und dem nachfolgenden Anbau der behandelten, unselektierten Ramsche. Das Verfahren zielt auf eine Akkumulation möglichst vieler Gen- und Chromosomenmutationen in den behandelten Populationen ab. Daß wiederkehrende Bestrahlung zu Mutationsakkumulation führt, wurde aus der beobachteten Zunahme der Chlorophyllmutationsrate geschlossen (GAUL 1963).

Die verwendeten Einzeldosen betragen 15 000 bis 25 000 R. Die Sorte 4x 'Atlas' wurde viermal, 'D 9/55' sechsmal, 'Weihenstephaner' fünf- und siebenmal, 'Haisa II' und 'D 8/55' sechs- und siebenmal bestrahlt.

### 3.3. Konvergente Kreuzung und rekurrente Selektion

Im Jahre 1961 wurden die vier- bis siebenmal bestrahlten Sorten erstmals in verschiedenen Kombinationen miteinander gekreuzt.

Die Kreuzungen sollten nicht nur neue Rekombinationen ermöglichen, sondern auch als 'Verstärkereffekt' (BENDER und GAUL 1966) für die induzierten Mutationen wirksam sein, d.h. der weiteren Akkumulation genischer und struktureller Veränderungen dienen.

Aus diesem Grunde wurden zufällige Pflanzen der  $M_1$ -Populationen (in Bezug auf die letzte Behandlung) in verschiedenen Kombinationen miteinander gekreuzt, bzw. zufällige Mutterpflanzen einer Population mit einem Pollengemisch möglichst vieler Pflanzen einer anderen Population bestäubt.

Das Schema der multiplen Konvergenzkreuzung ist in Abbildung 3 (S.111) dargestellt. Davon wichen die wirklich durchgeführten Teilprogramme aus technischen Gründen häufig ab. Die Abbildung 4 (S.112) gibt einen Überblick über den Stammbaum der Kreuzung Nr. 42.

In der Regel wurde nur ein Teil der  $F_1$ -Pflanzen bzw. Ähren für Kreuzungen verwendet. Die frei abgeblühten Geschwister-Pflanzen bzw. Ähren wurden, beginnend in der  $F_2$ -Generation, einer strengen Selektion nach dem Pedigree-Verfahren unterzogen. Dabei diente die Fertilität, gemessen als Prozent Samenansatz, als Hauptkriterium der Selektion. Besondere Berücksichtigung fanden außerdem noch Bestockung, Frühreife, Krankheitsresistenz (Mehltau, Rost), Ährenlänge und Kornqualität. Das hier beschriebene Material befand sich 1974 in der  $F_{11}$ -Generation und wurde damit 9 Generationen lang ausgelesen. Es darf angenommen werden, daß die untersuchten Linien weitgehende Homozygotie erreicht haben.

### 3.4. Fertilitätsbestimmung und Ertragsermittlung

Die Fertilität, gemessen als Prozent Samenansatz, wurde von allen Ähren aller Pflanzen ermittelt. Dabei wurden alle Blüten pro Ähre (ausschließlich der verkümmerten Spitzen- und Basalblüten) und alle Samen ausgezählt und aus den Einzelährenwerten die Einzelpflanzenmittelwerte errechnet. Aus diesen wiederum wurden die Parzellen-, bzw. Sorten- und Linienmittelwerte ermittelt. Für statistische Verrechnungen wurden die Prozentwerte winkeltransformiert, um die linksschiefen Verteilungen (annähernd) zu normalisieren.

Der Kornertrag wurde in Leistungsprüfungen randomisierter Anlage (Lateinisches Rechteck, Gitter) bei 10 m<sup>2</sup> Parzellengröße ermittelt. Die Ertragsmerkmale Blüten/Ähre, Körner/Ähre, Prozent Samenansatz, Bestandesdichte und TKG wurden an zufällig entnommenen Stichproben aus den Parzellen bzw. aus dem Druschgut bestimmt.

### 3.5. Zytologische Untersuchungen

Ähren für Meiose-Untersuchungen wurden im Juni 1974 im Freiland in Grünbach bei Erding/Obb. aus 'Seedmatic'-gedrillten Mikroparzellen (0,8 m<sup>2</sup>) von zufällig ausgewählten Pflanzen entnommen und in Alkohol-Eisessig (3:1) fixiert. Die fixierten Ähren wurden bis zur Untersuchung in 70 %igem 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 Fotografien 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; KÜNZEL 1963; HOSSAIN und MOORE 1975).

### 3.6. Statistische Methoden

Die statistischen Verrechnungen stützen sich im wesentlichen auf die von SNEDECOR und COCHRAN (1973) und SACHS (1972; 1974) beschriebenen Methoden. Prozentwerte wurden grundsätzlich vor der Verrechnung winkeltransformiert (Arcus-sinus Transformation, SACHS 1974).

## 4. ERGEBNISSE UND DISKUSSION

### 4.1 Fertilität, Vitalität und Kornertrag

#### 4.1.1. Frühere Fertilitätsuntersuchungen

Die Nachkommenschaft der Kreuzung Nr. 42 hat sich in den Vorjahren als besonders fertil erwiesen und ist deshalb für diese Untersuchung ausgewählt worden. Die Abbildung 5 (S.113) zeigt, daß der mittlere Samenansatz der Nachkommenschaft über 10 Generationen ( $F_3$  bis  $F_{12}$ ) deutlich höher war, als der mittlere Ansatz der unbehandelten, unselektierten Ausgangssorten. In dieser Abbildung kommen auch die erheblichen Jahresschwankungen der Fertilität deutlich zum Ausdruck. Sie erklären sich aus der starken Abhängigkeit der Fertilität autotetraploider Individuen von klimatischen Faktoren bedingt durch ihre physiologische Instabilität (s. Abschnitt 2.1.2.). Der höhere Samenansatz der Kreuzung Nr. 42 war offenbar bereits in ihrer  $F_3$  weitgehend fixiert, wie die Abbildung 5 verdeutlicht. Dagegen berichteten FRIMMEL und GAUL (1969) von vergleichbarem Material über vier Generationen einen zunehmenden Selektionsgewinn. In der  $F_4$  war der Ansatz selektierter Linien 8 % höher als der der Ausgangssorten, in der  $F_5$ -Generation 19 %, in der  $F_6$ -Generation 23 % und in der  $F_7$  schließlich 28 %. Auch die Abbildung 5 zeigt zunehmenden Selektionsgewinn an, wenn man die  $F_4$  bis  $F_7$  mit der  $C_{12}$  bis  $C_{15}$  vergleicht. Es wird aber deutlich, daß die Differenz zwischen Kreuzung und Ausgangssorten in den Folgejahren wieder kleiner wurde. Der höhere Selektionsgewinn beispielsweise der  $F_7$  wird durch den stärkeren Abfall der  $C_{15}$  in diesem Jahr vorgetäuscht. Es ist unwahrscheinlich, daß in dem vorliegenden Fall ein Heterosiseffekt für den höheren Samenansatz der Kreuzung ausschlaggebend war, da der Ansatz in den Folgegenerationen keine kontinuierlich abfallende Tendenz zeigt.

#### 4.1.2. Samenansatz der zytologisch untersuchten Generation

Im Jahre 1974 wurde der Samenansatz aller Pflanzen der Nachkommenschaft von Kreuzung 42 in  $F_{11}$  und der unselektierten Ausgangssorten in  $C_{19}$  bestimmt. Die Mittelwerte des Samenansatzes von Linien (71,5 %) und Sorten (57,7 %) wichen statistisch hochsignifikant voneinander ab (Tab. 4, S. 73). Die Ergebnisse der Jahre 1973 und 1975 zeigten Fertilitätswerte etwa gleicher Höhe, vor allem aber mit etwa gleicher (gesicherter) Differenz zwischen Linien und Sorten (Tab. 3, S. 72). Obwohl in allen drei Jahren

die Sorten gesichert mehr Blüten pro Ähre aufwiesen als die Linien, so war doch in allen Fällen die erzielte Kornzahl pro Ähre bei den Linien signifikant höher als bei den Sorten (Tab. 3, S.72 ).

Da die Verteilung der untersuchten Pflanzen beider Populationen auf Fertilitätsklassen nicht einer Normalverteilung entspricht, sondern linksschief ist (s. Abb. 6, S.114), wurde eine weitere statistische Analyse der Ergebnisse der  $F_{11}$  1974 durchgeführt, um die Resultate so gut wie möglich zu sichern. Dazu wurden die Samenansatzwerte aller Einzelpflanzen in 10 Fertilitätsklassen eingeteilt und die Häufigkeiten über den einzelnen Klassen errechnet. Die grafische Darstellung der Ergebnisse offenbart deutliche Unterschiede der Klassenhäufigkeiten für Linien und Sorten (Abb. 6). Vergleichsweise sind in die Abbildung auch die Häufigkeitsverteilungen auf der Basis von Parzellenmittelwerten eingetragen, die naturgemäß weniger streuen und deshalb eine deutlichere Abgrenzung der Verteilungen ergeben. Die Übereinstimmung bzw. Abweichung der Klassenhäufigkeiten von Linien und Sorten kann mit Hilfe des Homogenitätstests nach BRANDT-SNEDECOR (SACHS 1974) geprüft werden. Dabei errechnet sich ein Chiquadrat-Wert, der mit hoher statistischer Wahrscheinlichkeit die Verschiedenartigkeit der beiden Verteilungen anzeigt (Tab. 5, S. 74).

Die erzielten Fertilitätsergebnisse -insbesondere auch der deutliche Unterschied zwischen Ausgangsmaterial und selektierten Linien- zeigen gute Übereinstimmung mit den Resultaten anderer Autoren. In selektierten Kreuzungsnachkommenschaften fanden ONO (1952), REINBERGS (1963), SHEVTZOV und DAVIDENKO (1974) sowie FEDAK (1975) z.T. erheblich höheren Samenansatz als in den elterlichen autotetraploiden Gerstensorten bzw. Stämmen.

#### 4.1.3. Selektion und Samenansatz

Bedingt durch die Konzeption des Diploidisierungsprogrammes waren die Linien aus mutagener Behandlung und Kreuzung nach dem Pedigree-Verfahren selektiert worden, nicht aber die Ausgangssorten, die als Ramsche lediglich von Jahr zu Jahr vermehrt worden waren. Es erhob sich deshalb die Frage, wie diese Sorten auf Selektion reagieren würden, d.h. ob der dargestellte Fertilitätsgewinn nicht auch durch Selektion auf hohen Samenansatz in den Ausgangssorten allein möglich gewesen wäre. Deshalb wurden

hochfertile und weniger fertile Pflanzen aus den Sorten und Linien ausgewählt und ihre Nachkommenschaften im Winter 1975/76 im Gewächshaus in Grünbach geprüft. Der Samenansatz aller Pflanzen wurde bestimmt. In der Abbildung 7 (S.115) sind die Häufigkeitsverteilungen erstellt. Deren Verlauf deutet einen Unterschied der Verteilungen von Sorten und Linien insgesamt an, nicht aber zwischen positiver und negativer Selektion innerhalb von Sorten und Linien (Abb. 7). Die Homogenitätstests nach BRANDT-SNEDECOR bestätigen diesen Eindruck. Die Chiquadrat-Werte für die Vergleiche positiv und negativ selektierter Sorten und Linien zeigen keine gesicherten Abweichungen zwischen diesen Verteilungen an. Dagegen weist der hochsignifikante Chiquadrat-Wert für den Vergleich von Sorten und Linien insgesamt eine deutliche Abweichung nach (Tab. 6, S. 75). Diesen Ergebnissen entsprechen die der Varianzanalyse und der Mittelwertvergleiche, die in Tabelle 7 (S. 76) zusammengestellt sind und volle Übereinstimmung mit der Analyse der Häufigkeitsverteilungen zeigen. Damit wurde die Erwartung bestätigt, daß Selektion auf hohem Samenansatz allein nicht ausreicht, um die Fertilität autotetraploider unbehandelter Gerstensorten nachhaltig zu verbessern. Die Abbildung 5 (S.113) zeigt, daß der mittlere Samenansatz dieser Sorten über einen Zeitraum von 12 Jahren keine wesentliche Veränderung erfahren hat. Die auftretenden Jahresschwankungen sind allein aus den jährlich variierenden Anbaubedingungen (Boden, Witterung) erklärbar. Diese relative Konstanz des Samenansatzes ist bemerkenswert, insbesondere weil in verschiedenen Jahren (1964, 1974) positive Fertilitätsauslesen durchgeführt worden waren, die aber ohne positive Wirkung auf den Ansatz der Nachkommenschaften blieben. Allerdings ist durch reine Auslese in Rohtetraploiden allein auch keine Fertilitätsverbesserung zu erwarten, da die intra-varietale Variabilität solcher Autotetraploider wegen ihrer weitgehenden Homozygotie sicherlich sehr begrenzt ist. Auf diese Weise ist auch die erfolglose erneute Auslese in den fertileren Linien zu erklären. Da sie sich bereits in der  $F_{12}$ -Generation befanden, dürften auch sie weitgehende Homozygotie für die genetischen Faktoren des Samenansatzes erreicht haben. Diese Feststellung wird bestätigt durch die teilweise schon erwähnten Ergebnisse anderer Autoren, deren Auslese auf Fertilität in autotetraploiden Sorten erfolglos blieb (SMITH 1960; REINBERGS und SHEBESKI 1959). Darüber hinaus ergaben die Untersuchungen von HELGASON und ROMMEL (1963) sowie von METTIN und TSCHAWDAROFF (1966), daß auch die direktere Selektion gegen Aneuploide letztlich ohne Wirkung auf den Samenansatz blieb. Die Autoren fanden, daß kleine Körner

(Schmachtkörner) häufiger aneuploid waren, als große vollausgebildete Samen. Eine Auslese gegen kleine Körner kommt also einer Selektion gegen Aneuploide gleich. Eine solche Auslese wurde unterschwellig auch bei unseren Ausgangssorten angewandt, da sie jeweils als Ramsche gedreht, gedroschen und gesiebt wurden. Der Vergleich von langjährig vermehrtem Material der Ausgangssorte 'D 9/55' in  $C_{22}$  mit neuhergestellten Autotetraploiden in  $C_1$  zeigt, daß das ältere Material im Laufe der Generationen keine Fertilitätsverbesserung erfahren hat (Tab. 8, S. 77).

Die Wirkungslosigkeit reiner Fertilitätsauslesen in Autoploiden bekräftigt die Effektivität der hier angewandten "Diploidisierungsmethode" für die Verbesserung des Samenansatzes. Dabei bleibt allerdings offen, ob die Bestrahlung oder die Kreuzung oder beides zusammen dafür ausschlaggebend waren. Später vorgenommene Kreuzungen zeigen, daß es deutliche Fertilitätsunterschiede zwischen Kreuzungen unbehandelter autotetraploider Sorten gibt (Tab. 9, S. 78). Auch die besten Nachkommenschaften aus diesen Kreuzungen erreichten aber in den Folgegenerationen den Samenansatz der Kreuzung Nr. 42 nicht.

#### 4.1.4. Fertilität und Vitalität

Bei ihrer Untersuchung des Zusammenhanges zwischen dem Samenansatz, der Meiose-Regelmäßigkeit und der Vitalität als Folge von Selektion gingen HOSSAIN und MOORE (1975) davon aus, daß der Samenansatz bei autotetraploidem Roggen sowohl durch zytologische Faktoren als auch "sogenannte physiologische Faktoren" determiniert wird. Als Zielgröße für die physiologischen Faktoren betrachteten die Autoren die Vitalität der Einzelpflanzen, die sie an Hand der Merkmale Pflanzenhöhe, Bestockung, Ährchen pro Ähre und Ährenlänge zu erfassen versuchten. Die Ergebnisse zeigen, daß höhere Fertilität nicht unbedingt mit Vitalität verbunden ist. Die Korrelationen zwischen den genannten Merkmalen und dem Samenansatz sind insgesamt schwach, nach positiver Selektion aber doch stärker ausgeprägt, als nach negativer und ohne Selektion. Die Autoren schließen daraus, daß die Selektion auf hohen Samenansatz offenbar zugleich eine Selektion physiologischer Faktoren bedingt und damit die so verursachte Variabilität des Samenansatzes reduziert hat. Infolgedessen haben die zytologischen Faktoren (Miose-Regelmäßigkeit) einen größeren Einfluß auf den Samenansatz. Es muß aber darauf hingewiesen werden, daß der Samenansatz in der positiv selektierten Population etwas niedriger war als in der unselektierten.

In der vorliegenden Arbeit wurde versucht, die Vitalität mit den Merkmalen "Ähren/Pflanze" (Bestockung) und "Blüten/Ähre" zu erfassen. Für beide Merkmale sind u.a. monogen-rezessive Erbgänge nachgewiesen worden (NILAN 1964; FREISLEBEN und METZGER 1942). Die Blütenzahl (Spindelstufenzahl) ist offenbar mit der Zeiligkeit gekoppelt; nach TAVČAR (1938; zit. in Hb.f.Pflanzenzüchtg. Bd. II, S. 301) wird das Merkmal nur wenig modifiziert. Die Bestockung ist noch von zahlreichen weiteren Genen komplex beeinflusst (NILAN 1964), so daß Variationsursachen schwieriger definierbar sind. Sicher aber wird das Merkmal erheblich von Außenfaktoren modifiziert.

In der Tabelle 10 (S. 79) sind die Korrelationsergebnisse der zytologisch untersuchten Generationen gegenübergestellt, wobei einmal nur die zytologisch untersuchten Pflanzen, zum anderen aber alle angebauten und ausgezählten Pflanzen in die Berechnung einbezogen wurden. Die so errechneten Korrelationskoeffizienten zeigen deutliche Abweichungen voneinander. Auf der Basis der zytologisch definierten Pflanzen deuten sich schwach negative Zusammenhänge zwischen den angenommenen Vitalitätsmerkmalen Ähren pro Pflanze und Blüten pro Ähre an. Bei Betrachtung der gesamten Population ergeben sich aber positive -wenn auch schwache- Korrelationskoeffizienten, die einen etwas engeren Zusammenhang bei den Linien andeuten.

Auch für den Zusammenhang Vitalität/Fertilität weisen die zytologisch untersuchten Pflanzen widersprüchliche Ergebnisse aus. Die Anzahl Ähren pro Pflanze ist bei den Sorten schwach negativ korreliert mit der Fertilität während die Linien eine deutliche negative Korrelation zwischen Blüten pro Ähre und der Fertilität anzeigen. Unter Berücksichtigung aller Pflanzen ergeben sich aber auch in diesen beiden Fällen positive, wenn auch nur schwache Korrelationskoeffizienten. Aus diesen Ergebnissen ergeben sich Ansätze für die Erklärung der schwach ausgeprägten Korrelationen zwischen meiotischen Merkmalen und der Fertilität, die später behandelt werden. Offenbar ist die ausgewählte Stichprobe zu klein bzw. entspricht der Gesamtpopulation nicht genügend, um die tatsächlich wirksamen Zusammenhänge zuverlässig repräsentieren zu können. Aus diesem Grunde wird auch auf eine Darstellung der Korrelationen zwischen den zytologischen und Vitalitäts-Merkmalen verzichtet. Die geschilderten Resultate bestätigen zwar, daß gesicherte positive Korrelationen sowohl zwischen den Vitalitätsdaten einerseits als auch zwischen ihnen und der Fertilität andererseits existieren. Diese sind insgesamt -wegen vielfältiger modifikativer Einflüsse- nur schwach ausgeprägt, deuten aber doch etwas engere

Beziehungen zwischen Vitalität und Fertilität bei den Sorten an. Betrachtet man diesbezüglich eine größere Anzahl vergleichbarer autotetraploider und diploider Sorten des Tetra-Weltsortimentes, so wird deutlich, daß die Variation der Fertilität (Prozent Samenansatz) weitgehend unabhängig von der Vitalität (Ähren pro Pflanze) ist (Abb. 8, S. 116).

Die Ergebnisse des Jahres 1975/76 verdeutlichen darüberhinaus, daß der Einfluß von "Ähren" und "Blüten" durchaus nicht gleichsinnig bzw. gleich stark (Tab. 11, S. 79) ausgeprägt ist. Die Korrelationen zwischen beiden Merkmalen und zwischen "Ähren" und Samenansatz sind nach negativer Selektion stärker ausgeprägt, als nach positiver. Insgesamt engere Korrelationen zeigen die Merkmale "Blüten pro Ähre" und Samenansatz insbesondere nach positiver Selektion bei den Linien. Es wurde schon darauf hingewiesen (S. 29), daß die Bestockung in erheblichem Maße umweltvariabel sein kann. Nimmt die Ährenzahl pro Pflanze zu, so kann in einem Teil der Ähren - insbesondere in den Nachschossern - Nährstoffmangel auftreten. Diese Ähren weisen erhöhte partielle Sterilität auf und reduzieren so den Samenansatz der betreffenden Pflanze insgesamt. Der grundsätzlich positive Zusammenhang zwischen Bestockung und Fertilität in einer tetraploiden Population wird so abgeschwächt. Die Annahme solcher Außeneinflüsse erklärt die schwächeren Korrelationen zwischen Ähren pro Pflanze und dem Samenansatz nach positiver Selektion.

Betrachtet man die Ergebnisse der Jahre 1974 und 1976 zusammen bezüglich der Beziehungen zwischen Vitalitäts- und Fertilitätsdaten, so ist kein deutlicher Unterschied zwischen Sorten und Linien erkennbar, beide reagieren demnach ähnlich auf Veränderungen der Vitalität. Geht man danach davon aus, daß die höhere Fertilität der Linien weitgehend auf deren regelmäßigerem Meioseverlauf beruht, so ist anzunehmen, daß physiologische Faktoren die weitere Verbesserung insbesondere so wesentlicher Merkmale wie der Bestockung und damit letztlich auch des Kornertrages tetraploider Gersten limitieren.

#### 4.1.5. Ertragsleistung autotetraploider Gerste

Als Konsequenz der zuvor dargestellten Reduktion von Vitalität und Fertilität autotetraploider Gerste - ebenso wie anderer Autopolyploider - ist deren Samenertrag in der Regel mehr oder weniger deutlich gegenüber Diploiden verringert. So berichtete MÜNTZING (1948) von 10 Tetragerstestämmen nur 21 bis 40 % des Kornertrages vergleichbarer Sorten (= 100 %).

Etwas höhere Relativerträge von ca. 50 % erzielten Stämme aus dem Hohenthurmer Tetragerstenmaterial (METTIN und TSCHAWDAROFF 1966). FRIMMEL und GAUL (1969) schließlich selektierten mit Hilfe des hier dargestellten Diploidisierungsprogrammes tetraploide Gerstenstämme mit mehr als 60 % Kornertrag im Vergleich zu der damaligen diploiden Standardsorte "Union". Die auch hier verwendeten vier Ausgangssorten "Haisa II", "D 8/55", "D 9/55" und "Weihenstephaner" erzielten im Mittel etwa 50 % des Ertrages von "Union". Die eigenen Ergebnisse stellen gegenüber den letztgenannten einen weiteren Fortschritt dar. Die Tabelle 12 (S.80) zeigt, daß der Kornertrag aller in der Prüfung enthaltenen Stämme höher ist, als der Ertrag der besten Kontrollsorte "Haisa II"; entsprechend sind alle Stämme deutlich ertragreicher als die schlechteren Kontrollsorten. Die höchste Steigerung in diesem Versuch erreicht Stamm-Nr. 6609/75 mit 30 % gegenüber dem Standardmittel. In anderen Leistungsprüfungen auch verschiedener Jahre lagen die Spitzenerträge noch leicht darüber, so daß die erzielte Ertragsverbesserung als genetisch stabil angesehen werden kann. Der Relativwert 130 % gegenüber den autotetraploiden Kontrollsorten entspricht einem Relativertrag von 67 % im Vergleich zu der hier mitgeprüften derzeitigen Standardsorte "Villa". Berücksichtigt man, daß "Villa" ein gegenüber "Union" erhöhtes Ertragspotential hat, so muß die erzielte Erhöhung der Relativerträge gegenüber den Ergebnissen von FRIMMEL und GAUL (1969) an verwandtem Material aus dem gleichen Diploidisierungsprogramm sicherlich noch höher eingeschätzt werden, als aus den dargestellten Zahlen hervorgeht.

#### 4.1.6. Ertragszusammensetzung

Aus der Tabelle 12 (S. 80) ist ersichtlich, daß die aufgeführten tetraploiden Zuchtstämme für alle fünf untersuchten Ertragsmerkmale in vielen Fällen höhere Werte erzielten, als die Ausgangssorten bzw. das Ausgangssortenmittel. Besonders auffallend sind diese Erhöhungen bei den beiden Komponenten Kornzahl pro Ähre (K/Ä) und Bestandesdichte (BD). Beide Merkmale sind auch maßgeblich an der Ertragssteigerung beteiligt, wie die Korrelationsanalyse offenbart (Tab. 13 a, S. 81). Dabei erweist sich die Kornzahl pro Ähre neben dem Samenansatz als am engsten mit dem Kornertrag korreliert ( $r = +0,49^*$  bzw.  $r = +0,53^{**}$ ). Aber auch die anderen Komponenten üben einen deutlichen positiven Einfluß auf den Ertrag aus. Die in der Tabelle 13 a angegebenen Bestimmtheitsmaße vermitteln auf an-

schauliche Weise den Anteil der durch die einzelnen Komponenten erzielten Ertragsverbesserung; dabei tritt besonders die Kornzahl pro Ähre hervor. Betrachtet man allerdings die Ergebnisse der Multiplen Regressionsanalyse (Tab. 13 b, S. 82), so wird klar, daß nur der partielle Regressionskoeffizient für die Regression Kornertrag/Bestandesdichte statistisch gesichert ist; dieses Ergebnis dokumentiert die entscheidende Bedeutung, die der Erhöhung der Bestandesdichte für weitere Ertragsverbesserungen zukommt.

Insgesamt können etwa 63 % der Variabilität des Kornertrages aus den fünf Ertragskomponenten dieses Beispiels erklärt werden ( $B_M\% = 62,59$ ; Tab. 13 b). Dies entspricht einem multiplen Korrelationskoeffizienten von  $r_M = 0,79$ . Die multiple Regression des Kornertrages auf die fünf untersuchten Merkmale ist hochsignifikant (Tab. 13 b).

Bei Getreidearten, deren hauptsächlich genutzte Organe die Karyopsen sind, wirken sich Störungen in der Samenbildung naturgemäß besonders hinderlich auf die Kornertragsbildung aus. Dies muß nicht unbedingt auch auf den Gesamtrohmasseertrag zutreffen, wie die Ergebnisse von SIMONSEN (1973) u.a. bei autotetraploidem Deutschem Weidelgras (Lolium perenne) zeigen. Dort erzielten die diploiden Klone nur 89 % des Grünmasseertrages eutetraploider Klone ( $2n=28$ ). Allerdings betrug der Anteil 28-chromosomiger Klone an der Gesamtpopulation nur 52 % und der Grünmasseertrag aneuploider Klone war deutlich gegenüber dem euploider reduziert (ca. 65 %). Diese Ergebnisse können allerdings nicht für alle Futtergräser generalisiert werden. So zeigen etwa eutetraploide ( $2n=28$ ) Klone des Wiesenschwingels (Festuca pratensis) keinen höheren Ertrag (100 %) als diploide ( $2n=14$ ) Klone (107 %). Dafür aber ist der Anteil Eutetraploider an der Gesamtpopulation mit 73 % deutlich höher als bei L. perenne, und der Trockensubstanzertrag der Aneuploiden ( $2x=26-31$ ) ist weniger stark reduziert (ca. 70 - 80 %) als bei Weidelgras (SIMONSEN 1975).

Auch der Bestandesdichte (bezogen auf reproduktive Organe) kommt bei Getreidearten größere Bedeutung zu als bei Futtergräsern. Die primäre Ursache der reduzierten Bestandesdichte Tetraploider ist ihre gegenüber Diploiden geringere Bestockung (s. Abb. 8, S.116). Deren Hintergrund versucht man vielfach mit "physiologischen Faktoren" zu erklären, über die allerdings keine greifbaren Erkenntnisse vorliegen. Verschiedene theoretische Erklärungen für die reduzierte Bestockung Polyploider aufgrund ihres physiologischen Verhaltens sind möglich. Die Frage der Be-

stockung bzw. Verzweigung bei Pflanzen steht in engem Zusammenhang mit der 'apikalen Dominanz', dem Dominieren des Haupttriebs. Dabei kommt dem Hormonhaushalt der Pflanze eine große Bedeutung zu. Offenbar führen höhere Auxin- bzw. Gibberilin-Gehalte in Haupthalmen zu deren Dominanz. Andererseits ist auch denkbar, daß der Auxingehalt der Nebentriebe einfach für ihre Entwicklung suboptimal ist (WAREING und PHILLIPS 1971). Nun ist bekannt, daß Polyploide im Vergleich zu ihren diploiden Ausgangsformen häufig aufgrund ihres größeren Zellvolumens einen erhöhten Wassergehalt (STEBBINS 1950) und damit eine Verdünnung der Zellinhaltsstoffe aufweisen. Die Untersuchungen von AVERY und POTTORF (1945) zeigten, daß tetraploider Kopfkohl nur ein Drittel bis die Hälfte des Auxingehaltes der Diploiden in der Trockensubstanz aufweist. Bei Sommergerste fand HRADILIK (1973), daß ein hoher endogener Gibberilin-Gehalt der Koleoptile apikale Dominanz auslöst. Eine gewisse Bestätigung dafür ist der Befund von WÜNSCHE (1973), daß das "Antihormon" CCC bei Sommergerste und Sommerweizen die Bestockung erhöhen kann.

Setzt man voraus, daß der geringere Hormongehalt bei Polyploiden die Regel ist, so darf aus den dargestellten Zusammenhängen geschlossen werden, daß die Seitentriebe -die zunächst angelegt werden- wegen Hormonmangel in ihrer Entwicklung unterdrückt werden. Diese Überlegung wird durch den Habitus tetraploider Gerstenpflanzen (ein bis zwei Haupthalme und z.T. viele ährenlose Nebenhalme) unterstützt. Sicherlich spielen in diesem Zusammenhang auch Ernährungsfaktoren eine wichtige Rolle. Bei diploider Gerste hat die Stickstoff- und Phosphat-Düngung erheblichen Einfluß auf die Bestockung (NITTLER und JENSEN 1974). Dies trifft umso mehr für die wurzelschwachen Tetraploiden zu.

Aus den Zusammenhängen ergibt sich, daß die Selektion von physiologisch besser angepaßten Tetraploiden möglicherweise mit der Reduktion des Zellvolumens und damit dem Verlust des gigas-Effektes einherginge.

## 4.2. Meiose-Daten

### 4.2.1. Chromosomenpaarung

#### 4.2.1.1. Chiasmafrequenz

Die Chiasmafrequenz wurde an Pollenmutterzellen (PMZ) in der Diakinese bzw. Metaphase I ermittelt als Mindestanzahl, die für die Aufrechterhaltung der verschiedenen beobachteten Chromosomenkonfigurationen erforderlich ist. Die mittleren Chiasmafrequenzen pro PMZ der Ausgangssorten (26,23) und der Linien (26,15) sind etwa gleich hoch (Tab. 14, S. 83) und statistisch nicht signifikant verschieden, wie die Varianzanalyse zeigt (Tab. 15, S. 84). Die Streubreite reicht bei den Ausgangssorten von 25,54 Chiasmata (Xta) pro PMZ (0,91 pro Chromosom) bis 26,73 Xta/PMZ (0,95/Chromosom) und bei den Linien von 24,33 Xta/PMZ (0,87/Chromosom) bis 26,98 Xta/PMZ (0,96/Chromosom). Damit zeigen die Linien größere Variabilität zwischen Einzelpflanzen, als die Ausgangssorten (s. Tab. 16, S. 86). In beiden Gruppen ist die mittlere Chiasmafrequenz höher, als die von anderen Autoren berichteten. So fanden PETO (1936) 26,08 Xta/PMZ, CAUDERON und CAUDERON (1956) 26,00 Xta/PMZ (0,94/Chromosom), DAVIES (1958) 26,35 Xta/PMZ und ROSENDAHL (1944) fand gar nur 22,23 Xta/PMZ (0,78/Chromosom). Im letztgenannten Fall ist sicherlich die geringe Chiasmabildung ein wesentlicher Grund für die von der Autorin berichteten extrem niedrigen Quadrivalentfrequenzen (s. weiter unten).

Auch in Tetraroggen (Secale cereale L.,  $2n=4x=28$ ) werden in der Regel niedrigere Chiasma-Frequenzen gefunden. So beobachtete HOSSAIN (1976) in einer freibühenden Population im Mittel 25,04 Xta/PMZ, während HAZARIKA und REES (1967) in vier ingezüchteten Linien von 21,67 bis 24,75 Xta/PMZ fanden.

Im vorliegenden Material variiert die Chiasma-Anzahl pro PMZ bei den Ausgangssorten von 21 bis 31, bei den Linien von 20 bis 30. Dieser Befund deutet eine geringfügige Abnahme der Chiasma-Häufigkeit in den Linien zwar an, ist aber zufälliger Art, wie die Varianzanalyse zeigt (Tab. 15). HOSSAIN und MOORE (1975) fanden bei Tetraroggen eine größere Streubreite der Chiasmazahl pro PMZ von 16 bis 27. Daraus lassen sich die bei diesem Material festgestellten höheren Uni-, Bi- und Trivalent-Frequenzen erklären (s. weiter unten).

#### 4.2.1.2. Chromosomenkonfigurationen

Die mittleren Häufigkeiten der verschiedenen zahlenmäßigen Chromosomenkonfigurationen (Valenztypen) pro Einzelpflanze sind in den Tabellen 16 a und b zusammengestellt. Die Gesamtmittelwerte von Sorten und Linien für Uni-, Bi- und Quadrivalent-Frequenzen unterscheiden sich statistisch signifikant (Tab. 14 und 15). Dabei ist die Univalentfrequenz in den Linien niedriger, die Bivalentfrequenz höher und die Quadrivalentfrequenz niedriger als in den Ausgangssorten (s. Tab. 14). Die Bi- und Quadrivalenthäufigkeiten liegen in dem vorliegenden Material in derselben Größenordnung wie die von verschiedenen anderen Autoren berichteten (s. Tab. 1, S. 69)

TSUCHIYA (1953) fand 4,1 Quadrivalente (IV) im Mittel von 223 PMZ, SHEVTZOV und DAVIDENKO (1974) beobachteten 4,3 IV in Ausgangssorten und 3,4 IV in Bastarden und FEDAK (1975) zählte 4,5 bis 5,2 IV in autotetraploiden Sorten und Bastarden. In allen diesen Fällen sind annähernd  $\frac{2}{3}$  der Chromosomen in Quadrivalenten gebunden. Diese Häufigkeit (66,7 %) kann man unter der Annahme zufälliger und obligatorischer Paarung zwischen den vier Homologen eines jeden Chromosoms erwarten (SVED 1966). Unter dieser Annahme wären neun verschiedene Typen der Chromosomenassoziation (Abb. 1, S.109) denkbar, wobei die daraus resultierenden Bivalent- und Quadrivalentzahlen gleich wären, d.h. 33,3 % der Chromosomen Bivalente und 66,7 % Quadrivalente bilden würden (JOHN und HENDERSON 1962).

Obwohl die eigenen Befunde in der Nähe der Erwartungswerte liegen, weichen die Häufigkeiten zweier Sorten und zweier Linien signifikant davon ab (Tab. 17, S. 88). Auch Sorten- und Linienmittelwerte zeigen gesicherte Abweichungen in der Richtung, daß die Sorten mehr Quadrivalente (68,5 %) und die Linien mehr Bivalente (35,1 %) bilden, als erwartet.

Trotz dieser statistisch signifikanten Abweichungen kann allerdings nicht angenommen werden, daß diese relativ geringen Unterschiede allein sich erheblich auf die Regelmäßigkeit späterer Meiosestadien und der Fertilität auswirken.

Die von manchen Autoren berichteten geringeren Quadrivalentfrequenzen sind offenbar in der Regel durch niedrigere Chiasma-Häufigkeiten bedingt (ROSENDAHL 1944).

Die mittleren Häufigkeiten bei Sorten und Linien für Univalente (0,13 vs 0,08) und Trivalente (0,08 vs 0,06) sind im vorliegenden Material sehr niedrig und stimmen damit relativ gut überein mit den Befunden anderer

Autoren bei autotetraploidem Hordeum vulgare ( $2n=4x=28$ ) mit "normaler" Chiasma-Frequenz (ROMMEL 1955; MORRISON und RAJHATHY 1960 b).

Erheblich höhere Univalent-Zahlen (I) wurden zuweilen von anderen autotetraploiden Gramineen berichtet. So fanden MYERS und HILL (1940) in ihrer Untersuchung der natürlichen autotetraploiden Gräser Dactylis glomerata, Arrhenatherum elatius und Agropyron cristatum (alle  $2n=4x=28$ ) in Einzelpflanzen Univalentenhäufigkeiten bis zu 32 %. Die Autoren konnten nachweisen, daß die Unregelmäßigkeiten späterer Meiosestadien (Tetradenmikronuklei) fast vollständig auf Univalente zurückgingen.

Eine ähnlich große Bedeutung kommt den Univalent-Häufigkeiten in dem vorliegenden Material -und wahrscheinlich in autotetraploider Gerste generell nicht zu. Dennoch ist ihr negativer Einfluß auf die Gametenbildung mit zu berücksichtigen.

Die hier beobachteten niedrigen I- und III-Frequenzen bestätigen im Übrigen auch die Annahme (s.oben), daß die höhere Bivalentrate in den Linien nicht durch reduzierten Chromatid austausch (Chiasma-Frequenz) verursacht sein kann. Bei vorzeitigem "Zerfall" von (potentiellen) Viererbindungen infolge ungenügender Xta-Bildung müßten mehr (II+II) und erheblich mehr (I+III) auftreten (DURRANT 1960) als tatsächlich beobachtet werden.

Mit der Reduktion von I- und III-Frequenz in den Linien gegenüber den Ausgangssorten geht eine Erhöhung des "Disjunction Index" einher (92,7 vs 90,2), des relativen Anteils von PMZ ohne Uni- und Trivalente (HAZARIKA und REES 1967). Auch diese Relativwerte bestätigen die in diesem Material offenbar geringe Bedeutung von Uni- und Trivalenten für die Gametenbildung, da die Werte fast aller untersuchten Pflanzen um 90 % oder darüber betragen (s. Tab. 16, S. 86). 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 detaillierte Betrachtung der unterschiedlichen von DARLINGTON (1929) beschriebenen möglichen Chromosomenkonfigurationen in einem Tetraploiden mit terminalen Chiasmata aufschlußreich. Danach sind 20 Konfigurationen möglich (Abb. 9, S.117), von denen 10 Quadrivalente sind. Das Auftreten dieser verschiedenen Typen ist abhängig von (a) dem Partneraustausch zwischen Chromosomen im Zygotän und (b) dem Partneraustausch zwischen Chromatiden (Xta) (DARLINGTON 1929). Jede Konfiguration erfordert die in der Abbildung 9 jeweils angegebene Minimumanzahl von Chiasmata zu ihrer Aufrechterhaltung.

Die im eigenen Material festgestellten Häufigkeiten verschiedener Chromosomenkonfigurationen sind in Tabelle 18 (S. 89) zusammengestellt.

Auf den ersten Blick fällt auf, daß Ringbivalente und Quadrivalentenringe (DARLINGTON's Nr. 17) sowohl in den Sorten als auch in den Linien die dominierenden Konfigurationen sind. Danach treten nur noch Quadrivalentketten (Nr. 11) und Stabbivalente in nennenswerten Häufigkeiten auf.

Es ist aufschlußreich, festzustellen, daß die Erhöhung der Bivalentfrequenz in den Linien gegenüber den Ausgangssorten offenbar ausschließlich durch eine Zunahme der Ringbivalente zustande kommt; die Ausgangssorten zeigen im Mittel 3,59 Ringbivalente, die Linien 4,15/PMZ. Auch dieser Befund bestätigt die vorher geäußerte Annahme, daß die Erhöhung der Bivalentenhäufigkeit nicht durch reduzierte Chiasma-Frequenz verursacht sein kann.

Die Konfigurationen Nr. 18 und 19 nach DARLINGTON (1929) wurden in dem vorliegenden Material überhaupt nicht beobachtet, die Nr. 15 sehr selten festgestellt. Quadrivalente sind vorwiegend als Ketten und Ringe gepaart (89 %). 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. So fand SIMONSEN (1973) in Lolium perenne ( $2n=4x=28$ ) 58 % der Quadrivalente als Ringkonfigurationen und 36 % als Ketten, zusammen also 95 % aller Quadrivalente. In der gleichen Grasart beobachtete MYERS (1945) 91 % Ringe und Ketten. In Festuca pratensis ( $2n=4x=28$ ) zählte SIMONSEN (1975) 69 % Ringe und 28 % Ketten, also etwa 97 % der IV. Diesem letztgenannten Befund kommen die eigenen Ergebnisse am nächsten; etwa 90 % der IV sind hier Ketten und Ringe (Tab. 19, S. 90). Allerdings ist festzustellen, daß die Häufigkeiten komplexer Konfigurationen mit 5 Chiasmata (Nr. 20) wesentlich höher ist als in den genannten Grasarten (s. Tab. 19).

Natürliche Autotetraploide weichen in ihrem zytologischen 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 ( $2n=4x=28$ ) von besonderem Interesse. Bei einer mittleren IV-Frequenz von 4,58 (66 %) fand er 85 % geschlossene Ringe und nur 13 % Ketten, 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. 19).

#### 4.2.1.3. Quadrivalentverteilung

Im vorhergehenden Abschnitt konnte gezeigt werden, daß in den untersuchten Linien im Vergleich zu ihren Ausgangssorten eine gewisse Regularisierung der Chromosomenpaarung festzustellen ist: Bivalentfrequenzen und Häufigkeiten ringförmiger Quadrivalente sind erhöht. Das erklärte Ziel in dem eingangs beschriebenen Diploidisierungsprogramm war es, mit Hilfe von Röntgenbestrahlung und Bastardisierung die vier Chromosomen je eines Satzes strukturell so zu verändern, daß Quadrivalentbildung verhindert und vorzugsweise Bivalentenpaarung ermöglicht wird. Die Arbeitshypothese ist, daß eine solche Strukturdivergenzierung aufgrund der Behandlung tatsächlich stattgefunden hat. Andererseits darf man voraussetzen, daß solche induzierten Veränderungen höchstwahrscheinlich nicht in allen Vierergruppen etwa in gleicher Weise und Wirksamkeit vorhanden sein würden. 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 Zentromer in medianer bis submedianer Position haben.

Aus diesem Grunde wurde der Versuch einer indirekten, statistischen Lösung der Frage unternommen. Die Methode stützt sich auf die folgende Annahme.

Bei gleicher Wahrscheinlichkeit der Quadrivalentbildung für alle sieben Chromosomensätze und für alle Zellen einer Blüte (Pflanze) mußte die Zahl der PMZ mit 0,1,2,.....7 IV einer binomischen, d.h. zufälligen, Verteilung folgen.

HALL (1955) hatte die Methode erstmals angewandt und an Literaturdaten gefunden, daß das Paarungsverhalten von Bastarden nahe verwandter Arten für alle verschiedenen Chromosomensätze gleich ist, das von entfernter verwandten Arten aber nicht.

In der Tabelle 20 (S. 91) sind die Ergebnisse der Analyse für die Sorten- und Liniensummen zusammengefaßt. Es ist augenfällig, daß die beobachteten Häufigkeiten in allen Fällen nur geringfügig von den theoretischen (aufgrund der mittleren IV-Frequenzen erwarteten) Verteilungen abweichen. Sowohl F- als auch Chiquadrat-Test zeigen auch in keinem Fall eine gesicherte Abweichung der beobachteten von der erwarteten Verteilung 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, etwa in die Richtung auf vorzugsweise Bivalentenbildung.

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 (1960 a) bei verschiedenen anderen autotetraploiden Arten gefundenen Resultaten.

SIMONSEN's (1975) Untersuchungen in Festuca schlossen auch zwei Klone mit ein, die heterozygot für paracentrische Inversionen waren; auch diese zeigten keine gesicherte Abweichung von der Binominalverteilung. Dieser Befund ist sicherlich von Bedeutung für die Bewertung von Chromosomenmutationen im Hinblick auf die angestrebte "Diploidisierung" einerseits und für die Wirksamkeit der angewandten Methode andererseits.

#### 4.2.1.4. Einflußgrößen der Chromosomenpaarung

Die Chromosomenpaarung wird grundsätzlich von drei verschiedenen Komponenten beeinflußt: (I) der Chromosomenhomologie, d.h. der strukturellen Ähnlichkeit von Chromosomen; (II) genetischen Faktoren, d.h. Paarungs- bzw. Suppressor-Genen; (III) den zellulären Nebenbedingungen (cellular environment) 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, wenn man einmal von dem möglichen Einfluß repetitiver DNA (MURSAL und ENDRIZZI 1976) absieht (s. S. 14). Eine genetische Kontrolle der Chromosomenpaarung (II) wurde in Triticum, Avena, Festuca u.a. nachgewiesen

(s. S. 15). Auf die Wirksamkeit weiterer zellulärer Faktoren (III), die auch von Außenbedingungen mitbeeinflusst werden, haben u.a. BENNETT und REES (1970), FEDAK (1973), ELLIOT (1955, 1958) sowie SYBENGA (1973) hingewiesen.

Unterschiedliches Verhalten von Ausgangssorten und Linien in der eigenen Untersuchung war in erster Linie durch differenzierte Homologien (Strukturveränderungen) zu erwarten, da Hauptfaktoren wie 5B in Hordeum nicht bekannt sind und die untersuchten Pflanzen unter gleichen Umweltbedingungen aufgezogen wurden. Veränderungen der Homologie müßten bereits sehr früh bei der Einleitung der Chromosomenpaarung wirksam werden.

Bei der Paarungsinitiation sind grundsätzlich drei verschiedene Situationen denkbar (SYBENGA 1975 a):

- (1) Die Paarung beginnt an einer Stelle ("Site"); dabei werden ausschließlich Bivalente gebildet.
- (2) Die Paarung beginnt an zwei voneinander unabhängigen "Sites", etwa an beiden Enden, den Telomeren; so werden Bi- und Quadrivalente in gleicher Häufigkeit gebildet; mehr Bivalente treten auf, wenn die beiden Ausgangspunkte der Paarung nicht unabhängig sind.
- (3) Die Paarung beginnt an mehr als zwei Stellen, so daß mehr Quadrivalente gebildet werden als im vorherigen Fall.

Dennoch kann aus der Quadrivalentenzahl nicht unbedingt auf das wirksame Paarungssystem geschlossen werden. Folgende Faktoren können die Häufigkeiten der Valenztypen modifizieren (SYBENGA 1975 a):

- (a) Vorzugspaarung reduziert die Quadrivalentenfrequenz, so daß im Extremfall (Allopoloide) nur Bivalente gebildet werden (s. Abb. 2, S.110).
- (b) Geringe Chiasma-Frequenz bzw. Chiasma-Lokalisation verhindert die Aufrechterhaltung von Quadrivalenten und führt zu erhöhten Bivalentzahlen (JONES 1967).
- (c) Interaktionen zwischen "Zygotomen" (Paarungseinheiten) können zur Bildung von Paarungsblocks führen und damit die Bivalentenrate erhöhen.
- (d) Reduzierte Flexibilität der Chromosomen kann ebenfalls trotz mehrerer Initialpunkte der Primärpaarung die Quadrivalentbildung limitieren und so zu höheren Bivalentzahlen führen.

Geht man davon aus, daß in der Gerste die Chromosomenpaarung an den Telomeren beginnt (KASHA und BURNHAM 1965) so sollten - zunächst ohne Berücksichtigung der Komplikationen (a) bis (d) - 2/3 der Chromosomen in Quadrivalenten gepaart sein. Die eigenen Ergebnisse der Ausgangssorten zeigen gute Übereinstimmung mit diesem Erwartungswert (s. Tab. 17, S. 88). Sekundärfaktoren wie Vorzugspaarung oder Chiasma-Lokalisation hatten demnach in dem Ausgangsmaterial keinen erfaßbaren Einfluß auf die Chromosomenpaarung. Daß Vorzugspaarung in polysomen bzw. polyploiden Organismen durch die Einführung von Strukturunterschieden induziert werden kann, war schon in der Einleitung mit zahlreichen Beispielen belegt worden. Danach haben sich Inversionen als besonders nützlich erwiesen (DOYLE 1963, 1969; GRELL 1961; SHAVER 1963; TSUCHIYA 1969). Kontrovers sind dagegen die Befunde des Differenzierungseffektes von Translokationen geblieben. Manche Autoren fanden Hinweise auf Vorzugspaarung in tetraploiden Duplex-Heterozygoten (ELÇI und SYBENGA 1967; LINNERT 1962; JONES 1964; REIMANN-PHILIPP und EICHHORN-ROHDE 1970; SYBENGA 1973), andere dagegen konnten Vorzugspaarung nicht (mit Sicherheit) nachweisen (WALTERS und GERSTEL 1948; SYBENGA 1966 a). Präferentielle Paarung, die auf diese Weise induziert wird, bezieht sich zunächst natürlich nur auf bestimmte, nämlich die strukturveränderten Chromosomen. Sofern diese Chromosomen in Tetraploiden nicht oder nur schwierig in der Meiose aufgrund ihrer Morphologie identifiziert werden können, besteht die Möglichkeit, das abweichende Verhalten einzelner Chromosomen mit Hilfe der Quadrivalentverteilung statistisch zu erfassen. Bei Vorzugspaarung müßte die beobachtete Verteilung nämlich von der binomischen (zufälligen) abweichen. Die eigenen Ergebnisse zeigen, daß weder die Verteilungen der Ausgangssorten noch die der Linien von der theoretischen abweichen (s. Tab. 20, S. 91) und damit keine Hinweise auf präferentielle Bivalentpaarung einzelner Chromosomen geben. Auch in anderen Spezies wurden gute Übereinstimmungen zwischen beobachteten und erwarteten Quadrivalentverteilungen gefunden, selbst wenn die Tetraploiden aus Bastardmaterial (M<sup>c</sup>COLLUM 1958) oder aus Inversionsheterozygoten (SIMONSEN 1975) hergestellt worden waren. Die erhöhte Bivalentfrequenz unserer Linien ist höchstwahrscheinlich also nicht durch gelenkte Primärpaarung, sondern durch Besonderheiten der Chiasmabildung verursacht. JONES (1967) stellte fest, daß die Chiasma-Kontrolle in Roggen entweder über ihre Anzahl oder über ihre Lokalisation erfolgen kann. Zahlreiche Berichte bestätigen die Existenz von Chiasma-Lokalisation, die grundsätzlich proximal, distal (terminal) oder interstitiell

sein kann, aber sicher so gut wie nie zufällig erfolgt (HENDERSON 1969 b). Auch die vielzitierte Chiasma-Terminalisierung (DARLINGTON 1931) scheint in vielen Fällen tatsächlich distale Lokalisation zu sein (HENDERSON 1969 a). Bei seinem Vergleich von perennierender Teosinte (Zea perennis,  $2n=4x=40$ ) und autotetraploidem Mais (Zea mays) stellte SHAVER (1962) fest, daß in Teosinte fast ausschließlich terminale Chiasmata und einfache Quadrivalentketten und Ringe auftraten, in Mais aber auch interstitielle Chiasmata und komplexe Quadrivalente. Vergleichsweise waren meiotische Stabilität und Regelmäßigkeit in Teosinte hoch und in Mais gering. In autotetraploidem Allium porrum wird die weitgehende Bivalentbildung in der Diakinese dagegen durch die ausschließlich proximale Chiasma-Lokalisation gewährleistet, obwohl im Pachytän Quadrivalente häufig beobachtet wurden (LEVAN 1940). Ein Beispiel für Bivalentisierung infolge extrem niedriger Chiasmahäufigkeit ist Zinnia elegans (GUPTA und KOAK 1976) (s. S. 10). In dieser Art wird aber dadurch keine völlige Regelmäßigkeit der Meiose erreicht, da die Anaphase-Segregation gestört ist.

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 Analogie zu der allgemein weiten Verbreitung distaler Chiasma-Lokalisation (HENDERSON 1969 a) und dem Befund, daß auch die Chiasmata beim Roggen tatsächlich normalerweise distal lokalisiert (und nicht terminalisiert) sind, darf aber angenommen werden, daß es sich auch bei der Gerste so verhält. So gesehen würden sich unsere Sorten von den Linien unterscheiden. Weitere Hinweise in dieser Frage enthalten die Korrelationen zwischen Chiasmaklassen (PMZ bestimmter Chiasma-Frequenz) und den MI-Daten (Abb. 15, s.S.124).

#### 4.2.2. Quadrivalentorientierung

Die Zentromere der Chromosomen in Quadrivalenten autotetraploider Organismen können sich in der MI grundsätzlich auf verschiedene Weise zu den Polen hin orientieren. Dementsprechend beobachtet man vier verschiedene Quadrivalent-Koorientierungen: parallele, konvergente, lineare und indifferente (RIEGER et al. 1976; s. Tab. 21, S. 92 und Abb. 10, S. 118). Es wird zuweilen angenommen, daß parallele und konvergente Koorientierung der Quadrivalente zu ihrer regelmäßigen (2:2) Aufteilung ("distribution") in der ersten Anaphase (AI) führt. Dagegen erwartet man von linear koorientierten Quadrivalenten, daß zwei Chromosomen zu den verschiedenen Polen wandern und zwei Univalente ("false univalents", "laggards") zurücklassen. Indifferent koorientierte Quadrivalente schließlich können entweder normal (2:2) oder unregelmäßig (3:1) verteilt werden oder/und zu "laggards" führen (RIEGER et al. 1976, s. Abb. 10). 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 21 sind die entsprechenden beobachteten Koorientierungstypen von Sorten und Linien einander gegenübergestellt. Es war oben schon gezeigt worden, daß der Großteil aller Quadrivalente in Ringform gebunden ist. Die Tabelle 21 macht nun deutlich, daß diese Ringquadrivalente etwa zur Hälfte konvergent koorientiert sind. In der genauen Häufigkeit dieser Koorientierung weichen Sorten und Linien aber doch deutlich voneinander ab. Während die Ausgangssorten nur 31,6 % konvergente Ringe aufweisen, sind es bei den Linien 39,1 %. Analog weist die Tabelle 21 36,6 % offene (parallele) Ringe für die Sorten und 30,8 % für die Linien aus. An dieser Stelle muß aber auf eine wesentliche Abweichung der Beobachtungen von den oben gemachten Voraussetzungen hingewiesen werden. Es stellte sich nämlich im Laufe der Untersuchungen heraus, daß nicht alle "offenen" Ringe tatsächlich parallel koorientiert waren, sondern zu einem größeren Teil auch linear (Abb. 10, S. 118; Abb. 13, S. 121). Außerdem wurden gelegentlich auch "Delta"-Koorientierungen beobachtet, in denen drei Zentromere zu einem und das vierte zum entgegengesetzten Pol orientiert sind. Für später untersuchte Pflanzen wurden die tatsächlichen Häufigkeiten aller vorkommenden Ring-Koorientierungen ermittelt und in Tabelle 22 zusammengestellt. Es ist evident, daß von den beschriebenen Koorientierungen 1) und d) (Tab. 22, S. 93) 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 und zwar bei den Sorten mindestens 36 % und bei den Linien mindestens 23 % (Summe l) + d)). 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 konvergente IV als regelmäßig anzusehen, ähnlich wie es auch bei entsprechenden Untersuchungen Translokationsheterozygoter getan wird. Für Quadrivalente in Austauschheterozygoten nimmt man nämlich an, daß Zick-Zack-Ringe und Ketten zu normaler Verteilung ("alternate disjunction", McCLINTOCK 1945) führen. Dagegen verursacht die Segregation offener Ringe und Ketten (O, U) die Bildung unbalanzierter 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; s.a. GARBNER 1954, 1955; HILPERT 1957; THOMPSON 1956; GELIN 1956; ENDRIZZI 1958, 1974; COCHRAN 1976). Diese theoretische Erwartung, die sich aus Abbildung 11 (S.118) leicht 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 zeigt sich, daß alle Sorten gesichert mehr parallele IV-Ringe und alle Linien gesichert mehr konvergente IV-Ringe als 50 % (Tab. 23, S. 94) aufweisen. Dies läßt auf eine gerichtete alternative Orientierung in den Linien schließen.

Grundsätzlich anders verhält es sich mit der Orientierung von Ketten. Sie sind auch bei den Sorten -wahrscheinlich wegen ihrer größeren Flexibilität- vorwiegend konvergent koorientiert (71,6 %). Allerdings zeigen auch hier die Linien einen Trend zu noch deutlicherer konvergenter Orientierung (75 %). Die Abweichungen von den 50 %-Erwartungswerten sind in beiden Fällen hoch signifikant (Tab. 23).

Daß sich Sorten und Linien bezüglich der Orientierung von Quadrivalenten grundsätzlich anders verhalten, bestätigt der Homogenitätstest nach BRANDT-

SNEDECOR (Tab. 24, S. 95). Auch wenn man Ketten und Ringe zusammenfaßt und damit die gesamten Häufigkeiten konvergenter Orientierung ermittelt, zeigt der Kontingenztest gesicherte Abweichungen von Sorten und Linien bezüglich paralleler und konvergenter Orientierung an (Tab. 26, S. 96). Die Zusammenfassung der einzelnen Sorten und der Linien ist zulässig, da sie sich bezüglich der hier untersuchten Orientierung jeweils nicht unterscheiden; die Homogenitätstests für Sorten und Linien ergeben jeweils nicht signifikante Chi-Quadrat-Werte (Tab. 25, S. 96).

In Prozent ausgedrückt sind bei den Sorten 51 %, bei den Linien aber 61 % der Quadrivalentketten und -ringe konvergent koorientiert (Tab. 26). 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 recht umfangreiche Literatur über die Orientierung von Quadrivalenten in Translokationsheterozygoten enthält widersprüchliche Ergebnisse. In vielen Fällen wurden etwa so viele 'adjacent' wie 'alternate' orientierte Quadrivalente beobachtet und damit zufällige, nicht gerichtete Orientierung festgestellt (Callimantis antillarum, HUGHES-SCHRADER 1943; Sorghum purpureo-sericeum, GARBER 1955; Zea mays, BURNHAM 1956; Blatella germanica, COCHRAN 1976). Andere Arten zeigen erhöhte Häufigkeiten von alternierenden IV und damit gewisse Hinweise auf genetisch gesteuerte Orientierung; so z.B. der Roggen (THOMPSON 1956; SYBENGA 1968) und die Gerste. In der letztgenannten Spezies fand SMITH (1941) in einer reziproken Translokation 60,7 % alternierende Ringe und 65,2 % Ketten, insgesamt 63,2 % alternierende Quadrivalente. GELIN (1956) berichtete sogar 80,4 % Zick-Zack IV ('disjunctional') in einer anderen Translokationslinie von 'Maja'-Gerste. Schließlich fand auch EKBERG (1969) überwiegend zick-zack orientierte IV (etwa 60-70%). Im Falle vorwiegend alternierender Orientierung ist die Fertilität in der Regel höher als bei ungerichteter Orientierung (ca. 50 %). Bei der Gerste fand NÖTH (1977) in drei Translokationsheterozygoten sehr gute Übereinstimmung zwischen der aufgrund der Quadrivalentorientierung erwarteten Fertilität und dem Kornansatz. Zwei andere Translokationsheterozygote zeigten höheren bzw. niedrigeren Samenansatz. Ein genereller Zusammenhang besteht also nicht. Dominierende 'adjacent' Orientierung mit fast völliger Sterilität wurde selten berichtet (HAGA 1943). Verschiedene Autoren fanden jedoch unterschiedliches Orientierungsverhalten von Ketten und Ringen.

GAIRDNER und DARLINGTON (1931) sowie SYBENGA (1968) beobachteten mehr alternierende Ringe als Ketten. SMITH (1941) dagegen fand mehr alternierende Ketten als Ringe und KHOSHOO und MUKHERJEE (1966) berichteten sogar, daß Ringe vorwiegend 'adjacent', Ketten aber Überwiegend 'alternate' orientiert waren. Dieser Befund könnte etwa mit der geringeren Flexibilität von Ringen, die eine Umorientierung im Laufe der Metaphase erschwert, erklärt werden (SYBENGA 1975 b). LEWIS und JOHN (1963) hatten vermutet, daß Ketten generell häufiger alternierend orientiert seien als Ringe.

Die Arten mit vorwiegend alternierender Orientierung weisen nach BURNHAM (1956) interessanterweise einige Gemeinsamkeiten auf, wie z.B. etwa gleiche Chromosomenlänge bei medianer oder submedianer Zentromerposition und weitgehender Chiasmaterminalisierung. Darüberhinaus bemerkte GARBER (1955) in seiner grundlegenden Arbeit, 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 an die Berichte genetischer Kontrolle der Orientierung, beispielsweise in Roggentranslokationen, denkt (LAWRENCE 1958; THOMPSON 1956).

Allerdings wurde in einigen Fällen doch auch ein erhebliches Maß an intraspezifischer Variation gefunden. So berichtete ENDRIZZI (1958), daß von 12 Translokationen der amphidiploiden amerikanischen Baumwolle (Gossypium hirsutum,  $2n=4x=52$ ) sechs keine gerichtete Orientierung zeigten, die anderen aber einen signifikanten Überschuß alternierender Koorientierungen. Induziertes oktoploides G. hirsutum bildete Zick-Zack- und offene Quadrivalente in gleichen Häufigkeiten, zeigte also keine gerichtete Orientierung. Kürzlich untersuchte COCHRAN (1976) die Orientierung zweier Translokationen in der Küchenschabe Blattella germanica. Während in der einen das Verhältnis von 'adjacent': 'alternate' 1:1 betrug, wies die andere ca. 70 % alternierende IV auf. Sicherlich verursachen Faktoren wie die Lokalisation der Bruchstellen, die Länge des translozierten Segments und auch Besonderheiten der Chiasmalokalisation und Terminalisierung einen Großteil der beobachteten Variabilität der Orientierung (BURNHAM 1962). Für die Orientierung von Quadrivalenten Tetraploider im besonderen sind die beiden letztgenannten Einflußgrößen sicher von Bedeutung. Da die übrigen Faktoren in diesem Fall aber nicht relevant sind, sollte das Ausmaß intraspezifischer Variation bei Autotetraploiden geringer sein als bei Austauschheterozygoten.

Die Gerste (Hordeum vulgare L.) weist interessanterweise sowohl die von BURNHAM (1956) erwähnten zytologischen Charakteristika als auch Überwie-

gend alternierende (gerichtete) 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 unbehandelten, unselektierten Ausgangssorten. Diese zeigen auch untereinander keine gesicherten Unterschiede (Tab. 25, S. 96).

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 22 (S. 93) machen deutlich, daß mit der Zunahme konvergenter Orientierungen in den Linien im wesentlichen eine beträchtliche Abnahme linearer Koorientierungen einhergeht. Diese werden üblicherweise bei IV-Ringen nicht erwartet (RIEGER et al. 1976). Sie geben aber mit Sicherheit in vielen Fällen Anlaß zu ungleichmäßiger Disjunktion bzw. zu "lagging" einzelner Chromosomen in der ersten Anaphase. So hatte auch CARROLL (1966) solche "nondisjunctional" Ring-IV für die Unregelmäßigkeiten der Anaphase-Verteilung in autotetraploidem Anthoxanthum ovatum hauptsächlich verantwortlich gemacht. TJIO und HAGBERG (1951) beobachteten diesen Ring-Typ in röntgeninduzierten Gerstentranslokationen.

Die Resultate verschiedener Autoren, wie auch die eigenen Ergebnisse, belegen, daß eine genetische Regulation der Chromosomenorientierung in Quadrivalenten bei Translokationen und Tetraploiden wirksam ist. Dabei stellt sich natürlich die Frage nach der Art und Wirkungsweise eines solchen Regulationsprozesses. Offenbar verdient hierbei das schon verschiedentlich beobachtete Phänomen der Zentromeren-Umorientierung (CLELAND 1929, zit. in ROHLOFF 1970) besondere Beachtung. Dieses Phänomen war u.a. auch von SYBENGA (1968) bei Roggentranslokationen und von BAUER et al. (1961) bei Translokationen der Mückenart Tipula oleracea beschrieben worden. ROHLOFF (1970) konnte in seiner umfangreichen Untersuchung der Orientierung röntgeninduzierter Quadrivalente der Mücke Pales ferruginea nachweisen, daß Quadrivalente im Laufe der Prometaphase bis zur Metaphase hin häufige Umorientierungen erfahren können. Nachdem die erste Orientierung der Zentromere offenbar zufällig zu einem Pol hin erfolgt, führen nachfolgende Umorientierungen zur Zunahme von alternierenden Orien-

tierungen. Dadurch werden auch die Disjunktionsfrequenzen erhöht und in der Anaphase regelmäßige Chromosomenkomplemente verteilt (ROHLOFF 1970). Der Autor konnte zeigen, daß dieser Regulationsprozeß nach stochastischen Gesetzmäßigkeiten abläuft und mit einer MARKOV-Kette beschrieben werden kann. ROHLOFF 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 Zentromer ausgeübte Zugspannung seine Stabilität wesentlich beeinflusst (ROHLOFF 1970); diese ist bei alternativen Quadrivalenten am größten (s. Abb. 11, S.118). Daneben spielen sicher aber auch chromosomen- und artspezifische Faktoren eine Rolle.

Allem Anschein nach bringt Selektion auf Fertilität in Autotetraploiden generell eine Erhöhung alternierender Orientierung mit sich (SYBENGA 1975 a). Daraus resultiert eine bessere Stabilität und geringere Wahrscheinlichkeit der 3:1-Segregation, die möglicherweise nicht durch die alternierende Orientierung selbst, sondern vielmehr durch die entsprechend verringerte Häufigkeit linearer und indifferenter Orientierung bedingt sind (SYBENGA 1975 a). Die eigenen Ergebnisse bestätigen dies in Tabelle 22 (S. 93). Unter Berücksichtigung der obigen Ausführungen lassen die eigenen Ergebnisse die Folgerung zu, daß die Selektion weitgehend fertiler Pflanzen Genotypen bevorzugt hat, deren Quadrivalente in verstärktem Maße zu alternierender Koorientierung fähig waren. Dabei können verschiedene Faktoren wirksam gewesen sein: 1. Chiasmalokalisation, die eine größere Flexibilität der IV bedingt; 2. Zeitraum der Chiasmaterminalisierung; 3. Zeitdauer der Orientierung bzw. verfügbare Zeit zur Umorientierung; 4. genetische Faktoren, die entweder unmittelbar oder aber über die Faktoren 1. - 3. wirksam werden können.

Hier ist offenbar ein Prozeß nachvollzogen worden, der in manchen natürlichen Autotetraploiden einen Adaptationszustand minimaler Aneuploidenfrequenz bei maximaler Fertilität trotz hoher Quadrivalentbildung erreicht hat (86 % alternativ) wie er von BAUM und RAJHATHY (1976) kürzlich für die perennierende, fremdbefruchtende Wildart Avena macrostachya ( $2n=4x=28$ ) 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 autoploiden Tetraploiden A. barbata (AAAA) und A. abyssinica (AABB) die Bivalentpaarung genetisch kontrolliert ist (SADASIVAIAH 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 das Vorliegen eines ähnlichen Adaptationsprozesses in natürlichem autotetraploidem Hordeum bulbosum hin. Dort sind die Chiasmata weitgehend terminalisiert und 86 % der Quadrivalente konvergent orientiert. Die Art ist fertil. Auch andere natürliche autotetraploide Grasarten zeigen Überwiegende alternierende Orientierung: Arrhenatherum elatius 74 % (MYERS und HILL 1940), Agropyron cristatum 85 % (MYERS und HILL 1940), Agrostis canina ssp. montana 84 - 97 % (JONES 1956). In Dactylis glomerata wurden 70 % (MÜNTZING 1933) und 73 % (JONES 1962) der Quadrivalente in alternativer Orientierung gefunden. Dagegen beobachtete McCOLLUM (1958) in seiner Untersuchung induzierter und natürlicher autotetraploider Subspezies in Dactylis lediglich in letzteren Hinweise auf gerichtete Orientierung (63 % Zick-zack).

In Sorghum australiense und S. plumosum sind nach den Untersuchungen von GARBER (1954) Zick-zack Quadrivalente dominierend.

Schließlich ist auch in den autotetraploiden Rassen von Epilobium angustifolium ( $2n=4x=72$ ), einer der am weitesten verbreiteten Arten der nördlichen Hemisphäre, eine ähnliche Anpassung durch gerichtete Orientierung vorherrschend (MOSQUIN 1967). Der Autor berichtete 3 - 12 IV/PMZ, die fast alle ringförmig und alternierend orientiert waren.

Es ist bemerkenswert, daß die Arten mit dominierender alternativer Orientierung Überwiegend Fremdbefruchter sind. Die gerichtete Orientierung erklärt die Feststellung von STEBBINS (1956 b), daß "echte" Autoploide in Wildarten "extensively or excusively outcrossed under natural conditions" sind.

Bei tetraploider Gerste (Hordeum vulgare) wurde die Koorientierung von Quadrivalenten bisher nicht in dieser Form genauer untersucht. Die Ergebnisse von REINBERGS et al. (1970) und von FEDAK (1975) von autotetraploiden Sorten und ihren Bastarden weisen jedoch auf die Wirksamkeit gerichteter Chromosomenorientierung hin. REINBERGS und Mitarbeiter fanden in der  $F_2$ -Aufspaltung für zwei unabhängige Gene deutliche Abweichungen von der erwarteten tetrasomen Spaltung (35:1 bei Chromosomen-, 21:1 bei Chromatiden-Spaltung). Es traten signifikant weniger rezessive Pflanzen auf, obwohl die Quadrivalentenfrequenz der Bastarde so hoch war wie die der Sorten (4,6 - 5,1). Die AI-Verteilung und die Fertilität waren in den Bastarden deutlich regelmäßiger als in den Sorten was in diesem Fall nur durch eine Form der gesteuerten Orientierung und Segregation der Quadrivalente erklärt werden kann. In ähnlichem Gerstenmaterial machte

FEDAK die Beobachtung, daß die häufig vorkommenden Quadrivalente (4,5 - 5,2 IV/PMZ) in Linien höherer Fertilität häufiger Zick-zack-Form zeigten. Die untersuchten Sorten und Linien zeigten eine relativ enge Korrelation zwischen regelmäßiger AI und der Fertilität ( $r = +0,78^{**}$ ).

In den beiden letztgenannten Beispielen wiesen bereits die Ausgangssorten deutliche Unterschiede in der AI und im Samenanatz auf, nicht aber in der Quadrivalentfrequenz. Es kann daher angenommen werden, daß diese Sorten in bezug auf ihre Chromosomenorientierung bereits eine Variabilität aufwiesen, die eine Basis für die nachfolgende Auslese fertiler Genotypen darstellte. Die eigenen untersuchten Ausgangssorten unterschieden sich allerdings nicht in ihrer Orientierung (Tab. 25, S. 96), so daß das abweichende Verhalten der Linien als zumindest teilweise mutageninduziert angesehen werden kann.

In der Abbildung 12 wurde versucht, schematisch 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 (s.S. 119).

#### 4.2.3. Chromosomensegregation

Die untersuchten Ausgangssorten hatten im Mittel 42 % normale erste Anaphasen, die Linien dagegen 66 % (Tab. 27, S. 97-). Die varianzanalytische Untersuchung zeigt, daß dieser deutliche Unterschied statistisch hoch signifikant ist (Tab. 14,15, S. 83-). Ein Blick auf die Detailergebnisse (Tab. 27 a, b) verdeutlicht, daß in den Linien insbesondere Zellen mit stark abweichender Verteilung (16:12, 17:11) deutlich reduziert sind und daß außerdem in den meisten Linienpflanzen die Anzahl Zellen mit unvollständiger Verteilung ("laggards") gegenüber den Ausgangssorten verringert ist. Der Unterschied in der Regelmäßigkeit der AI-Segregation zwischen Linien und Sorten ist gut gesichert und kann somit als konstanter (genetischer) Art angesehen werden.

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 (14:14) AI-Segregation führen, (2) unvollständige Separation Quadrivalenter, die zu "laggards" 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 teil-

weise Verbesserung bzw. Beseitigung aller dreier Ursachen etwa in gleichem Maße an der größeren Regelmäßigkeit des Meioseablaufs in den Linien beteiligt war. Dies dokumentieren sowohl die größeren Häufigkeiten von Bivalenten und konvergenten Quadrivalenten als auch die reduzierten Uni- und Trivalentfrequenzen der Linien.

Auf der Basis gleicher Erwartung regelmäßiger bzw. unregelmäßiger Chromosomenverteilung für alle sieben Chromosomensätze schätzten REINBERGS et al. (1970) die möglichen Häufigkeiten von 14:14-Verteilung und euploiden Gameten nach folgender Formel:

$$p + (q + r)^7$$

wobei  $p$  = Wahrscheinlichkeit gleicher (2:2) Chromosomenverteilung und  $q + r$  = diejenigen ungleicher (1:1; 1:3 ;  $p + q + r = 1$ ) sind. Die Potenz sieben entspricht der Anzahl verschiedener Sätze. Daraus errechneten sich folgende Erwartungswerte (REINBERGS et al. 1970):

P- Wert	Prozent AI- Zellen mit 14:14	Prozent Gameten euploid	aneuploid 2x-1, 2x+1
0,50	21,0	0,8	5,5
0,80	37,0	21,0	35,6
0,90	54,0	44,0	37,2
0,95	72,0	69,8	25,7

Die Tabelle zeigt, daß bei völlig zufälliger Chromosomenverteilung ( $p = 0,5$ ) nur 21 % der AI-Zellen 14:14 segregieren würden und nur 0,8 % Gameten euploid wären. Demnach deuten die eigenen Ergebnisse wie auch die anderer Autoren ein erhebliches Maß an Vorzugssegregation an. REINBERGS et al. (1970) berichteten 42 bis 62 % Zellen mit 14:14-Segregation in Ausgangssorten und 54 bis 70 % in Linien aus Kreuzungen dieser Sorten. Auch FEDAK (1975) stellte einen gewissen Trend zu regelmäßiger Segregation in Kreuzungen (57 bis 72 % 14:14) gegenüber den Ausgangssorten (49 bis 64 %) fest. Schließlich beobachtete auch ROSENDAHL (1944) Häufigkeiten normaler AI-Zellen von 40 bis 83 %, die mit den eigenen Ergebnissen gut übereinstimmen, obwohl das Paarungsverhalten sehr unterschiedliche Resultate lieferte (s.oben). Die Schätzung von REINBERGS et al. (1970) erwartet bei 54 % normaler Verteilung 44 % euploide Gameten. Wäre diese Erwartung realistisch, dann müßten in den Nachkommenschaften euploider Pflanzen wesentlich mehr aneuploide auftreten, als tatsächlich beobachtet

werden. Verschiedene Autoren fanden ca. 40 bis 50 % Aneuploide (s. METTIN und TSCHAWDAROFF 1966). Demnach kann die Formel von REINBERGS et al. (1970) nicht in dieser allgemeinen Form ohne Einschränkung Geltung haben. Dieses bestätigten die detaillierten Untersuchungen von SIMONSEN (1973; 1975) in Lolium perenne und Festuca pratensis ( $2n=4x=28$ ). Seine Schätzung der erwarteten zygotischen Chromosomenzahl stimmte nur unter folgenden Voraussetzungen gut mit der beobachteten überein; Gameten mit 14, 15 und 16 Chromosomen haben gleiche Lebensfähigkeit, solche mit 12 und 13 Chromosomen eine auf die Hälfte bzw. ein Viertel reduzierte, und aneuploide Gameten werden nur durch einen Elter übertragen. SIMONSEN fand bei Lolium (1973) 48 und 45 % normale AI-Zellen und 52 % euploide Nachkommen; in Festuca (1975) beobachtete er 57 % normale AI und 74 % euploide Nachkommen.

Der deutliche Unterschied in der Regelmäßigkeit der Anaphase-Segregation zwischen beiden Arten erfordert einen Vergleich früherer Meiose-Stadien. In MI sind die Häufigkeiten verschiedener Chromosomenkonfigurationen etwa gleich; Lolium vs Festuca: I 0,49 vs 0,43, II 8,81 vs 8,25, III 0,16 vs 0,14, IV 2,35 vs 2,64. Auffallend ist aber, daß der Anteil konvergent koorientierter Quadrivalente in Lolium perenne nur 19 % ausmachte, in Festuca pratensis aber 47 %.

Nicht ganz so deutlich, aber doch im Trend recht ähnlich sind die Resultate von McCOLLUM (1958). Auch hier hatte sich gezeigt (s. oben), daß natürliche Dactylis-Tetraploide mehr Zick-Zack Quadrivalente aufwiesen als induzierte. Auch wenn in diesem Fall sicherlich ein erheblicher Univalenteneinfluß auf die AI-Segregation mitspielte, so kann doch daraus nicht allein die festgestellte deutlich verschiedene Regelmäßigkeit der AI erklärt werden: induzierte Tetraploide hatten im Mittel 47 % normale AI-Zellen, natürliche Tetraploide dagegen 96 %. Offenbar ist diese hohe Regelmäßigkeit des AI-Verhaltens ein Charakteristikum natürlicher Auto-tetraploider. 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". erinnert man sich an das Metaphase-Verhalten der beiden letztgenannten Arten, so fällt auf, daß auch hier bei hohen Quadrivalentenfrequenzen auf eine weitgehend konvergente Chromosomenkoorientierung eine weitgehend normale Anaphase-Chromosomensegregation folgt. Analog beobachtete CARROLL (1966) in Anthoxanthum ovatum ( $2n=4x=20$ ), daß "non-disjunctional" Ringquadrivalente wesentlich zur ungleichmäßigen Anaphase-Separation bei-

tragen. Diese Zusammenhänge zwischen Quadrivalentorientierung und Segregation treffen auch für das hier untersuchte Material zu.

#### 4.2.4. Tetradenbildung

Das Tetradenstadium schließt die Meiose ab. Deshalb stellen Unregelmäßigkeiten in Tetraden gewissermaßen die Summe aller meiotischen Störungen dar. Tetradenuntersuchungen können also einen guten Überblick über die Regelmäßigkeit des Meioseablaufes geben (MÜNTZING 1951). Hinzu kommt, daß solche Beobachtungen relativ einfach und schnell durchgeführt werden können. Andererseits ist ihr Informationswert natürlich limitiert, weil Anomalien und ihre Ursachen nicht näher beschrieben und erklärt sondern nur als "Mikronuklei" oder auch Spindelabnormalitäten festgehalten werden können (s. Abb. 13 h, S. 81).

Die Ergebnisse der Tetradenuntersuchungen an dem beschriebenen Material entsprechen den Resultaten der AI-Segregation. Die Tabellen 28 a,b (S. 99/100) zeigen einen deutlichen Unterschied zwischen Linien (78 % normale Tetraden) und Ausgangssorten (66 % normal), der statistisch hoch signifikant ist (Tab. 14, 15, S. 83).

Die maximale Anzahl von Mikronuklei pro 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 pro Tetrade die bei den Ausgangssorten (0,77) fast doppelt so hoch ist, wie bei den Linien (0,40). Es sei darauf hingewiesen, daß besonders diese Tetradenergebnisse sich auf große Zellzahlen stützen und damit sicherlich sehr zuverlässig sind. Die Resultate zeigen auch sehr gute Übereinstimmung mit den von FRIMMEL und GAUL (1969) berichteten. Sie hatten in der  $F_6$ -Generation in Linien, die mit den hier untersuchten nahe verwandt sind, 77 % Tetraden ohne Mikronuklei gefunden; in den auch hier untersuchten Ausgangssorten beobachteten sie 62 % normale Tetraden. Zwei Pflanzen aus negativer Selektion zeigten sogar nur 40 % regelmäßige Tetraden. In den selben Ausgangssorten fanden GAUL und FRIEDT (1976) 56 % regelmäßige Tetraden, in daraus selektierten Linien der  $F_{10}$  1973 aber immerhin 79 %. 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 häufig (ca. 10 % der Tetraden) auftraten.

OKAMOTO fand, daß solche Tetradenanomalien auch in diploider Gerste in geringerer Häufigkeit vorkommen und brachte ihr Auftreten mit der genischen Regulation der Chromosomenpaarung in Zusammenhang (OKAMOTO und GAUL 1976). In Hordeum bulbosum ist dagegen offenbar die Tetradenbildung völlig normal, wie VON BERG (1936) berichtete. Auch in natürlichem Avena macrostachya fanden BAUM und RAJHATHY (1976), daß "tetrads with micronuclei were extremely rare".

Weitgehend normale Tetradenbildung wurde auch von Tetraroggen berichtet. So fanden HOSSAIN und MOORE (1975) in drei Populationen, die nicht bzw. auf hohen und niedrigen Samenansatz (regelmäßige und unregelmäßige Meiose) selektiert worden waren, folgende Häufigkeiten regelmäßiger Tetraden: 86 % - 85 % - 82 %. Bereits MÜNTZING (1951) hatte in seiner umfangreichen Vergleichsuntersuchung diploiden und tetraploiden Roggens relativ hohe Regelmäßigkeit der Tetradenbildung gefunden. Pflanzen unbekannter exakter Chromosomenzahl von vier "Sorten" zeigten folgende Werte für "Mikronuklei pro Tetrade" und "Prozent normale Tetraden": 0,63/68 % - 0,41/77 % - 0,54/73 % - 0,49/73 %. Fünf euploide Pflanzen hatten im Mittel 0,32 Mikronuklei pro Tetrade und 82 % normale Tetraden.

Die Mikronukleizahlen streuten in der Regel zwischen 1 und 4 und betrug nur ganz selten bis 7; auch dies ein deutlicher Unterschied zu vielen Ergebnissen von Tetragerste, insbesondere auch den eigenen (s.oben). MÜNTZING (1951) beurteilte Tetradenanomalien, insbesondere die Mikronukleianzahl, aufgrund seiner Untersuchungen als gutes Maß der meiotischen Unregelmäßigkeiten.

In Arrhenatherum elatius und Agropyron cristatum beobachteten MYERS und HILL (1940) erhebliche Häufigkeiten von Tetraden mit Mikronuklei, die die Autoren allerdings weitgehend auf die relativ häufigen Univalente in MI zurückführen konnten.

#### 4.2.5. Zusammenhänge meiotischer Merkmale

##### 4.2.5.1. Korrelationen

Die Tabellen 29 a und b (S.101) geben Zusammenstellungen der Korrelationskoeffizienten zwischen den verschiedenen meiotischen Daten für unbehandelte Ausgangssorten (Tab. 29 a) und selektierte Linien (Tab. 29 b).

Es ist zunächst auffallend, daß in den Ausgangssorten die Chiasma-Frequenz mit keinem anderen Merkmal signifikant korreliert ist. Die Bivalentfrequenz zeigt einen negativen ( $r = -0,13$ ), die Quadrivalentfrequenz einen positiven Zusammenhang ( $r = +0,16$ ) mit der Chiasma-Frequenz/Pflanze/PMZ. Alle MI-Daten der Linien zeigen engere Beziehungen zur Chiasma-Frequenz, wobei auch hier die II-Häufigkeit negativ ( $r = -0,75^{***}$ ) und die Quadrivalent-Frequenz positiv ( $r = +0,79^{***}$ ) mit ihr korreliert sind. Auch bei den Linien sind die Korrelationen der Chiasmahäufigkeit mit späteren Meiose-Stadien schwächer, erreichen aber für "Regelmäßige Tetraden" annähernd signifikante Größenordnung ( $r = +0,56$ ).

Die Ergebnisse zeigen, daß II und IV bei Sorten und Linien hochgradig negativ miteinander korreliert sind. Auch I und III zeigen bei Ausgangssorten ( $r = +0,51^*$ ) und Linien ( $r = +0,86^{***}$ ) eine relativ enge, allerdings positive Korrelation, was auf die Entstehungsweise von I und III als "verhinderten" IV hinweist. Wie schon bei der Chiasma-Frequenz festgestellt, sind die Korrelationen auch der anderen MI-Daten der Linien fast alle relativ eng und statistisch signifikant, während dies bei den Ausgangssorten (abgesehen von Kausalzusammenhängen) nicht der Fall ist. Dies deutet auf eine gewisse verbesserte Regelmäßigkeit der Chromosomenpaarung bzw. des MI-Verhaltens in den Linien gegenüber den Ausgangssorten hin. Es ist auf jeden Fall sicher, daß die größere Bivalent-Häufigkeit der Linien nicht durch Unregelmäßigkeiten der Chiasmabildung verursacht ist. Die entsprechenden Korrelationen der Chiasma-Zellvarianz mit den Häufigkeiten der MI-Konfigurationen zeigen keine wesentlichen Unterschiede zwischen Sorten und Linien an. Allerdings deutet der etwas höhere Korrelationskoeffizient für die Beziehung Chiasma-Zellvarianz/Chiasma-Frequenz erneut auf eine größere Unregelmäßigkeit der Chiasmabildung bei den Sorten hin (Tab. 30, S.103).

Bezüglich der Zusammenhänge zwischen MI- und späteren Meiose-Daten ist besonders auf das Merkmal "Chromosomen in II und IV" hinzuweisen (Tab. 29, S.101). In beiden Populationen sind die Korrelationen dieses Merkmals mit "Regelmäßigen AI-Zellen" und "Regelmäßigen Tetraden" relativ hoch und bei den Ausgangssorten sogar signifikant (II+IV/Tetraden :

$r = +0,50^*$ ). Auf der Suche nach den Ursachen der beobachteten Regelmäßigkeit später Meiosestadien der Linien stößt man auf das Merkmal "Chromosomen in II und konvergenten IV", das signifikant mit "Regelmäßigen AI-Zellen" korreliert ist ( $r = +0,65^*$ ). Der vergleichbare Korrelationskoeffizient der Ausgangssorten deutet keinerlei Zusammenhang an ( $r = -0,03$ ). Insgesamt gesehen verdeutlichen beide Tabellen (29 a, b, S.101) den offenbar doch entscheidenden Einfluß der Chiasmafrequenz auch auf die Regelmäßigkeit späterer Meiosestadien. Daher würden diese Ergebnisse durchaus die Empfehlung rechtfertigen, Genotypen mit hoher Chiasma-Frequenz zur Tetraploidisierung zu verwenden und auch späterhin zu selektieren, wenn dieses Verfahren nicht zu aufwendig wäre.

#### 4.2.5.2. Regressionen auf Einzelpflanzenbasis

Die Regressionsanalyse gibt Aufschluß über den Anteil der durch die Chiasma-Variation bedingten Streuung der meiotischen Daten. In den Abb. 14 a bis 14 l (S.122) sind diese Regressionen auf der Basis von Einzelpflanzenmittelwerten grafisch dargestellt. Ganz allgemein fällt zunächst auf, daß der Einfluß der Chiasma-Frequenz bei den Linien (sowohl in positiver als auch negativer Richtung) stärker ausgeprägt ist. Dies hatten schon die Korrelationen angedeutet. Im einzelnen zeigt sich, daß die Univalent-Häufigkeit - mit zunehmender Chiasma-Frequenz bei den Linien sehr viel stärker abnimmt, als bei den Sorten. Dies hat sicherlich einen wesentlichen Anteil an der meiotischen Regularisierung der Linien. Andererseits aber nimmt die Bivalent (II)-Frequenz gerade in den Linien mit zunehmender Chiasmahäufigkeit rasch ab, während die Quadrivalent (IV)-Häufigkeit ebenso drastisch zunimmt. Strebt man nun hohe Chiasma-Zahlen an, so erreicht man damit in den hier untersuchten Linien ebenso wie in den Ausgangssorten keine Bivalentenerhöhung, d.h. keine Diploidisierung der Meiose. Die Anzahl der Chromosomen in Bi- und Quadrivalenten insgesamt (Abb. 14 f) ist allerdings bei den Linien hoher Chiasma-Frequenz höher als bei den Sorten; für Chromosomen in I + III (Abb. 14 e) verhält es sich umgekehrt. Die Abb. 14 g macht deutlich, warum Quadrivalente in den Linien mehr meiotische Regelmäßigkeit bedingen als in den Sorten; der Anteil konvergent koorientierter Quadrivalenter nimmt nämlich mit zunehmender Chiasma-Zahl bei den Linien im Gegensatz zum Ausgangsmaterial zu. Etwa ähnlich verhalten sich die Häufigkeiten konvergenter und paralleler Koorientierungen (Abb. 14 h). Die Anzahl Chromosomen in Bi- und konvergenten Quadrivalenten

nimmt mit zunehmender Chiasma-Frequenz -bedingt durch die Abnahme der Bivalenten- in den Linien deutlicher ab als in den Sorten (Abb. 14 i). Andererseits ist der 'Disjunction Index' -wie aufgrund der Uni- und Tri-valent-Frequenzen zu erwarten- in den Linien bei höherer Chiasma-Häufigkeit deutlich höher als im Ausgangsmaterial.

Die Regressionsgeraden der untersuchten späteren Meiose-Stadien auf die Chiasma-Häufigkeit unterscheiden sich in ihrer Steigerung nur unwesentlich, dafür aber deutlicher in den Niveauunterschieden. Für alle Chiasma-Werte sind sowohl die Häufigkeiten normaler AI-Zellen als auch regelmäßiger Tetraden der Linien deutlich höher als der Sorten (Abb. 14 k und 14 l). Die Varianzanalysen der Regressionen bestätigen, daß die Koeffizienten für die beiden letztgenannten Merkmale sich nicht signifikant von "null" unterscheiden (Tab. 31, S.104). Dagegen sind die Regressionskoeffizienten der MI-Daten der Linien alle signifikant, die der Sorten nicht. Die Homogenitätstests zeigen allerdings keine gesicherten Unterschiede zwischen den Regressionen beider Populationen an (Tab. 32, S.105).

#### 4.2.5.3. Regressionen auf der Basis von Zellpopulationen (Chiasmaklassen)

Die Chiasmafrequenz in Hordeum ist genisch kontrolliert (GALE und REES 1970). Es handelt sich dabei um ein polygenes System mit additiven und nichtadditiven Geneffekten; hohe Chiasmafrequenz ist dominant über niedrige. Der stärkste Effekt geht dabei von einem oder mehreren (gekoppelten) Genen auf Chromosom 2 aus (GALE und REES 1970).

Die vorhergehenden Untersuchungen haben gezeigt, daß die Chiasma-Frequenz eines Genotyps (Pflanze) weitgehend die Art seiner Chromosomenpaarung, d.h. verschiedener Chromosomenkonfigurationen, bestimmt. Damit wurde auch hier bestätigt, daß es Unterschiede im Paarungsverhalten gibt, die nicht von Außenfaktoren, sondern vom Genotyp bestimmt werden. Darüberhinaus stellt sich die Frage, ob es auch erblich bedingte Unterschiede im Paarungsverhalten zwischen Linien und Sorten bei gleicher Chiasma-Frequenz gibt. Um dies festzustellen, wurden die mittleren Chromosomenkonfigurationen von PMZ mit bestimmter Chiasma-Anzahl für Linien und Ausgangssorten ermittelt. Die Ergebnisse sind in Abb. 15, S.124(s.a. Tab. 30, S.103) dargestellt. Die Abbildungen 15 a und c zeigen, daß die I- und III-Häufigkeiten mit der Chiasma-Frequenz pro PMZ rasch abnehmen. Dabei unterscheiden sich die jeweiligen Werte für beide Populationen nur wenig, diejenigen der Linien sind aber für fast alle Chiasma-Häufigkeiten niedriger.

Die Bi- und Quadrivalent-Frequenzen verhalten sich umgekehrt proportional zueinander. Während Bivalente in PMZ höherer Chiasma-Frequenz seltener auftreten, kommen Quadrivalente dort häufiger vor und umgekehrt. Hierbei sind die Unterschiede zwischen den Kurven für Bi- und Quadrivalente größer, wenn auch nicht signifikant, d.h. für fast alle Chiasma-Zahlen ist die II-Häufigkeit der Linien höher, ihre IV-Frequenz aber niedriger als die der Ausgangssorten. Dieser Unterschied kann in Anlehnung an die Ergebnisse von HAZARIKA und REES (1967) und HOSSAIN und MOORE (1975) bei autotetraploidem Secale cereale folgendermaßen erklärt werden. Die genotypische Kontrolle der Chromosomenpaarung bei Autotetraploiden erfolgt auf zweierlei Weise:

- (1) durch Regulierung der Chiasma-Anzahl,
- (2) durch Regulierung der Chiasma-Verteilung bzw. ihrer Lokalisierung (HAZARIKA und REES 1967; JONES 1967).

Der letztgenannte Mechanismus kann dazu führen, daß bei gleichen Chiasma-Frequenzen verschiedener Genotypen dennoch verschiedene Chromosomenkonfigurationen (z.B. 2 II statt 1 IV) gebildet werden. Unterschiede zwischen Genotypen in Bezug auf die Chiasma-Anzahl (1) würden sich in voneinander abweichenden Steigungen der Regressionsgeraden dokumentieren, während Unterschiede in der Chiasma-Verteilung (2) lediglich das Niveau der jeweiligen Regressionsgeraden verändern würden. Diese Modellvorstellungen finden ihre volle Bestätigung in den zitierten Roggenuntersuchungen (HAZARIKA und REES 1967), wo in allen Genotypen die Quadrivalent-Frequenz mit der Chiasma-Frequenz/PMZ etwa gleich stark zunimmt, aber signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten (Niveaus) auftreten. Die eigenen Ergebnisse deuten ähnliche Zusammenhänge an. Die Regressionen aller MI-Daten auf die Chiasma-Frequenz sind statistisch gesichert (Tab. 33, S.106). Dabei unterscheiden sich allerdings die Steigungen (Regressionskoeffizienten) für Linien und sorten jeweils nicht, wie der Homogenitätstest zeigt (Tab. 34, S.107). Für Bivalente und Quadrivalente deuten die Ergebnisse (Abb. 15 b, d, S.124) leichte Unterschiede der Mittelwerte an (s.a. Tab. 35, S.107 für die dazugehörigen Korrelationen).

Zusammenfassend können die Ergebnisse der Regressionsanalysen folgendermaßen interpretiert werden. Die Regressionen auf Zellpopulationsbasis basieren auf den mittleren Chromosomenkonfigurationen aller PMZ mit bestimmter Chiasma-Frequenz. Dabei werden abweichende Verhaltensweisen einzelner Pflanzen (Genotypen) maskiert und bleiben ohne wesentlichen Einfluß auf die Größe der Regression insgesamt. Die Regressionsanalyse auf Einzel-

pflanzenbasis dagegen offenbart Einzelpflanzenunterschiede; Abweicher beeinflussen die Höhe der Regression unmittelbar. Die Tabelle 16 (S. 86-) zeigt, daß die Chiasma-Variabilität zwischen Linienpflanzen größer ist (insbesondere nach unten) als bei Pflanzen der Sorten; gleichzeitig sind bei den Linien die Korrelationen zwischen Chiasmata/Pflanze und MI-Daten wesentlich enger als bei den Sorten (Tab. 29 b und 29 a, S. 101-). Demnach ist in den Linien durch eine geringfügige Reduktion der Chiasma-Frequenz in Verbindung mit einer differenzierten und regulierten (kontrollierten) Chiasma-Lokalisierung -etwa in Richtung auf die verstärkte Bildung terminaler Chiasmata- offenbar eine generelle Erhöhung der Regelmäßigkeit des Meioseablaufes erreicht worden. Diese ist erkennbar an erhöhter Bivalentfrequenz und Häufigkeit konvergenter Quadrivalenter, verbesserter AI-Segregation und reduzierten Tetradenanomalien.

#### 4.2.6. Zusammenhänge zwischen Meiose-Daten und der Fertilität

Die Meiose-Ergebnisse wurden von jeweils einzelnen Ähren zufällig entnommener Einzelpflanzen gewonnen. An den verbliebenen Ähren dieser Pflanzen wurden die Fertilitätsbestimmungen vorgenommen. Es ist bekannt, daß zwischen den verschiedenen Ähren einer autotetraploiden Pflanze und selbst zwischen Blüten einer Ähre (ja sogar zwischen Antheren einer Blüte) erhebliche Differenzen in der Regelmäßigkeit des Meioseablaufs und in der Fertilität auftreten können (REES und NAYLOR 1960; KÜNZEL 1963; HOSSAIN 1976). Diese Unterschiede können entwicklungs- und/oder umweltbedingt sein. Daher sind von vorneherein keine sehr engen Korrelationen zwischen so gewonnenen meiotischen Daten und dem Samenansatz sowie anderen morpho-physiologischen Merkmalen zu erwarten.

Die folgende Tabelle 36 (S. 108) gibt eine Zusammenfassung der Korrelationskoeffizienten der untersuchten Meiose-Merkmale mit dem prozentualen Samenansatz. Es fällt zunächst auf, daß die Koeffizienten nicht sehr hoch sind, was aus den obigen Überlegungen erklärlich ist. Hauptsächlich die Korrelationen der späteren Stadien AI und Tetraden mit dem Samenansatz erreichen etwas höhere Werte und fast die Größenordnung der statistischen Sicherheit. Allerdings zeigen die Korrelationskoeffizienten keinen nennenswerten Unterschied zwischen Linien und Sorten an. Das gleiche gilt auch für die Regression des Samenansatzes auf regelmäßige AI-Zellen und normale Tetraden. In Abbildung 16 (S. 125) sind die entsprechenden Regressionsgeraden in die

Streudiagramme hineingezeichnet. Die Geraden zeigen nur geringe Steigung und verlaufen annähernd parallel.

Dies bedeutet, daß die Abhängigkeit des Samenansatzes von der Regelmäßigkeit des Meioseablaufes bei Sorten und Linien etwa gleich stark ausgeprägt ist. Allerdings ist die Meiose-Regelmäßigkeit bei den Linien erheblich größer als bei den Sorten, wie die obigen Ergebnisse gezeigt haben und aus Abbildung 16 ersichtlich ist. Die Streudiagramme dieser Abbildung verdeutlichen, daß der Samenansatz der Linien gerade eben um die verbesserte AI- und Tetradenregelmäßigkeit erhöht ist und aufgrund dieser Punktwolken würde man wesentlich engere Korrelationen und Regressionen erwarten, als tatsächlich errechnet werden. Sicherlich spielen hier die eingangs erwähnten methodischen Probleme eine große Rolle, da abweichende Ergebnisse nur einer Pflanze die Korrelation erheblich schwächen, d.h. maskieren, oder sogar umkehren können. So werden gute Übereinstimmungen zwischen solchen Merkmalen auch in der Literatur häufig nur bei sehr wenigen Einzelwerten gefunden und weisen damit sicherlich ein hohes Maß an Zufälligkeit auf.

Beispielsweise beruhte auch FEDAK's (1975) Befund, daß AI-Segregation und Fertilität eng korreliert seien, auf nur acht Einzelwerten. Andererseits fanden HOSSAIN und MOORE (1975) in ihrer umfangreichen Untersuchung tetraploiden Roggens in einer unselektierten und einer negativ selektierten Population nur niedrige, nicht signifikante Korrelationen zwischen Chiasma-Frequenz, Disjunction Index und Regelmäßigen Tetraden einerseits und dem Samenansatz andererseits. Dagegen waren die Korrelationen in einer positiv selektierten Population hoch signifikant (etwa  $r = +0,4$ ). Beim Vergleich mit den eigenen Ergebnissen ist zu berücksichtigen, daß Roggenpopulationen Gemische von Genotypen darstellen, die größere Selektionsmöglichkeiten bieten als Selbstbefruchter-Populationen, deren zyto-genetische Variabilität selbst nach einer Behandlung wie der angewendeten begrenzt ist. Darüber hinaus sind die Ergebnisse in der Literatur durchaus widersprüchlich. Sowohl WALTHER (1959) als auch MOORE (1963) konnten in Tetraroggenpopulationen keine signifikanten Korrelationen zwischen meiotischem Verhalten und dem Samenansatz nachweisen. ROSEWEIR und REES (1962) und HAZARIKA und REES (1967) dagegen befanden für Tetraroggen mit engen Korrelationen zwischen Chiasma-Frequenz und Chromosomenpaarung, daß der Samenansatz mit zunehmender Quadrivalentfrequenz erhöht werden kann. Andererseits führte ÅASTVEIT (1968) den höheren Samenansatz mancher Linien auf höhere Bivalent- und niedrigere Quadrivalentfrequenz zurück. SIMONSEN (1973) fand in autotetraploidem Lolium perenne keinen gesicherten Zusammen-

hang zwischen AI-Daten und dem Samenansatz. In Festuca pratensis ( $2n=4x=28$ ) dagegen beobachtete er eine signifikante, wenn auch nicht sehr enge Korrelation ( $r= +0,30^*$ ) zwischen der Häufigkeit normaler AI-Gruppen und dem Samenansatz.

Die Untersuchungen BOSEMARK's (1967) haben gezeigt, daß nicht nur Störungen im Ablauf der Meiose selbst, sondern auch in post-meiotischen Pollenbildungsstadien zur Bildung unbalanzierter Gameten und zu erheblicher Pollensterilität führen können. In autotetraploiden Zuckerrüben ( $2n=4x=36$ ) beobachtete der gleiche Autor häufige überzählige Mikrosporen im Tetradenstadium, die offenbar das Ergebnis amitotischer Teilungen und Fragmentierungen aufgrund von Störungen der Phragmoplasten- und Zellwandbildung waren. Die Häufigkeit der Aberrationen war dabei in ingezüchtetem Material größer als in heterozygoteren Stämmen.

Solche aberranten Teilungen wurden auch in den hier untersuchten Tetragerten beobachtet, allerdings nicht in dem von BOSEMARK berichteten Ausmaß.

Es wurde schon wiederholt darauf hingewiesen und ist allgemein akzeptiert, daß autotetraploide Individuen aufgrund der Bildung aneuploider oder/und unbalanzierter Gameten mehr oder weniger steril sind. Untersuchungen an Tetraroggen haben gezeigt, daß es sich dabei offenbar überwiegend um diplontische und weniger um haplontische Sterilität handelt. Nach den Beobachtungen von HÅKASON und ELLERSTRÖM (1950) sind hauptsächlich Störungen der Befruchtung bzw. verhinderte Befruchtung sowie frühe Embryoabortion für die geringere Fertilität von Tetraroggen verantwortlich. Dementsprechend lassen sich auch die in der eigenen und anderen Untersuchungen gefundenen schwachen Zusammenhänge zwischen den meiotischen Daten und der Fertilität erklären. Die Befruchtung und Samenbildung werden sicherlich von einer Vielzahl innerer (genetischer) und äußerer Faktoren beeinflusst, so daß die zytologischen 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 zytologische Regelmäßigkeit Grenzen gesetzt.

## 5. SCHLUSSFOLGERUNGEN UND AUSBLICK

Die Auswertung der umfangreichen Literatur über zahlreiche autopolyploide Arten zeigt, daß deren zytologische Stabilisierung im Laufe der Generationen grundsätzlich auf verschiedene Weise möglich ist: (1) durch eine Erhöhung der Bivalentenrate und gleichzeitig Abnahme von Uni-, Tri- und Quadrivalenten, oder (2) durch eine Zunahme der Quadrivalentenfrequenz bei gleichzeitiger Reduktion von Uni-, Bi- und Trivalenthäufigkeiten. Erhöhte Bivalentbildung (1) wurde unter anderem beobachtet in Mais (GILLES und RANDOLPH 1951), in einer Brassica-Art (SWAMINATHAN und SULBHA 1959), in Pennisetum typhoides (GILL et al. 1969; JAUHAR 1970), in dem Deutschen Weidelgras von DE ROO (1968), in tetraploidem Tradescantia-Bastardmaterial (SKIRM 1942) und in verschiedenen Tetraroggenpopulationen (HILPERT 1957; PLARRE 1954; ÅASTVEIT 1968). Die höheren Bivalentenraten, die häufig nach positiver Selektion auf Samenansatz gefunden wurden, deuten eine beginnende Diploidisierung (Bivalentisierung) an, so wie es auch bei verschiedenen natürlichen Autoploiden der Fall ist (s. Abschnitt 2.2.2., S. 15).

AVIVI (1976) kommt zu dem Schluß, daß die Mechanismen der zytologischen Diploidisierung in Allopoloiden und Autoploiden dieselben sind und auf der räumlichen Chromosomenverteilung in prämeiotischen Zellen beruhen. Die Autorin beobachtete in Autotetraploiden eines "low-pairing" Genotyps von Triticum longissimum deutlich weniger Quadrivalente als erwartet.

In einigen Fällen war nach positiver Selektion auf Fertilität eine Erhöhung der Quadrivalentenfrequenz (2) die Folge. So z.B. im Deutschen Weidelgras von CROWLEY und REES (1968) und in verschiedenen Roggenpopulationen bzw. Inzuchtlinien (MÜNTZING 1951; ROSEWEIR und REES 1962; HAZARIKA und REES 1967). Dieser zweite Weg der meiotischen Normalisierung setzt die regelmäßige Verteilung der Quadrivalente voraus. Es konnte bei verschiedenen natürlichen Autotetraploiden nachgewiesen werden, daß auch die natürliche Selektion in dieser Richtung wirksam ist wie z.B. in Avena macrostachya (BAUM und RAJHATHY 1976), Epilobium angustifolium (MOSQUIN 1967), Briza media (MURRAY 1976), Dactylis spp. (McCOLLUM 1958). Auch die eigenen Ergebnisse beweisen, daß dieser Weg bei autotetraploiden Gersten züchterisch nachvollzogen werden kann.

Die zitierten Resultate zeigen allerdings, daß generalisierende Folgerungen daraus nicht gezogen werden können, denn der Anpassungsprozeß an den polyploiden Zustand kann selbst innerhalb der gleichen Art verschiedene Wege nehmen (s. Lolium perenne und Secale cereale). So schließen auch die eigenen Ergebnisse durchaus nicht aus, daß der Weg der echten "Diploi-

disierung (verbunden mit Bivalentpaarung) in autotetraploider Gerste möglich ist. Dies geht vor allem aus der Tatsache hervor, daß die Variabilität der Bivalentpaarung in unseren Linien doch deutlich gegenüber den Ausgangssorten erhöht ist. Während in letzteren maximal 5,30 Bivalente pro Pflanze pro PMZ beobachtet wurden, waren es in den Linien maximal 6,83 Bivalente.

Ein weiterer Fortschritt in Richtung auf eine Bivalentisierung der Meiose setzt die Induktion zusätzlicher struktureller und genischer Veränderungen für eine effiziente Chromosomendifferenzierung voraus. Die Effektivität des angewandten Diploidisierungsverfahrens mußte dazu verbessert werden. Ansatzpunkte dafür liefert das von DOYLE (In Vorbereitung) vorgeschlagene Programm zur "Allotetraploidisierung von Mais". DOYLE verwendet verschiedene Populationen mit möglichst vielen Markierungsgenen, behandelt sie über mehrere Jahre mit Mutagenzien, zieht Inzucht-Linien 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 Chromosomenspaltung 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 höchsten Prozentsatz rezessiver Nachkommen, d.h. der ausgeprägtesten Vorzugspaarung werden weiterverwendet. In einem solchen Programm könnten auch gezielt Genotypen mit Paarungssuppressoren (AVIVI 1976) verwendet werden, sofern sie in der natürlichen Mannigfaltigkeit vorhanden sind. Bei Hordeum sind solche Formen nicht bekannt, wohl aber zahlreiche induzierte Mutanten mit verändertem meiotischem Verhalten (s. NILAN 1964), deren Eignung aber erst überprüft werden müßte. Bei fremdbefruchtenden Arten wie dem Roggen dürften die Aussichten, solche Genotypen mit "Paarungsgenen" zu finden, günstiger sein.

Die Normalisierung des meiotischen Verhaltens schlägt sich nieder in einer Erhöhung der Fertilität, wenn auch für das untersuchte Material gesicherte Korrelationen wegen modifikativer Außeneinflüsse nicht gefunden wurden. Dabei kann allerdings eine Vitalitätsverbesserung etwa gleichen Ausmaßes nicht erwartet werden, wie die auf der Basis großer Pflanzenzahlen ermittelten positiven, aber schwachen Korrelationskoeffizienten anzeigen (Tab. 10 und 11, S. 79).

Auch die Ergebnisse von Leistungsprüfungen machen deutlich, daß die bisher erzielten Ertragssteigerungen weitgehend durch höheren Samenansatz erreicht wurden (Tab. 12, 13, S. 80). Ein Verfahren der "Allotetraploidisierung" mit praktisch-züchterischer Zielsetzung mußte deshalb nicht nur auf eine meiotische Regularisierung mit entsprechender Fertilitätsverbesserung

zung 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 wirkungsvoll strukturveränderte und 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 angewendete 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.

Die hier untersuchten Linien entstanden bereits in einem frühen Stadium des Diploidisierungsprogrammes und gehen auf nur fünf Ausgangssorten zurück. Da diese aber bis zu siebenmal bestrahlt und in drei Zyklen gekreuzt wurden (s. Abb. 4, S.112) konnten Rekombinationen stattfinden. Damit ist auch ein gewisses Ausmaß an genetisch gesteuerter Quadrivalentorientierung und verbesserte Fertilität bereits in der  $F_3$  ( $F_5$  in bezug auf die erste Kreuzung) erklärbar. Die Ergebnisse schließen daher einen besseren Erfolg in einem späteren Stadium und bei Verwendung möglichst vieler verschiedener Genotypen nicht aus.

Für die effiziente Selektion auf Fertilität sowohl als auch auf Vitalität dürfte der Kornertrag pro Einzelpflanze als das Merkmal, das der Wirkung aller Einflußgrößen unterliegt, am besten geeignet sein.

## 6. ZUSAMMENFASSUNG

- (1) Autopolyploide Formen, die sich in der Regel durch einen gigas- Effekt auszeichnen, zeigen aufgrund von Uni- und Multivalentbildung in der Meiose gestörte Gametenbildung, reduzierten Samenansatz und geringeren Kornertrag als ihre diploiden Ausgangsformen.
- (2) In einem Programm zur "Diploidisierung autotetraploider Gerste" wurde versucht, mit Hilfe von Mutationsauslösung und Bastardierung das zyto-genetische und physiologische Verhalten der Autoploiden dem der Diploiden anzugleichen und damit regelmäßige Gametenbildung und volle Fertilität zu erreichen.
- (3) Eine Nachkommenschaft (Nr. 42) aus der multiplen Kreuzung von fünf verschiedenen Tetragersten nach bis zu siebenmaliger Bestrahlung erwies sich schon in  $F_3$  1965 als besonders fertil. Weitere Auslesen in den Folgejahren brachten keine Verbesserung der Fertilität.
- (4) a) Linien aus der Nachkommenschaft zeigten in ihrer  $F_9$ -,  $F_{10}$ - und  $F_{11}$ - Generation signifikant höheren absoluten und relativen Kornansatz als die Ausgangssorten.  
b) Eine Häufigkeitsanalyse des Samenansatzes der  $F_{10}$  1975 ergab hochsignifikant mehr fertile Pflanzen (> 80 % Ansatz) in den Linien als in den Sorten.  
c) Eine positive und negative Fertilitätsauslese in Ausgangssorten und Linien zeigte in den Nachkommenschaften keine Wirkung auf Mittelwerte und Häufigkeitsverteilungen des Ansatzes.
- (5) Die Fertilität (Samenansatz) zeigte einen nur schwachen Zusammenhang mit Merkmalen der Vitalität (Blüten/Ähre, Ähren/Pflanze).
- (6) a) In Drill-Leistungsprüfungen übertrafen alle geprüften Stämme den mittleren Kornertrag der Ausgangssorten, erreichten aber nur maximal 67 % der diploiden Sorten "Villa".  
b) Die Erhöhung des Kornertrages läßt sich in erster Linie auf die Verbesserung des Samenansatzes zurückführen.  
c) Weitere Ertragssteigerungen erfordern eine wesentlich verbesserte Bestockungsfähigkeit der Tetraploiden.

- (7) a) In der Meiose zeigten die Linien der  $F_{10}$  1975 eine im Vergleich zu den Ausgangssorten deutlich erhöhte Regelmäßigkeit; sie wiesen signifikant mehr Bivalente in MI, mehr normale AI-Zellen und mehr Tetraden ohne Mikronuklei auf.
- b) Die Regelmäßigkeit der Meiose Stadien zeigte bei den Linien größere Abhängigkeit von der Chiasma-Frequenz als bei den Ausgangssorten.
- c) Sowohl das Ausgangsmaterial als auch die selektierten Linien ließen keine Unterschiede in der Quadrivalentbildung zwischen den sieben Chromosomen-Vierergruppen erkennen.
- d) Die Quadrivalente lagen bei den Linien zu 70 % als Ringe und zu 19 % als Ketten vor; bei den Sorten 68 % Ringe und 21 % Ketten.
- e) Die Quadrivalentorientierung der Linien wich deutlich von der der Ausgangssorten ab. Erstere zeigten 61 % alternative Quadrivalente, letztere 51 %. 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.
- (8) Daher war die Chromosomenverteilung in den Linien mit 64 % normalen AI-Zellen erheblich regelmäßiger als in den Ausgangssorten (42 %).
- (9) Aufgrund ihrer ungestörteren Verteilung zeigten die Linien wesentlich regelmäßiger Tetradenbildung: 78 % der Tetraden waren ohne Mikronuklei, 66 % bei den Sorten.
- (10) Die Korrelationen der Metaphase- mit späteren Meiose-Daten waren in der Regel schwach ausgeprägt; signifikante Korrelationen mit "regelmäßiger AI" bzw. "regelmäßigen Tetraden" zeigten die Häufigkeiten von "Chromosomen in Bi- und alternativen Quadrivalenten".
- (11) Der Zusammenhang später Meiose-Merkmale mit dem Samenansatz war gering. Die Linien insgesamt zeigten aber eine mit der Verbesserung des Samenansatzes parallele Erhöhung der Anaphase- und Tetradenregelmäßigkeit.

(12) Die verbesserte Regelmäßigkeit der Reifeteilungen in der Kreuzung 42 läßt sich hauptsächlich auf eine genetische Kontrolle der Quadrivalentorientierung und weniger auf eine zytogenetische "Diploidisierung" zurückführen. Die vollständige zytologische 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 werden besprochen.

7. TABELLEN und ABBILDUNGEN

Tabelle 1: Chromosomenkonfigurationen in Metaphase I der Meiose einiger autotetraploider Gramineen ( $2n=4x=28$ )

Art Autor	Anzahl		Anzahl				% IV <sup>1)</sup>
	PMZ	I	II	III	IV		
<u>Hordeum bulbosum</u> , Wildgerste							
BERG 1936		248	0,08	4,7	0,08	4,6	65,7
CHIN 1941	2)	21				4,2	60,0
LEIN 1948	2)					ca. 3-4	
CAUDERON und CAUDERON 1956		50	0,2	5,6	0,1	4,1	58,6
DAVIES 1958		120	0,05	4,7	-	4,7	67,1
MORRISON und RAJHATHY 1960a		200	0,1	5,4	0,2	4,0	57,1
<u>Hordeum vulgare</u> , Kulturgerste							
PETO 1936		12	0,2	6,8	-	3,6	51,4
ROSENDAHL 1944		30	1,0	10,6	0,2	1,3	18,6
-		278	0,4	9,1	0,4	2,1	30,0
FREISLEBEN 1942		17	1,0	8,9	0,8	1,5	21,4
-		22	0,4	7,0	0,4	3,1	44,3
-		257	0,6	10,1	0,2	1,7	24,3
CAUDERON und CAUDERON 1956		23	0,4	5,3	0,6	3,8	54,3
TSUCHIYA 1953		226	0,2	5,6	0,1	4,1	58,6
1958		82	0,4	7,7	0,1	3,0	42,9
DAVIES 1958		23	0,7	7,1	0,2	3,1	44,3
SMITH 1958						1,9	27,1
MORRISON und RAJHATHY 1960a		125	0,3	4,5	0,1	3,9	55,7
REINBERGS et al. 1970		620					
SHEVTZOV und DAVIDENKO 1974	3)	481	0,5	7,2	0,5	4,3	61,4
-	4)	386	0,2	7,9	0,2	3,4	48,6
FEDAK 1975 "Brant"	2)					5,2	74,3
- "Hybrid 116"	2)					4,6	65,7
- "Kindred"	2)					5,1	72,9
<u>Secale cereale</u> , Kulturroggen							
CHIN 1943	1)	21				1,1	15,7
PAO und LI 1948		69	-	9,1	-	2,5	35,7
MÜNTZING 1951 "Steel rye"		58	0,3	6,0	0,1	3,8	54,3
MORRISON 1956 (1951/1954)	3)	100/100				4,2/3,9	60,0/55,7
HILPERT 1957		169	1,1	9,5	0,6	1,5	21,4
MORRISON und RAJHATHY 1960a		50	0,5	6,1	0,2	3,7	52,9
HAZARIKA und REES 1967 P <sub>1</sub>			0,7	5,8	0,4	3,6	51,4
HOSSAIN und MOORE 1975		400	0,4	8,1	0,2	2,7	38,6
OTLOWSKA 1971			0,5	12,3	0,07	0,7	10,0

Tabelle 1 Fortsetzung

Art Autor	Anzahl PMZ	A n z a h l				% IV <sup>1)</sup>
		I	II	III	IV	
<u>Dactylis glomerata</u> , Knaulgras						
MÜNTZING 1933	19	-	7,0	-	3,5	50,0
MYERS und HILL 1942	2) 1420				3,8	54,3
CURRAN 1961	2) 88				1,9	27,1
McCOLLUM 1958	263	0,02	6,8	0,01	3,6	51,4
- ssp.maritima	406	0,04	5,8	0,01	4,1	58,6
- ssp.lusitanica	500	0,5	5,7	0,2	3,9	55,7
DEVINE 1967	178	1,0	8,7	0,3	2,2	31,4
<u>Lolium perenne</u> , Deutsches Weidelgras						
CROWLEY und REES 1968	C <sub>2</sub> 120	0,5	7,2	0,3	3,0	42,9
	C <sub>7</sub> 120	0,1	5,7	0,1	4,1	58,6
SIMONSEN 1973	829	0,5	8,8	0,2	2,4	34,3
MYERS 1945	2) 2)				4,0	57,1
DeROO 1968	C <sub>2</sub> 2)				2,0	28,6
<u>Arrhenatherum elatius</u> , Franz.Raygras (Glatthafer)						
MYERS und HILL 1940	2) 176				3,8	54,3
MORRISON und RAJHATHY 1960a	150	-	4,3	-	4,8	68,6
<u>Avena strigosa</u> , Schwarzhafer (Rauhafer)						
MORRISON und RAJHATHY 1960a						
Ottawa	125	0,1	5,0	-0,1	4,4	62,8
Japan	200	0,2	5,6	0,1	4,0	57,1
<u>Agropyron cristatum</u> , Kammquecke						
MYERS und HILL 1940	2) 69				3,7	52,9
<u>Agrostis canina</u> , Straußgras						
JONES 1956	307				2,7	38,6
<u>Triticum monococcum</u> , Einkorn						
MORRISON und RAJHATHY 1960a	260	0,2	3,5	0,1	5,1	72,8
<u>Briza media</u> , Zittergras						
MURRAY 1976	90	0,1	6,5	0,07	3,7	52,9
<u>Festuca pratensis</u> , Wiesenschwingel						
SIMONSEN 1975	2190	0,4	8,3	0,1	2,6	37,1

- 1) Prozent der Chromosomen in Quadrivalenten
- 2) keine Angaben für I-, II-, III-Frequenzen
- 3) Autotetraploide Ausgangsformen
- 4) Bastarde

Tabelle 2: Ausgangsmaterial für das Diploidisierungsprogramm

4x Sorte	Herkunft	Abstammung
<u>Sommergerste</u>		
Haisa II	'Heines Haisa II' Colchizin	(Heines Haisa x Weihenstephaner Mehltauresistente C.P.)
D 8/55	Vogelsanger Stamm 'D 8/55' Colchizin	((Haisa II x (H 316 <sup>1</sup> ) x H 204 <sup>2</sup> ) x Weihenstephaner Mehltauresi- stente II))
D 9/55	Vogelsanger Stamm 'D 9/55' Colchizin	wie D 8/55
Weihenstephaner Mehltauresisten- te	'Weihenstephaner Mehltauresistente' Colchizin	(Criewener 403 x Pflugs intensiv)
<u>Wintergerste</u>		
Atlas	'Breustedts Atlas' Colchizin	(Breustedts Stamm x Schladener I)

1) H 316 = Imperial-Gerste (MPI-Sortiment)

2) H 204 = Hordeum spontaneum nigrum, 2-zeilig (MPI-Sortiment)

Tabelle 3: Fertilitätsergebnisse unbehandelter autotetraploider Ausgangssorten und selektierter tetraploider Linien in Freilandversuchen, Grünbach 1973 bis 1975

Material	1 9 7 3			1 9 7 4			1 9 7 5					
	Bl./Ä. $\bar{x} \pm SE$	Kö./Ä. $\bar{x} \pm SE$	SA % $\bar{x} \pm SE$	Bl./Ä. $\bar{x} \pm SE$	Kö./Ä. $\bar{x} \pm SE$	SA % $\bar{x} \pm SE$	Bl./Ä. $\bar{x} \pm SE$	Kö./Ä. $\bar{x} \pm SE$	SA % $\bar{x} \pm SE$			
<u>4x Sorte</u>												
Haisa II	347	21,3 0,3	15,0 0,2	65,5 0,7	195	23,8 0,2	13,6 0,3	56,9 1,1	106	22,9 0,3	14,4 0,4	62,5 1,4
D 8/55	358	22,8 0,1	15,0 0,2	65,4 0,6	181	24,6 0,2	14,0 0,3	56,9 0,9	93	22,4 0,3	14,0 0,4	62,0 1,4
D 9/55	163	22,1 0,2	14,0 0,2	62,7 1,1	149	23,4 0,3	14,2 0,3	60,7 1,2	57	21,5 0,4	13,1 0,5	60,8 2,2
Weihenste- phaner	167	22,7 0,2	14,4 0,3	66,1 1,0	175	22,8 0,2	13,1 0,3	56,9 1,0	92	21,7 0,3	13,6 0,3	62,6 1,4
MITTEL	1035	<u>22,6 0,1</u>	14,6 0,1	65,1 0,4	700	<u>23,7 0,1</u>	13,7 0,1	57,7 0,5	348	<u>22,2 0,2</u>	13,8 0,2	62,1 0,8
<u>4x Linie</u>												
5304/73	52	20,6 0,3	16,0 0,4	77,3 1,6	387	22,6 0,1	16,6 0,2	72,9 0,6	466	20,8 0,1	15,7 0,2	75,1 0,6
5305/73	43	20,0 0,4	16,6 0,5	82,5 1,1	289	22,3 0,2	16,5 0,2	73,9 0,7	188	20,7 0,2	15,9 0,2	76,4 0,8
5306/73	44	21,7 0,3	17,8 0,5	81,6 1,7	517	23,2 0,1	16,2 0,2	69,8 0,6	229	21,2 0,2	16,3 0,2	76,8 0,8
5307/73	37	20,6 0,4	16,5 0,5	79,5 1,5	309	22,9 0,2	16,1 0,2	70,6 0,7	195	20,6 0,2	15,8 0,2	76,7 0,9
MITTEL	176	20,8 0,2	<u>16,7 0,2</u>	<u>80,1 0,8</u>	1502	22,8 0,1	<u>16,6 0,1</u>	<u>71,5 0,3</u>	1078	20,8 0,1	<u>15,9 0,1</u>	<u>76,0 0,4</u>

Bl./Ä. = Anzahl Blüten pro Ähre, Kö./Ä. = Anzahl pro Ähre, Sa % = Prozent Samenansatz; n = Anzahl Einzelpflanzen,  
 $\bar{x} \pm SE$  = Mittelwert  $\pm$  Standardfehler; unterstrichene MITTEL sind von dem entsprechenden Vergleichsmittel der Sorten bzw.  
 Linien hoch signifikant verschieden ( $p < 0,001$ ).

Tabelle 4: Varianzanalyse des Samenansatzes unbehandelter autotetra-<sup>1)</sup> ploidier Ausgangssorten und selektierter tetraploider Linien nach mutagener Behandlung und Kreuzung;<sup>2)</sup> Feldversuch 1974 (Parzellenbasis)

Varianzursache	FG	SQ	MQ	F
Sorten vs Linien	2-1= 1	1214,89	1214,89	223,90*** =====
Parzellen innerhalb Sorten und Linien	83-2=81	439,50	5,43	F <sub>1/81;0,001</sub> = 11,77
Gesamt	83-1=82	1654,39		

Mittelwertvergleich:

Ausgangssorten/Linien: 49,10/57,77 Differenz = 8,67  
 $GD_{0,1\%} = 3,415 \cdot 0,579 = 1,98$

1) nach SNEDECOR und COCHRAN 1973

2) Werte nach Arcus-sinus Transformation

\*\*\*) signifikant bei  $p < 0,001$

Tabelle 5: Verteilung auf Fertilitätsklassen für alle Pflanzen unbehandelter autotetraploider Ausgangssorten und selektierter Linien nach mutagener Behandlung und Kreuzung; Feldversuch 1974

Sorte Linie	Anzahl Pflanzen	Prozent Samenansatz									
		0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100
4x Haisa II	195	1	8	8	9	13	59	73	21	3	-
4x D 8/55	181	1	2	7	8	21	46	84	12	-	-
4x D 9/55	149	1	5	3	4	5	31	69	30	1	-
4x Weihen- stephaner	175	-	2	9	10	17	52	68	16	1	-
Sortensumme	700	3	-20-	17	27	31	188	294	79	5	-5-
4x 5304/73	387	-	-	6	7	13	14	65	174	102	6
4x 5305/73	289	-	1	1	8	6	7	44	146	70	6
4x 5306/73	517	-	3	7	12	11	32	145	228	76	3
4x 5307/73	309	-	2	3	7	10	19	60	164	42	2
Linien-summe	1502	-	-6-	6	17	34	72	314	712	290	-307-
Gesamtsumme	2202	26	44	65	96	260	608	791	312		

Homogenitätstest nach Brandt-Snedecor (SACHS 1974): Vergleich von Sorten- und Linien-summe

$$X^2 = 658,96^{***}; X^2_{7;0,001} = 24,32 \quad X^2 = \text{Chi-Quadrat}$$

Tabelle 6: Verteilung auf Fertilitätsklassen für alle Pflanzen unbehandelter autotetraploider Ausgangssorten und selektierter tetraploider Linien nach mutagener Behandlung und Kreuzung; Nachkommenschaften positiv (A) und negativ (B) selektierter Pflanzen, Gewächshausversuch 1975/76

Sorten Linien	Anzahl Pflanzen	Prozent Samenansatz																		
		0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100									
<u>4x Sorten</u>																				
A	134	2	3	6	5	7	29	40	28	11	3									
B	89	2	2	2	3	4	22	26	19	8	1									
Sortensumme	223	4	5	8	8	11	51	66	47	19	4									
<u>4x Linien</u>																				
A	141	2	1	2	6	10	12	25	46	28	9									
B	117	2	1	4	2	7	13	25	35	26	2									
Linien-summe	258	4	2	6	8	17	25	50	81	54	11									
Gesamtsumme	481	8	7	14	16	28	76	116	128	73	15									

Homogenitätstests nach Brandt-Snedecor (SACHS 1974):

Sorten<sup>1)</sup> (Klassen 0-50 und 80-100 zusammengefaßt):  $\chi^2 = 0,45$  n.s.;  $\chi^2_{4;0,05} = 9,49$

Linien<sup>1)</sup> (Klassen 0-40 und 80-100 zusammengefaßt):  $\chi^2 = 1,25$  n.s.;  $\chi^2_{5;0,05} = 11,07$

Sorten vs Linien (0-40 und 80-100 zusammengefaßt):  $\chi^2 = 39,64$  \*\*\*;  $\chi^2_{5;0,001} = 22,46$

n.s. = nicht signifikant, \*\*\* = signifikant bei  $p < 0,001$  <sup>1)</sup> = A vs B

Tabelle 7: Varianzanalyse des Samenansatzes in Ausgangssorten <sup>1)</sup> und Linien nach positiver und negativer Fertilitätsauslese; <sup>2)</sup> Gewächshausversuch 1975/76 (Einzelpflanzenbasis)

Varianz- ursache	FG	SQ	MQ	F
Gruppen <sup>3)</sup>	4-1= 3	2168,83	722,94	5,16** =====
Pflanzen innerhalb Gruppen	481-4=477	66812,22	140,07	F <sub>3/477;0,01</sub> = 3,78
Gesamt	481-1=480	68999,05		

Mittelwertvergleiche:

Ausgangssorten positiv vs negativ: 51,86/51,23 Differenz = 0,63  
GD<sub>5%</sub> = 1,966 · 1,618 = 3,182

Linien positiv vs negativ: 56,24/55,29 Differenz = 1,05  
GD<sub>5%</sub> = 1,966 · 1,480 = 2,910

Ausgangssorten vs Linien positiv: 51,86/56,24 Differenz = 4,38  
GD<sub>1%</sub> = 2,586 · 1,428 = 3,690

Ausgangssorten vs Linien negativ: 51,23/55,29 Differenz = 4,06  
GD<sub>5%</sub> = 1,966 · 1,665 = 3,273

1) nach SNEDECOR und COCHRAN 1973

2) Werte nach Arcus-Sinus Transformation

3) Sorten positiv vs Sorten negativ vs Linien positiv vs Linien negativ

\*\*\*) signifikant bei  $p < 0,001$

Tabelle 8: Häufigkeitsverteilungen des prozentualen Samenansatzes der C<sub>1</sub> 1977 und C<sub>22</sub> 1977 der autotetraploiden Sorte 'D 9/55'; Freilandanbau in Grünbach

Genera- tion	Anzahl Pflanzen	Fertilitätsklassen									
		0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100
C <sub>1</sub>	120	4	4	5	8	6	12	28	33	19	1
C <sub>22</sub>	75	1	1	2	2	5	6	11	34	12	1
Total	195	27	27	21	21	11	18	39	67	33	20
				6						13	

Homogenitätstest (BRANDT-SNEDECOR) :  $\chi^2 = 9,45$  n.s.;  $\chi^2_5; 0,05 = 11,07$   
 (Klassen 0-40 und 80-100 zusammengefaßt)

Tabelle 9: Samenansatz verschiedener autotetraploider zweizeiliger Sommergerstensorten und ihrer Kreuzungsnachkommenschaften in der F<sub>2</sub> Generation; Grünbach 1972

4x Sorte 4x Kreuzung	Anzahl Pflanzen	Prozent Ansatz $\bar{x}$	SE
Shin Ebisu	30	70,9	± 2,9
Scholz Mut. 4242	22	71,2	± 2,4
Shin Ebisu X Scholz Mut. 4242 (F <sub>2</sub> )	14	74,3	± 1,8
Frederickson	30	60,1	± 2,9
lo-8 (Haisa II-Mutante)	28	68,0	± 2,6
Frederickson X lo-8 (F <sub>2</sub> )	13	78,1	± 3,2
Cowra	29	70,7	± 2,8
Kihara early golden	29	72,9	± 3,4
Cowra X Kih.early golden (F <sub>2</sub> )	5	78,3	± 3,3
Kihara Hakata	29	62,8	± 3,1
Firlbeck's	30	73,4	± 2,1
Kihara Hakata X Firlbeck's (F <sub>2</sub> )	9	62,8	± 6,0

$\bar{x} \pm SE = \text{Mittelwert} \pm \text{Standardfehler}$

Tabelle 10: Korrelationen des Samenansatzes (Fertilität) mit morphologischen Merkmalen der Vitalität; Feldversuch 1974

Merkmal	Material 1974	Anzahl Pflanzen	Blüten/ Ähre	Samenansatz (winkeltransf.)
Anzahl	Sorten (a) <sup>1)</sup>	24	-0,024	-0,018
Ähren/ Pflanze	Sorten (b) <sup>2)</sup>	700	+0,089*	+0,153***
	Linien (a)	19	-0,200	+0,187
	Linien (b)	1500	+0,170***	+0,110*
Anzahl	Sorten (a)	24	-	-0,349
Blüten/ Ähre	Sorten (b)	700	-	+0,192***
	Linien (a)	19	-	-0,451
	Linien (b)	1500	-	+0,130***

1) (a) = zytologisch untersuchte Einzelpflanzen

2) (b) = alle angebauten und ausgezählten Pflanzen

Tabelle 11: Korrelationen des Samenansatzes (Fertilität) mit morphologischen Merkmalen der Vitalität; Gewächshausversuch 1975/76

Merkmal	Material 1975/76	Anzahl Pflanzen	Blüten/ Ähre	Samenansatz (winkeltransf.)
Anzahl	Sorten - <sup>1)</sup>	89	+0,126	+0,230**
Ähren/ Pflanze	Sorten + <sup>2)</sup>	134	+0,066	+0,038
	Linien -	117	+0,233*	+0,110
	Linien +	141	+0,023	+0,069
Anzahl	Sorten -	89	-	+0,211*
Blüten/ Ähre	Sorten +	134	-	+0,242**
	Linien -	117	-	+0,280**
	Linien +	141	-	+0,456***

1) - = Nachkommen von Pflanzen mit niedrigerem Samenansatz

2) + = Nachkommen von Pflanzen mit höherem Samenansatz

Tabelle 12: Ertragsmerkmale und Kornertrag tetraploider Stämme und unbehandelter Ausgangssorten; Große Leistungsprüfung, Lateinisches Rechteck, (10 m<sup>2</sup> Parzellengröße) Grünbach 1976

Stamm-Nr. Sorte	B/Ä <sup>1)</sup>	K/Ä <sup>2)</sup>	SA <sup>3)</sup>	BD <sup>4)</sup>	TKG <sup>5)</sup>	KE <sup>6)</sup>	KE% <sup>7)</sup>
6601/76	19,1	14,3	60,0	158,0	57,2***	2189,8	59,8
6603	18,8	14,3	60,7*	185,5*	55,9**	2192,5	59,9
6604	19,0	14,4	60,7*	193,8**	55,3*	2269,0*	62,0
6605	18,5	14,7	63,0***	178,8	55,6**	2222,3*	60,7
6606	19,4	14,5	59,8	166,8	56,6***	2167,3	59,2
6607	20,6	16,3***	62,7***	185,5*	53,3	2195,3	60,0
6608	18,7	14,8	63,1***	180,5*	51,0	1959,8	53,4
6609	20,6	16,2**	62,4***	195,5**	54,5	2433,5**	66,5
6610	20,9*	16,8***	63,8***	159,0	53,8	2099,3	57,4
6611	21,5**	16,1**	59,9	170,8	58,3***	2168,8	59,3
6612	21,8***	17,0***	61,8**	155,0	54,3	2238,0*	61,1
6613	19,5	15,0	61,3*	163,3	52,4	2112,0	57,7
6614	21,9***	16,9***	61,6**	148,5	61,2***	2202,5	60,2
6615	21,5**	17,3***	63,7***	151,8	56,8***	2280,8*	62,3
6616	23,1***	17,8***	61,4*	142,8	56,4***	2111,3	57,7
6617	19,2	15,1	62,7***	169,5	53,2	2085,8	57,0
6618	19,5	15,0	61,3*	145,7	55,4*	2183,0	59,6
6619	19,4	15,1	61,8**	184,5*	53,9	2134,3	58,3
Haisa II	20,5	14,5	57,2	153,3	50,8	1930,8	
D 8/55	21,0	14,6	56,5	153,0	52,4	1917,0	
	$\bar{x}$ 19,7	$\bar{x}$ 14,2	$\bar{x}$ 58,1	$\bar{x}$ 154,3	$\bar{x}$ 53,3	$\bar{x}$ 1846,7	
D 9/55	18,9	13,9	59,0	149,0	54,1	1767,5	<u>50,5</u>
Weihen- stephaner	18,6	13,8	59,6	162,0	55,8	1771,5	
2x Villa	23,3	22,4	78,8	249,3	40,8	3660,3	

1) Anzahl Blüten pro Ähre  
(winkeltransformiert)

2) Anzahl Körner pro Ähre  
4) Bestandesdichte

3) Prozent Samenansatz  
5) 1000-Korn-Gewicht(g)

6) Kornertrag (g)

7) Kornertrag relativ zu 2x "Villa"

\*)\*\*\*)\*\*\*) signifikant größer als der Mittelwert der 4x Kontrollsorten auf dem 5%, 1% und 0,1%-Niveau.

Tabelle 13a : Korrelationskoeffizienten (r) und Bestimmtheitsmaße (B %) verschiedener Ertragskomponenten und des Kornertrages; Leistungsprüfung 1976 mit 18 tetraploiden Stämmen und 4 autotetraploiden Ausgangssorten.<sup>7)</sup>

B% \ r	B/Ä <sup>1)</sup>	K/Ä <sup>2)</sup>	SA <sup>3)</sup>	BD <sup>4)</sup>	TKG <sup>5)</sup>	KE <sup>6)</sup>
B/Ä	-----	+0,87***	+0,05	-0,44*	+0,28	+0,26
K/Ä	76,03	-----	+0,53**	-0,23	+0,30	+0,49*
SA	0,24	28,08	-----	+0,29	+0,11	+0,53**
BD	19,56	5,41	8,63	-----	-0,19	+0,39
TKG	7,99	9,06	1,11	3,46	-----	+0,38
KE	6,92	24,22	28,61	15,40	14,34	-----

1) Anzahl Blüten/Ähre  
(winkeltransformiert)

2) Anzahl Körner/Ähre  
4) Bestandesdichte

3) Samenansatz %  
5) Tausendkorngewicht

6) Kornertrag

7) ohne 2x Villa

signifikant bei \*)  $p < 0,05$     \*\*)  $p < 0,01$     \*\*\*)  $p < 0,001$

Tabelle 13b: Multiple Regressionen des Kornertrages (y) auf verschiedene Ertragsmerkmale ( $x_1-x_5$ )

Merkmals	$b_{part}^{1)}$	$S_b^{2)}$	t-Wert
y = KE	a = -5112,77	24,23	211,05
$x_1$ = B/Ä	-268,43	385,30	-0,70
$x_2$ = K/Ä	409,75	497,92	0,82
$x_3$ = SA	-96,60	151,34	-0,64
$x_4$ = BD	5,32	1,84	2,90*
$x_5$ = TKG	20,30	11,20	1,81

$B_M^{3)}$ = <u>62,59</u>	$r_M^{4)}$ = <u>0,79</u>
---------------------------	--------------------------

Varianzursache	FG	SQ	MQ	F
Regression	5	345644,56	69128,91	5,35**
Fehler	16	206586,06	12911,63	( $F_{5/16}$ ; 0,01) (= 4,44)
Gesamt	21	552230,62		

1) partieller Regressionskoeffizient

2) Standardabweichungen von b

3) mehrfaches Bestimmtheitsmaß

4) mehrfacher Korrelationskoeffizient

\*) signifikant bei  $p < 0,05$       \*\*)  $p < 0,01$

Tabelle 14: Mittelwerte und Standardfehler verschiedener Meiose-Merkmale und des Samenansatzes eutetraploider Pflanzen

Merkmal	AUSGANGSSORTEN	LINIEN	Differenz
	Mittelwerte $\pm$	Standardfehler	
Chiasmafrequenz	26,23 $\pm$ 0,34	26,15 $\pm$ 0,21	0,08 ns
Univalentfrequenz	0,13 $\pm$ 0,06	0,08 $\pm$ 0,02	0,05 *
Bivalentfrequenz	4,30 $\pm$ 0,12	5,08 $\pm$ 0,25	0,78 **
Trivalentfrequenz	0,08 $\pm$ 0,01	0,06 $\pm$ 0,02	0,02 ns
Quadrivalentfrequenz	4,76 $\pm$ 0,06	4,40 $\pm$ 0,13	0,36 *
Chromosomen in Bi- und konv. Quadrival. Disjunction Index <sup>a)</sup>	17,42 $\pm$ 0,23	19,35 $\pm$ 0,30	1,92 ***
Normale AI-Zellen <sup>a)</sup>	72,03 $\pm$ 0,74	75,63 $\pm$ 1,68	3,60 --
Normale Tetraden <sup>a)</sup>	40,42 $\pm$ 2,27	54,11 $\pm$ 3,20	13,69 ***
Samenansatz <sup>a)</sup>	54,62 $\pm$ 1,21	62,31 $\pm$ 1,24	7,69 ***
	51,57 $\pm$ 1,10	59,39 $\pm$ 1,41	7,82 ***

ns nicht signifikant, \*)\*\*)\*\*\*) signifikant bei  $p < 0,05$ ,  
 $p < 0,01$ ,  $p < 0,001$

a) Prozentzahlen arcus-sinus transformiert

Tabelle 15: Varianzanalysen verschiedener Meiose-Merkmale unbe-<sup>1)</sup>handelter autotetraploider Ausgangssorten und selektierter tetraploider Linien ( $2n=4x=28$ )

<u>Merkmal</u>	FG	SQ	MQ	F
<u>Chiasmafrequenz</u> in Diakinese/Metaphase I				
Behandlung <sup>2)</sup>	2-1= 1	0,0575	0,0575	< 1
Pflanzen innerhalb Behandlung	37-2=35	12,9785	0,3708	
Total	37-1=36	13,0360		
<u>Quadrivalentfrequenz</u> in Diakinese/Metaphase I				
Behandlung	2-1= 1	1,2069	1,2069	7,66 *
Pflanzen innerhalb Behandlung	37-2=35	5,5158	0,1576	
Total	37-1=36	6,7227		
<u>Trivalentfrequenz</u> in Diakinese/Metaphase I				
Behandlung	2-1= 1	0,0038	0,0038	2,53 n.s.
Pflanzen innerhalb Behandlung	37-2=35	0,0537	0,0015	
Total	37-1=36	0,0575		
<u>Bivalentfrequenz</u> in Diakinese/Metaphase I				
Behandlung	2-1= 1	5,5544	5,5544	9,61 **
Pflanzen innerhalb Behandlung	37-2=35	20,2377	0,5782	
Total	37-1=36	25,7921		
<u>Univalentfrequenz</u> in Diakinese/Metaphase I				
Behandlung	2-1= 1	0,0182	0,0182	5,20 *
Pflanzen innerhalb Behandlung	37-2=35	0,1239	0,0035	
Total	37-1=36	0,1421		

Tabelle 15 Fortsetzung

<u>Merkmal</u>	FG	SQ	MQ	F
<u>Chromosomen in Bivalenten und konvergenten Quadrivalenten</u>				
Behandlung	2-1= 1	33,5180	33,5180	26,52 ***
Pflanzen inner- halb Behandlung	37-2=35	44,2393	1,2640	
Total	37-1=36	77,7573		
<u>Regelmäßige Anaphase I - Zellen<sup>3)</sup></u>				
Behandlung	2-1= 1	1408,3763	1408,3763	13,51 ***
Pflanzen inner- halb Behandlung	31-2=29	3023,6972	104,2654	
Total	31-1=30	4432,0735		
<u>Regelmäßige Tetraden<sup>3)</sup></u>				
Behandlung	2-1= 1	506,3317	506,3317	19,07 ***
Pflanzen inner- halb Behandlung	35-2=33	876,3404	26,5558	
Total	35-1=34	1382,6721		
<u>Samenansatz zytologisch untersuchter Pflanzen<sup>2)</sup></u>				
Behandlung	2-1= 1	634,1245	634,1245	20,97 ***
Pflanzen inner- halb Behandlung	43-2=41	1239,7898	30,2388	
Total	43-1=42	1873,9145		

1) Einzelpflanzenmittelwerte; Einwegklassifikation nach SNEDECOR und COCHRAN (1973)

2) Sorten vs Linien

3) Prozentwerte arcus-sinus transformiert

n.s. nicht signifikant

\*)\*\*)\*\*\*) signifikant bei  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$ ,  $p < 0,001$

Tabelle 16a: Chromosomenpaarung in Diakinese/Metaphase I der Meiose unbehandelter autotetraploider Ausgangsarten ( $2n=4x=28$ )

Sorte Pflanze	Anzahl PMZ	Xta/ PMZ	Disjunc. Index	I	II Frequenz	III	IV
<u>4x Haisa II</u>							
F 104/74	60	26,15	86,70	0,12	4,32	0,12	4,73
F 137/74	100	26,40	93,00	0,08	4,61	0,06	4,63
F 161/74	70	26,34	84,30	0,26	4,77	0,09	4,49
F 206/74	85	25,54	94,10	0,07	5,12	0,05	4,39
F 207/74	40	25,85	90,00	0,13	4,05	0,13	4,85
Mittel	355	26,06	89,60	0,13	4,57	0,09	4,62
<u>4x D 8/55</u>							
F 52/74	33	26,15	93,90	0,06	3,94	0,06	4,97 <sup>1)</sup>
F 53/74	33	26,06	90,90	0,12	3,61	0,06	5,12
F 114/74	22	26,73	86,40	0,18	3,68	0,09	5,05 <sup>1)</sup>
F 152/74	140	26,68	94,30	0,07	4,09	0,07	4,89
F 153/74	75	26,63	89,30	0,15	4,28	0,07	4,77
F 173/74	80	25,84	86,30	0,18	3,44	0,10	5,16
F 196/74	109	26,56	92,70	0,12	4,42	0,05	4,72
Mittel	492	26,38	90,50	0,12	3,92	0,07	4,95
<u>4x D 9/55</u>							
F 32/74	69	25,99	91,30	0,12	4,48	0,09	4,67
F 87/74	50	26,00	82,00	0,26	4,42	0,14	4,62
F 88/74	60	26,38	95,00	0,08	3,63	0,02	5,15
F 126/74	50	26,12	92,00	0,10	5,30	0,06	4,28
F 159/74	18	26,72	94,40	0,11	4,50	0,00	4,72
Mittel	247	26,24	90,90	0,13	4,47	0,06	4,69
<u>4x Weihenstephaner</u>							
F 36/74	32	26,13	90,60	0,16	3,59	0,09	5,09
F 55/74	63	26,00	88,90	0,10	5,08	0,11	4,35
F 151/74	35	26,69	88,60	0,11	4,51	0,11	4,63
F 157/74	49	25,94	89,80	0,12	4,39	0,08	4,71
Mittel	179	26,19	89,50	0,12	4,39	0,10	4,70
Sortenmittel	1273	26,23	90,20	0,13	4,30	0,08	4,76

1) Einige Chromosomenbindungen > IV nicht berücksichtigt

Tabelle 16b: Chromosomenpaarung in Diakinese/Metaphase I der Meiose selektierter tetraploider Linien nach mutagener Behandlung und Kreuzung ( $2n=4x=28$ )

Linie Pflanze	Anzahl PMZ	Xta/ PMZ	Disjunc. Index	I	II	III	IV
				Frequenz			
<u>4x 5304/73</u>							
F 13/74	54	26,30	90,70	0,07	4,63	0,07	4,61 <sup>1)</sup>
F 14/74	23	25,70	95,70	0,04	6,61	0,04	3,65 <sup>1)</sup>
F 15/75	151	26,89	94,80	0,06	4,49	0,05	4,72 <sup>1)</sup>
F 44/74	30	24,33	83,30	0,20	6,83	0,13	3,43
F 46/74	30	24,70	90,00	0,10	6,80	0,10	3,50
F 48/74	41	26,27	97,60	0,02	3,71	0,02	5,12
F 50/74	30	25,03	86,70	0,17	5,63	0,10	4,07
F 57/74	39	25,85	87,20	0,13	5,46	0,13	4,13 <sup>1)</sup>
Mittel	398	25,63	90,80	0,10	5,52	0,08	4,15
<u>4x 5305/73</u>							
F 68/74	96	26,06	86,50	0,21	4,20	0,10	4,78 <sup>1)</sup>
F 83/74	41	26,66	94,30	0,05	5,17	0,05	4,37
F 84/74	151	26,98	98,00	0,03	5,13	0,03	4,41
Mittel	288	26,57	92,90	0,10	4,83	0,06	4,52
<u>4x 5306/73</u>							
F 97/74	50	26,44	98,00	0,04	4,14	0,00	4,92
F 98/74	77	26,73	92,20	0,10	5,08	0,03	4,42
F 116/74	104	26,42	89,40	0,10	5,03	0,08	4,40
F 117/74	21	26,90	100,00	0,00	3,90	0,00	5,05
Mittel	252	26,62	94,90	0,06	4,54	0,03	4,70
<u>4x 5307/73</u>							
F 129/74	100	27,27	98,80	0,02	4,45	0,00	4,77
<b>Linienmittel</b>	<b>1038</b>	<b>26,15</b>	<b>92,70</b>	<b>0,08</b>	<b>5,08</b>	<b>0,06</b>	<b>4,40</b>

<sup>1)</sup> Einige Chromosomenbindungen > IV nicht berücksichtigt

**Tabelle 17:** Häufigkeiten von in Zweiergruppen (II) und Vierergruppen (IV) gebundenen Chromosomen in unbehandelten autotetraploiden Ausgangssorten und selektierten tetraploiden Linien nach mutagener Behandlung und Selektion ( $2n=4x=28$ )

Sorte Linie	Anzahl Chromosomen	Prozent Chromosomen		$\chi^2$	1) 2)
		II	IV		
<u>4x Sorte</u>					
Haisa II	9844	33,7	66,3	0,55	n.s.3)
D 8/55	13922	29,7	<u>70,3</u>	84,30	***
D 9/55	6916	31,9	<u>68,1</u>	303,68	***
Weihenstephaner	5044	32,1	67,9	3,36	n.s.
Sortensumme	35726	31,5	<u>68,5</u>	51,38	***
<hr/>					
<u>4x Linie</u>					
5304/73	11136	<u>36,4</u>	63,9	46,71	***
5305/73	8052	<u>34,9</u>	65,1	8,59	**
5306/73	7016	34,4	65,6	3,84	n.s.
5307/73	2796	31,9	68,1	2,58	n.s.
Linien-summe	29000	<u>35,1</u>	64,9	38,99	***

1) II = einschließlich I+I, IV = einschließlich I+III

2)  $\chi^2$ -Anpassungstest: Erwartungswerte: Chromosomen in II/  
Chromosomen in IV = 33,3 % / 66,7 % (SVED 1966)

3) Signifikanzgrenzen: 1 Freiheitsgrad:  $\chi^2_{1;0,001}=10,83$  (\*\*\*),  
 $\chi^2_{1;0,01}=6,64$  (\*\*),  $\chi^2_{1;0,05}=3,84$  (\*), n.s.= nicht signifikant

$\chi^2$ -Homogenitätstest (Sorten vs Linien):  $\chi^2=89,27$  \*\*\*

Tabelle 18: Chromosomenkonfigurationen in Diakinese/Metaphase I in unbehandelten autotetraploiden Ausgangsorten und selektierten Linien nach mutagener Behandlung und Kreuzung (2n=4x=28)

Sorte Linie	Anzahl PMZ	I	II	III	IV								
4x Haisa II	355	0,12	<u>3,74</u>	0,91	0,08	0,99	0,01	0,02	<u>3,14</u>	0,06	0,18	---	0,20
4x D 8/55	492	0,12	<u>3,42</u>	0,75	0,07	0,97	0,03	0,02	<u>3,33</u>	0,09	0,23	0,01	0,24
4x D 9/55	247	0,13	<u>3,62</u>	0,81	0,07	1,01	0,04	0,01	<u>3,18</u>	0,08	0,16	---	0,21
4x Weihen- stephaner	179	0,12	<u>3,72</u>	0,80	0,10	0,98	0,02	0,01	<u>3,29</u>	0,08	0,15	---	0,16
Sortenmittel	1273	0,12	<u>3,59</u>	0,81	0,08	0,99	0,02	0,02	<u>3,24</u>	0,08	0,19	0,01	0,21
4x 5304/73	398	0,09	<u>4,17</u>	0,92	0,07	1,00	0,04	0,01	<u>2,95</u>	0,05	0,14	0,01	0,20
4x 5305	288	0,09	<u>4,23</u>	0,59	0,06	0,77	0,03	0,01	<u>3,20</u>	0,08	0,20	---	0,19
4x 5306	252	0,08	<u>4,03</u>	0,75	0,04	0,77	0,01	0,02	<u>3,29</u>	0,08	0,16	0,01	0,20
4x 5307	100	0,08	<u>4,11</u>	0,34	---	0,66	0,03	0,01	<u>3,26</u>	0,16	0,30	---	0,31
Linienmittel	1038	0,08	<u>4,15</u>	0,73	0,05	0,84	0,03	0,01	<u>3,13</u>	0,08	0,18	0,01	0,21

1) IV-Konfigurationen (DARLINGTON 1929): = Ketten, Nr. 11; = Nr. 13; = Nr. 12; R=Ringe, Nr. 17; = Nr. 15; = Nr. 16; = Nr. 14; = Nr. 20;

II-Konfigurationen: = Ringe; = offene Bivalente, Stabbivalente.

Tabelle 19: Prozentuale Häufigkeiten verschiedener Quadrivalentkonfigurationen<sup>1)</sup>

4x	Anzahl	Anzahl	(K)	(R)				
Material	Pflanzen	PMZ	-----	X	>--	[ ]	OK	0--0-0
Sorten	21	1273	20,8	0,4	0,4	68,2	1,7	4,0
Linien	16	1038	18,8	0,7	0,2	69,9	1,8	4,0
								0,1
								4,4
								4,7

Ketten (K) + Ringe (R): Sorten 89,0 %; Linien 88,7 % <sup>1)</sup> s. Abb. 9, S. 117

Homogenitätstest nach BRANDT-SNEDECOR :  $\chi^2 = 7,41^{***}$ ;  $\chi^2_{6;0,001} = 5,96$







Tabelle 20: Binomialverteilung der Quadrivalentenzahlen pro PMZ



Sorte Linie	Anzahl PMZ	IV-Wahr- scheinlich- keit(p)	Anzahl Quadrivalente pro PMZ							Varianz <sup>3)</sup> X <sup>2</sup>		
			0	1	2	3	4	5	6		7	
4x Haisa II	E <sub>1</sub> <sup>1</sup> E <sub>2</sub> <sup>2</sup> B 329,1 329	0,664	0,1	2,3	13,1	42,6	85,2	100,8	66,3	18,7	1,56	6,94
4x D 8/55	E B 461,0 461	0,706	0,1	1,6	10,6	42,0	101,7	147,2	117,5	40,3	1,45	4,46
4x D 9/55	E B 231,0 231	0,691	0,1	0,9	6,3	24,2	55,0	72,8	54,3	17,4	1,49	7,98
4x Weihen- stephaner	E B 162,0 162	0,673	0,1	0,9	5,8	19,3	40,8	50,4	34,5	10,2	1,54	5,83
4x 5304/73	E B 372,0 372	0,636	0,3	3,9	20,3	58,6	102,8	107,8	62,7	15,6	1,62	5,62
4x 5305/73	E B 274,0 274	0,653	0,2	2,1	12,6	38,4	72,9	82,3	51,6	13,9	1,59	3,57
4x 5306/73	E B 241,0 241	0,659	0,1	1,6	10,1	32,9	63,2	73,3	47,0	12,9	1,57	6,80
4x 5307/73	E B 99,0 99	0,681	0,0	0,5	3,1	11,4	24,3	31,0	22,0	6,7	1,52	7,83

1) Erwartete Binomialverteilung,  $n(p + q)^k$       2) Beobachtete Verteilung

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  $\chi^2$ -Test zeigt in keinem Fall eine signifikante Abweichung der beobachteten von der erwarteten Verteilung an.

Tabelle 21: Prozentuale Häufigkeiten verschiedener Quadrivalent-Orientierungen in unbehandelten autotetraploiden Ausgangssorten und selektierten tetraploiden Linien nach mutagener Behandlung und Kreuzung





Sorte Linie	Anzahl PMZ	parallel		konvergent <sup>a)</sup>		linear-indifferent						
												
4x Haisa II	355	4,8	0,2	36,5	1,3	4,4	16,7	31,7	0,2	3,7	0,4	--
4x 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
4x D 9/55	247	6,0	0,9	36,7	1,7	4,5	15,4	31,1	0,2	3,4	0,2	--
4x Weihen- stephaner	179	7,9	0,4	38,6	1,7	3,4	12,4	31,8	0,4	3,2	0,2	--
Sortenmittel	1273	5,7	0,4	<u>36,6</u>	1,7	4,4	14,6	<u>31,6</u>	0,4	4,0	0,4	0,1
4x 5304/73	398	5,2	0,9	30,1	1,1	4,6	15,7	37,1	1,8	3,2	0,2	--
4x 5305	288	4,2	0,7	31,1	1,8	4,4	12,5	39,9	0,5	4,6	0,2	0,2
4x 5306	252	3,4	0,2	33,5	1,8	4,6	13,1	38,6	0,5	3,7	0,4	0,2
4x 5307	100	2,8	0,6	26,0	3,4	6,6	11,4	42,5	0,2	6,3	0,2	--
Linienmittel	1038	4,2	0,6	<u>30,8</u>	1,8	4,7	13,6	<u>39,1</u>	0,9	4,0	0,2	0,2

e) enthält auch lineare  und wenige deltaförmige Orientierungen  (s.Text)

a) entspricht "alternativ"

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

Tabelle 22: Prozentuale Häufigkeiten verschiedener Ringquadrivalen-  
 lentorientierungen in unbehandelten Ausgangssorten  
 und selektierten Linien

	Anzahl Pflanzen	PMZ					% Ringquadrivalente
4x Sorten	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 )
- p) parallel = 'adjacent' ) offene Ringe
- d) deltaförmig )

Tabelle 23: Häufigkeiten parallel und konvergent koordinierter Quadrivalent-Ketten und Ringe in unbehandelten autotetraploiden Ausgangssorten und selektierten tetraploiden Linien nach mutagener Behandlung und Kreuzung ( $2n=4x=28$ )

Sorte	IV - Ketten		IV - Ringe		Anzahl IV	$\chi^2$ 1)	Anzahl IV	parallel konvergent	$\chi^2$ 2)
	Anzahl	%	Anzahl	%					
<u>4x Sorte</u>	IV	parallel konvergent	IV	parallel konvergent					
Haisa II	351	22,5	77,5	106,12***2)	1114	53,6	46,4	5,74* 2)	
D 8/55	462	32,5	67,5	59,80***	1638	53,5	46,5	7,94**	
D 9/55	233	27,9	72,1	45,53***	721	54,6	45,4	6,23*	
Weihen- stephaner	172	30,2	69,8	26,88***	590	54,8	45,2	5,32*	
Sortensumme	1218	28,4	71,6	227,16***	4063	53,9	46,1	24,73***	
<u>4x Linie</u>									
5304/73	332	26,8	71,2	71,43***	899	43,9	56,1	13,52***	
5305/73	210	25,7	74,3	49,54***	813	42,6	57,4	18,01***	
5306/73	189	20,6	79,4	65,19***	788	45,6	54,4	6,22*	
5307/73	66	19,7	80,3	24,24***	327	38,5	61,5	17,20***	
Linien-summe	797	24,5	75,5	207,84***	2827	43,4	56,6	49,74***	

1)  $\chi^2$ -Anpassungstest: Erwartungswerte: parallel/konvergent koordinierte IV = 50 % / 50 % (GARBER 1955)

2) Signifikanzgrenzen: 1 Freiheitsgrad:  $\chi^2_1; 0,001=10,83(***)$ ,  $\chi^2_1; 0,01=6,64(**)$ ,  $\chi^2_1; 0,05=3,84(*)$

Tabelle 24: Orientierung von Quadrivalent-Ringen und Ketten in unbehandelten auto-tetraploiden Ausgangssorten und selektierten tetraploiden Linien (2n=4x=28)

Material	Ringe		Ketten		Total	Homogenität <sup>1)</sup>
	parallel	konvergent	parallel	konvergent		
4x Sorten	2190	1873	346	872	5281	$\chi^2 = 79,36^{***}$
4x Linien	1226	1601	195	602	3624	$\chi^2_{3;0,001} = 16,26$
Total	3416	3474	541	1474	8905	

1) Homogenitätstest nach BRANDT-SNEDECOR (SACHS 1974)

Tabelle 25: Vergleich paralleler und konvergenter Orientierung von Quadrivalenten in unbehandelten autotetraploiden Ausgangssorten und selektierten tetraploiden Linien (2n=4x=28)

Sorte Linie	Anzahl Quadrivalente		Total	Homogenität <sup>1)</sup>
	parallel	konvergent		
4x Haisa II	676	789	1465	$\chi^2 = 2,10$
4x D 8/55	1026	1074	2100	$\chi^2_{3;0,05}=7,8$
4x D 9/55	459	495	954	
4x Weihenstephaner	375	387	762	
<b>Sortensumme</b>	<b>2536</b>	<b>2745</b>	<b>5281</b>	
4x 5304/73	484	747	1231	$\chi^2 = 3,40$
4x 5305/73	400	623	1023	$\chi^2_{3;0,05}=7,8$
4x 5306/73	398	579	977	
4x 5307/73	139	254	393	
<b>Linien-summe</b>	<b>1421</b>	<b>2203</b>	<b>3624</b>	

<sup>1)</sup> Homogenitätstest nach BRANDT-SNEDECOR (SACHS 1974)

Tabelle 26: Prozentuale Häufigkeiten und Kontingenz parallel (adjacent) und konvergent (alternate) koorientierter Quadrivalenter in Sorten und Linien

	Prozent Quadrivalente		Kontingenz
	parallel	konvergent	
4x Sorten	48,0	51,1	$\chi^2 = 67,57^{***}$
4x Linien	39,2	60,8	$\chi^2_{1;0,001}=10,83$

Tabelle 27a: Chromosomenverteilung in Anaphase I unbehandelter autotetraploider Ausgangssorten ( $2n=4x=28$ )

Sorte Pflanze	Anaphase I - Zellen mit					Anzahl Normale	
	14:14	15:13	16:12	17:11	"laggards"	Zellen	Zellen %
<u>4x Haisa II</u>							
F 104/74	11	5	3	-	2	21	52,4
F 136/74	3	2	1	-	4	10	30,0
F 137/74	32	7	-	-	12	51	62,7
F 206/74	10	3	1	1	12	27	37,0
F 207/74	6	3	1	-	11	21	28,6
Mittel						130	42,1
<u>4x D 8/55</u>							
F 52/74	31	10	2	-	13	56	55,4
F 152/74	61	15	3	-	24	103	59,2
F 153/74	20	3	-	-	8	31	64,5
F 173/74	28	11	-	-	29	68	41,2
F 196/74	17	7	3	-	34	61	27,9
Mittel						319	49,6
<u>4x D 9/55</u>							
F 32/74	27	12	2	-	5	46	58,7
F 87/74	7	7	-	-	2	16	43,8
F 88/74	27	10	-	-	38	65	41,5
F 126/74	17	1	1	-	5	24	70,8
Mittel						151	53,7
<u>4x Weihenst.</u>							
F 36/74	20	16	3	-	44	83	24,1
F 55/74	7	8	-	-	11	26	26,9
F 150/74	4	2	1	-	13	20	20,0
F 151/74	5	3	-	-	16	24	20,8
F 157/74	16	11	2	-	16	45	35,6
Mittel						198	25,5
Sortenmittel						798	42,2

"laggards" bezeichnen in der Äquatorialebene lieengebliebene Univalente, die sich häufig teilen (1-7/Zelle)

Tabelle 27b: Chromosomenverteilung in Anaphase I selektierter tetraploider Linien nach mutagener Behandlung und Kreuzung ( $2n=4x=28$ )

Linie Pflanze	Anaphase I - Zellen mit					Anzahl Normale	
	14:14	15:13	16:12	17:11	"laggards"	Zellen	Zellen %
<u>4x 5304/73</u>							
F 13/74	15	1	-	-	1	17	88,2
F 15/74	15	1	-	-	1	17	88,2
F 48/74	13	2	-	-	24	39	33,3
F 50/74	8	1	-	-	2	11	72,7
F 57/74	(6	1	-	-	-	7	85,7) <sup>1)</sup>
Mittel						91	73,6
<u>4x 5305/73</u>							
F 68/74	36	10	1	-	6	53	67,9
F 83/74	24	6	-	-	5	35	68,6
F 84/74	68	6	-	-	14	88	77,3
Mittel						176	71,3
<u>4x 5306/74</u>							
F 97/74	25	5	1	-	26	57	43,9
F 98/74	36	7	-	-	20	63	57,1
F 116/74	46	12	-	-	14	72	63,9
F 117/74	9	7	1	-	5	22	40,9
Mittel						214	51,5
<u>4x 5307/74</u>							
F 129/74	60	8	1	-	22	81	74,1
<u>Linienmittel</u>						562	64,4

1) Für Kovarianzanalyse nicht berücksichtigt

Tabelle 28a: Mikronukleibildung in Tetraden unbehandelter autotetraploider Ausgangssorten ( $2n=4x=28$ )

<u>Sorte</u> <u>Pflanze</u>	<u>Anzahl</u> <u>Tetraden</u>	<u>Mikronuklei/Tetrade</u> <u>Streubreite</u>	<u>Mittelwerte</u>	<u>Tetraden ohne</u> <u>Mikronuklei %</u>
<u>4x Haisa II</u>				
F 104/74	1191	0 - 11	0,68	63,3
F 136/74	1152	0 - 7	0,53	74,5
F 137/74	1077	0 - 10	0,66	68,8
F 206/74	999	0 - 8	0,60	69,8
F 207/74	965	0 - 9	0,63	69,0
Mittel	5384		0,62	69,1
<u>4x D 8/55</u>				
F 114/74	380	0 - 13	1,07	61,8
F 152/74	498	0 - 7	0,50	75,2
F 153/74	1562	0 - 11	0,74	67,2
F 196/74	950	0 - 8	0,59	71,0
F 203/74	397	0 - 11	0,65	69,5
Mittel	3787		0,71	68,9
<u>4x D 9/55</u>				
F 32/74	2667	0 - 11	0,51	76,6
F 87/74	710	0 - 7	0,92	60,7
F 88/74	313	0 - 8	0,24	85,9
F 126/74	545	0 - 8	0,92	60,9
F 159/74	1199	0 - 15	1,09	63,5
Mittel	5434		0,74	69,5
<u>4x Weihenst.</u>				
F 36/74	618	0 - 9	1,22	51,8
F 55/74	975	0 - 12	1,12	56,6
F 150/74	1139	0 - 11	1,34	51,8
F 151/74	870	0 - 11	0,76	69,6
F 157/74	1279	0 - 10	0,65	56,2
Mittel	4881		1,02	57,2
<u>Sortenmittel</u>	<u>19486</u>		<u>0,77</u>	<u>66,2</u>

Tabelle 28b: Mikronukleibildung in Tetraden selektierter tetraploider Linien nach mutagener Behandlung und Kreuzung ( $2n=4x=28$ )

<u>Linie</u> Pflanze	Anzahl Tetraden	Mikronuklei/Tetrade Streubreite	Mittelwerte	Tetraden ohne Mikronuklei %
<u>4x 5304/73</u>				
F 6/74	1029	0 - 5	0,60	69,6
F 13/74	813	0 - 7	0,48	75,2
F 41/74	400	0 - 6	0,46	76,5
F 48/74	1407	0 - 7	0,68	70,4
F 50/74	558	0 - 6	0,62	68,9
F 57/74	767	0 - 7	0,51	76,6
F 58/74	166	0 - 6	0,59	68,7
Mittel	5140		0,56	72,3
<u>4x 5305/73</u>				
F 68/74	218	0 - 4	0,29	80,7
F 83/74	568	0 - 9	0,38	84,2
F 84/74	358	0 - 16	0,69	74,5
Mittel	1144		0,45	79,8
<u>4x 5306/73</u>				
F 97/74	239	0 - 6	0,31	84,6
F 98/74	216	0 - 6	0,19	89,4
F 116/74	363	0 - 5	0,23	85,7
F 117/74	1123	0 - 10	0,35	82,7
Mittel	1941		0,27	85,6
<u>4x 5307/73</u>				
F 129/74	945	0 - 6	0,33	82,8
Linienmittel	9170		0,40	78,1

Tabelle 29a: Korrelationskoeffizienten verschiedener meiotischer Daten in unbehandelten Ausgangssorten (2n=4x=28)

Merkmale	I- II-		III- IV-		Chromos. Chromos.		Disj. Regelm.		Regelm. Mikronukl.		
	Frequenz		Frequenz		in I+III in II+IV i.II+IVko.		Index AI-Zell.		Tetrad. Tetrade		
Xta-											
Frequenz	-0,07	-0,13	-0,39	0,16	-0,22	0,21	-0,16	0,13	0,16	0,20	0,08
I-Frequenz		-0,12	0,50*	-0,02	0,77***	-0,77***	0,04	-0,85***	-0,18	-0,39	0,44
II-Frequenz			-0,02	-0,99**	-0,07	0,08	0,66**	0,04	0,20	-0,19	0,10
III-Frequenz				-0,11	0,94***	-0,92***	-0,08	-0,80***	-0,30	-0,38	0,20
IV-Frequenz					-0,06	0,05	-0,64**	0,08	-0,16	0,26	-0,14
Chromosomen in I+III						-0,99***	-0,05	-0,93***	-0,29	-0,44	0,30
Chromosomen in II+IV							0,11	0,93***	0,32	0,50*	-0,37
Chromosomen in II+IV konv.								0,07	-0,03	0,02	-0,04
Disjunction Index									0,20	0,53*	-0,44
Regelmäßige AI-Zellen										0,26	-0,34
Regelmäßige Tetraden											-0,99***

\* signifikant auf dem 5 % Niveau    \*\* signifikant auf dem 1 % Niveau    \*\*\* signifikant auf dem 0,1 % Niveau

Tabelle 29 b: Korrelationskoeffizienten verschiedener meiotischer Daten in selektierten tetraploiden Linien

Merkmale	I- Frequenz	II- Frequenz	III- Frequenz	IV- Frequenz	Chromos. in I+III	Chromos. in II+IV	Chromos. in II+IV i.II+IVko.	Disj. Index	Regelm. AI-Zell. Tetrad.	Regelm. Tetrad.	Mikronukl. Tetrade
Xta-Frequenz	-0,67**	-0,75***	0,75***	0,79***	-0,76***	0,78***	-0,64**	0,67**	0,03	0,56	-0,33
I-Frequenz		-0,41	0,86***	-0,48	0,94***	-0,91***	0,68**	-0,90***	0,26	-0,12	-0,13
II-Frequenz			0,59*	-0,99***	0,55*	-0,56*	0,79***	-0,54*	0,51	-0,07	0,12
III-Frequenz				-0,65**	0,98***	-0,99***	0,74**	-0,92***	0,48	-0,32	0,13
IV-Frequenz					-0,62*	0,63**	-0,82***	0,60*	-0,53	0,11	-0,12
Chromosomen in I+III							-0,99***	0,94***	0,41	-0,26	0,03
Chromosomen in II+IV							0,73*	0,93***	0,37	0,30	-0,08
Chromosomen in II+IV konv.								-0,69**	0,65*	0,06	-0,25
Disjunction Index									-0,44	0,14	0,05
Regelmäßige AI-Zellen										-0,17	0,10
Regelmäßige Tetraden											-0,92***

\* signifikant auf dem 5 % Niveau    \*\* signifikant auf dem 1 % Niveau    \*\*\* signifikant auf dem 0,1 % Niveau

Tabelle 30: Korrelationen zwischen der Chiasma-Zellvarianz<sup>a)</sup> und verschiedenen MI-Daten

Merkmal	Ausgangssorten 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  $p < 0,05$

a) Varianz der Chiasma-Anzahl zwischen PMZ einer Pflanze

Tabelle 31: Varianzanalyse der Regressionen verschiedener Meiosemerkmale auf die Chiasmafrequenz von Einzelpflanzen unbehandelter und behandelter Tetraploider 1)  
(2n=4x=28)

Meiose-Merkmal	Varianz-Ursache	Unbehandelte Ausgangssorten			Selektierte Linien		
		FG	MQ	F	FG	MQ	F
Univalent-Frequenz	Regression Fehler	1 19	0,0003 0,0034	< 1	1 14	0,0289 0,0025	11,56**
Bivalent-Frequenz	Regression Fehler	1 19	0,0995 0,2864	< 1	1 14	8,3440 0,4538	18,39***
Trivalent-Frequenz	Regression Fehler	1 19	0,0043 0,0013	3,31 n.s.	1 14	0,0168 0,0009	18,67***
Quadrivalent-Frequenz	Regression Fehler	1 19	0,0371 0,0707	< 1	1 14	2,5466 0,1135	22,44***
Chromosomen in (I+III)	Regression Fehler	1 19	0,0292 0,0303	< 1	1 14	0,3144 0,0170	18,47***
Chromosomen in (II+IV)	Regression Fehler	1 19	0,0167 0,3627	< 1	1 14	0,3620 0,0167	21,68***
Disjunction Index	Regression Fehler	1 19	3,4957 13,2258	< 1	1 14	215,1492 13,3565	16,11**
Regelmäßige AI-Zellen	Regression Fehler	1 15	34,5469 91,4348	< 1	1 10	0,9037 135,3667	< 1
Regelmäßige Tetraden	Regression Fehler	1 15	17,6929 28,9261	< 1	1 10	71,6457 16,0139	4,47 n.s.

n.s. nicht signifikant

\* signifikant bei  $p < 0,05$

\*\* signifikant bei  $p < 0,01$

\*\*\* signifikant bei  $p < 0,001$

1) Nach SNEDECOR und COCHRAN (1973)

Tabelle 32: Varianzanalyse der Homogenität der Regressionen verschiedener Meiosemerkmale auf die Chiasmfrequenz von Einzelpflanzen unbehandelter und behandelter Tetraploider <sup>1)</sup>  
( $2n=4x=28$ )

Merkmal	Varianz- Ursache	FG	SQ	MQ	F
Univalent- Frequenz	Zwischen Regress.	1	0,0029	0,0029	< 1
	Innerhalb Behandl. <sup>2)</sup>	33	0,0994	0,0030	
Bivalent- Frequenz	Zwischen Regress.	1	0,8750	0,8750	2,45 n.s.
	Innerhalb Behandl.	33	11,7942	0,3574	
Trivalent- Frequenz	Zwischen Regress.	1	0,0001	0,0001	< 1
	Innerhalb Behandl.	33	0,0375	0,0011	
Quadrivalent- Frequenz	Zwischen Regress.	1	0,2501	0,2501	2,81 n.s.
	Innerhalb Behandl.	33	2,9321	0,0889	
Chromosomen in (I+III)	Zwischen Regress.	1	0,0068	0,0068	< 1
	Innerhalb Behandl.	33	0,8135	0,0247	
Chromosomen in (II+IV)	Zwischen Regress.	1	0,0188	0,0188	1,04 n.s.
	Innerhalb Behandl.	33	0,5959	0,0181	
Disjunction Index	Zwischen Regress.	1	20,3110	20,3110	1,53 n.s.
	Innerhalb Behandl.	33	438,2808	13,2812	
Regelmäßige A I- Zellen	Zwischen Regress.	1	18,2574	18,2574	< 1
	Innerhalb Behandl.	25	2725,1892	104,8150	
Regelmäßige Tetraden	Zwischen Regress.	1	2,9493	2,9493	< 1
	Innerhalb Behandl.	25	594,0305	23,7612	

1) Nach SNEDECOR und COCHRAN (1973)

2) Sorten vs Linien

n.s. nicht signifikant

\* signifikant bei  $p < 0,05$

\*\* signifikant bei  $p < 0,01$

\*\*\* signifikant bei  $p < 0,001$

Tabelle 33: Varianzanalyse der Regressionen zwischen Chiasmafrequenz und Chromosomenkonfigurationen in Metaphase I der Meiose für Zellpopulationen ( $2n=4x=28$ ) 1)

Merkmal	Varianz- Ursache		Unbehandelte Ausgangssorten		Selektierte Linien		
	FG	MQ	FG	F	FG	MQ	F
Univalent- Frequenz	Regression	1,6691	1	16,89**	1	2,6273	10,23*
	Fehler	0,0988	9		9	0,2568	
Bivalent- Frequenz	Regression	12,0120	1	29,79***	1	5,2757	5,86*
	Fehler	0,4032	9		9	0,8997	
Trivalent- Frequenz	Regression	1,2551	1	9,65*	1	0,6248	19,40**
	Fehler	0,1301	9		9	0,0322	
Quadrivalent- Frequenz	Regression	10,8330	1	64,56***	1	28,3367	168,87***
	Fehler	0,1678	9		9	0,1678	

1) Nach SNEDECOR und COCHRAN (1973)

\*)\*\*)\*\*\*) signifikant bei  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  und  $p < 0,001$

Tabelle 34: Varianzanalyse der Homogenität der Regressionen von <sup>1)</sup> Chromosomenkonfigurationen in Metaphase I auf die Chiasmafrequenz auf der Basis von Zellpopulationen unbehandelter und behandelter Tetraploider ( $2n=4x=28$ )

Merkmal	Varianz- Ursache	FG	SQ	MQ	F
Univalent- Frequenz	Zwischen Regress.	1	0,0541	0,0541	< 1
	Innerhalb Behandl. <sup>2)</sup>	18	3,1998	0,1778	
Bivalent- Frequenz	Zwischen Regress.	1	0,6832	0,6832	< 1
	Innerhalb Behandl.	18	11,7260	3,6286	
Trivalent- Frequenz	Zwischen Regress.	1	0,0544	0,0544	< 1
	Innerhalb Behandl.	18	1,4604	0,0811	
Quadrivalent- Frequenz	Zwischen Regress.	1	0,0907	0,0907	< 1
	Innerhalb Behandl.	18	3,0206	0,1678	

<sup>1)</sup> Nach SNEDECOR und COCHRAN (1973)    <sup>2)</sup> Sorten vs Linien

Tabelle 35: Korrelationen zwischen Chromosomenkonfigurationen in MI und der Chiasmafrequenz sowie Regressionen dieser MI-Konfigurationen auf die Chiasmafrequenz in PMZ bestimmter Chiasma-Frequenz

MI-Konfig. Frequenz	Ausgangssorten		Linien	
	r	b	r	b
=====				
I	-0,81***	-0,12	-0,73*	-0,16
II	-0,88***	-0,33	-0,63*	-0,22
III	-0,72*	-0,11	-0,83**	-0,08
IV	+0,94***	+0,31	+0,87***	+0,21

Tabelle 36: Korrelationen des Samenansatzes mit verschiedenen Meiose-Daten eutetraploider Pflanzen ( $2n=4x=28$ )

Miose-Merkmal	Ausgangssorten		Linien	
	n	r	n	r
Chiasma-Frequenz	21	+ 0,31	16	+ 0,20
I - Frequenz	21	- 0,25	16	- 0,01
II - Frequenz	21	+ 0,12	16	- 0,09
III- Frequenz	21	- 0,35	16	- 0,09
IV- Frequenz	21	- 0,08	16	+ 0,09
Chromosomen in (I+III)	21	- 0,36	16	- 0,06
Chromosomen in (II+IV)	21	+ 0,37	16	+ 0,11
Chromosomen in (II+IVkonvergent)	21	+ 0,29	16	+ 0,05
Disjunction Index	21	+ 0,20	16	- 0,14
Regelmäßige A I	19	+ 0,20	13	+ 0,36
Regelmäßige Tetraden	20	+ 0,36	15	+ 0,19
Mikronuklei/Tetrade	20	- 0,20	15	- 0,23

n = Anzahl Pflanzen

r = Korrelationskoeffizient

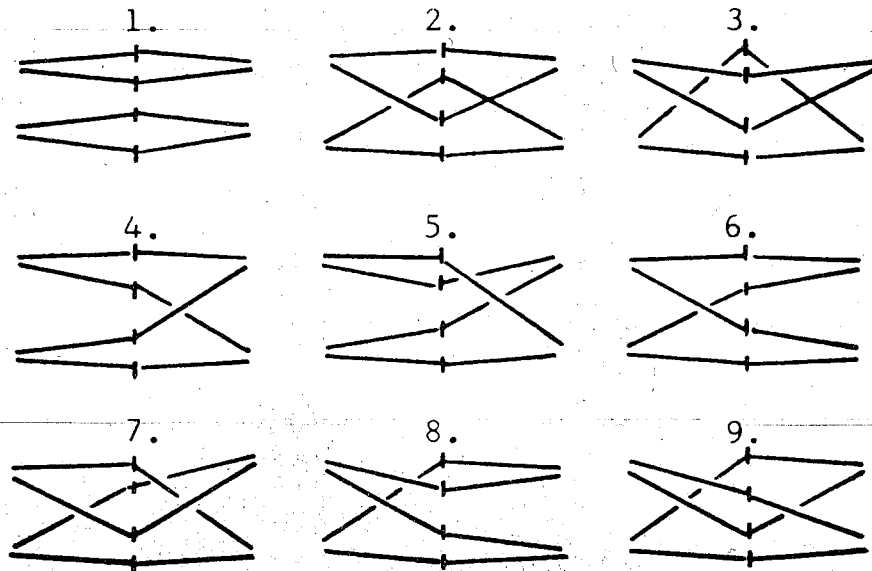


Abbildung 1: Chromosomenassoziationen im Pachytän von Autotetraploiden bei freier Paarung der Chromosomenarme nach JOHN und HENDERSON (1962) aus SIMONSEN (1973). Unter der Voraussetzung der Chiasmabildung in allen Armen führen die Assoziationen 1. bis 3. zu Bivalenten, 4. bis 9. zu Quadrivalenten.

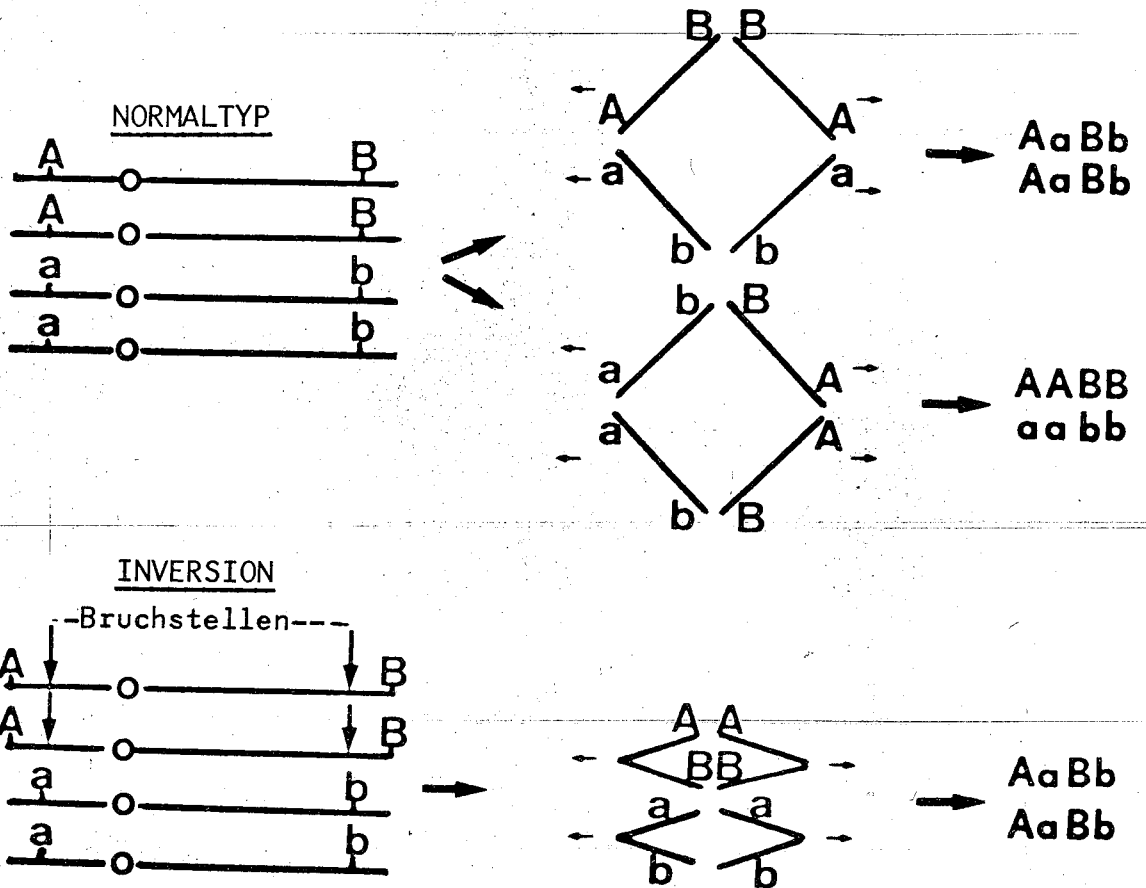


Abbildung 2: Schematische Darstellung der Wirkung struktureller Heterozygotie für zwei paracentrische terminale Inversionen in einem für zwei Gene a und b duplex-heterozygoten tetraploiden Genotyp (AAaaBBbb). Im Normaltyp werden überwiegend Quadrivalente und theoretisch 67 % heterozygote Gameten erwartet, während in dem inversions-heterozygoten Genotyp ausschließlich Bivalente und heterozygote Gameten gebildet werden.

Autotetraploide Ausgangsorten nach mutagener Behandlung (X oder AMS)

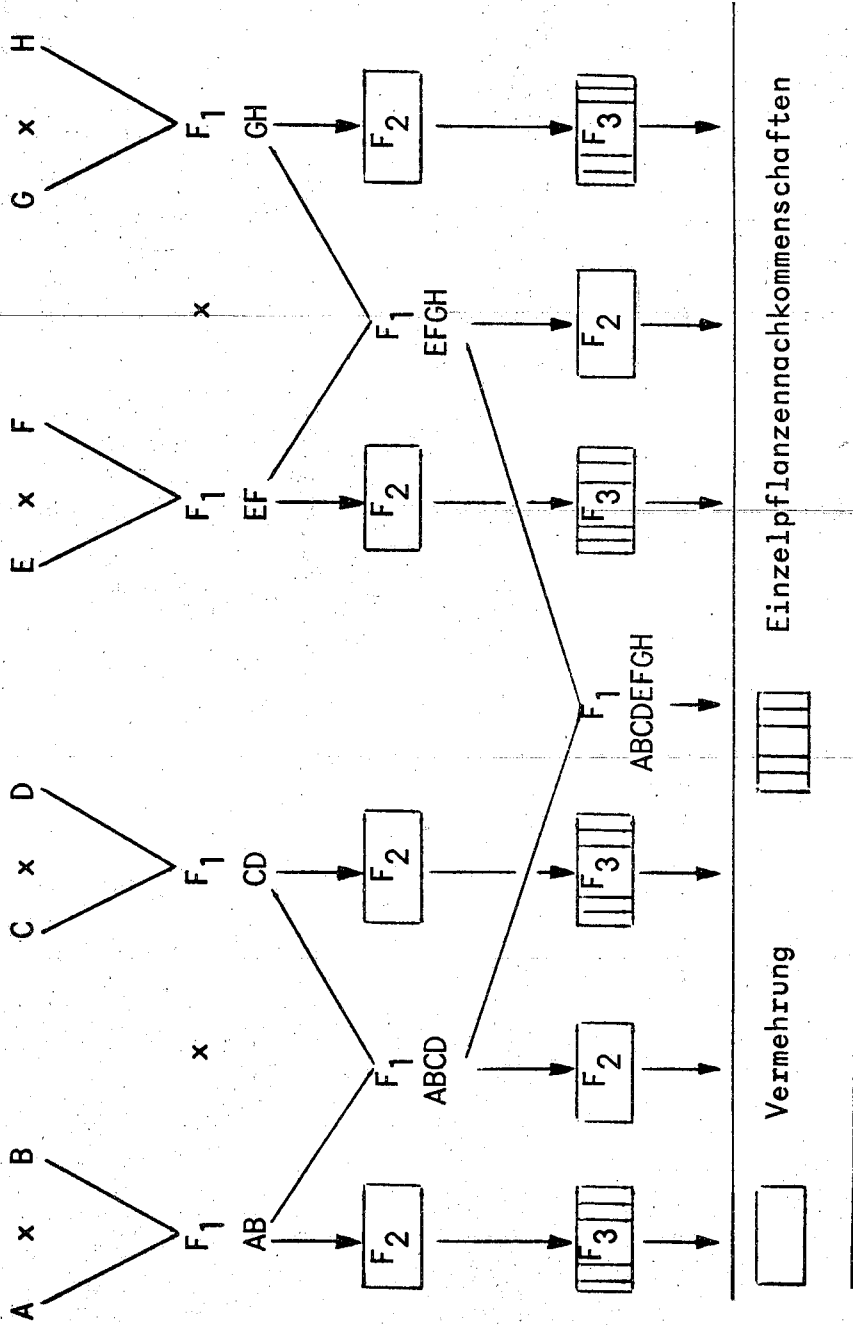


Abbildung 3: Schema des Diploidisierungsprogrammes

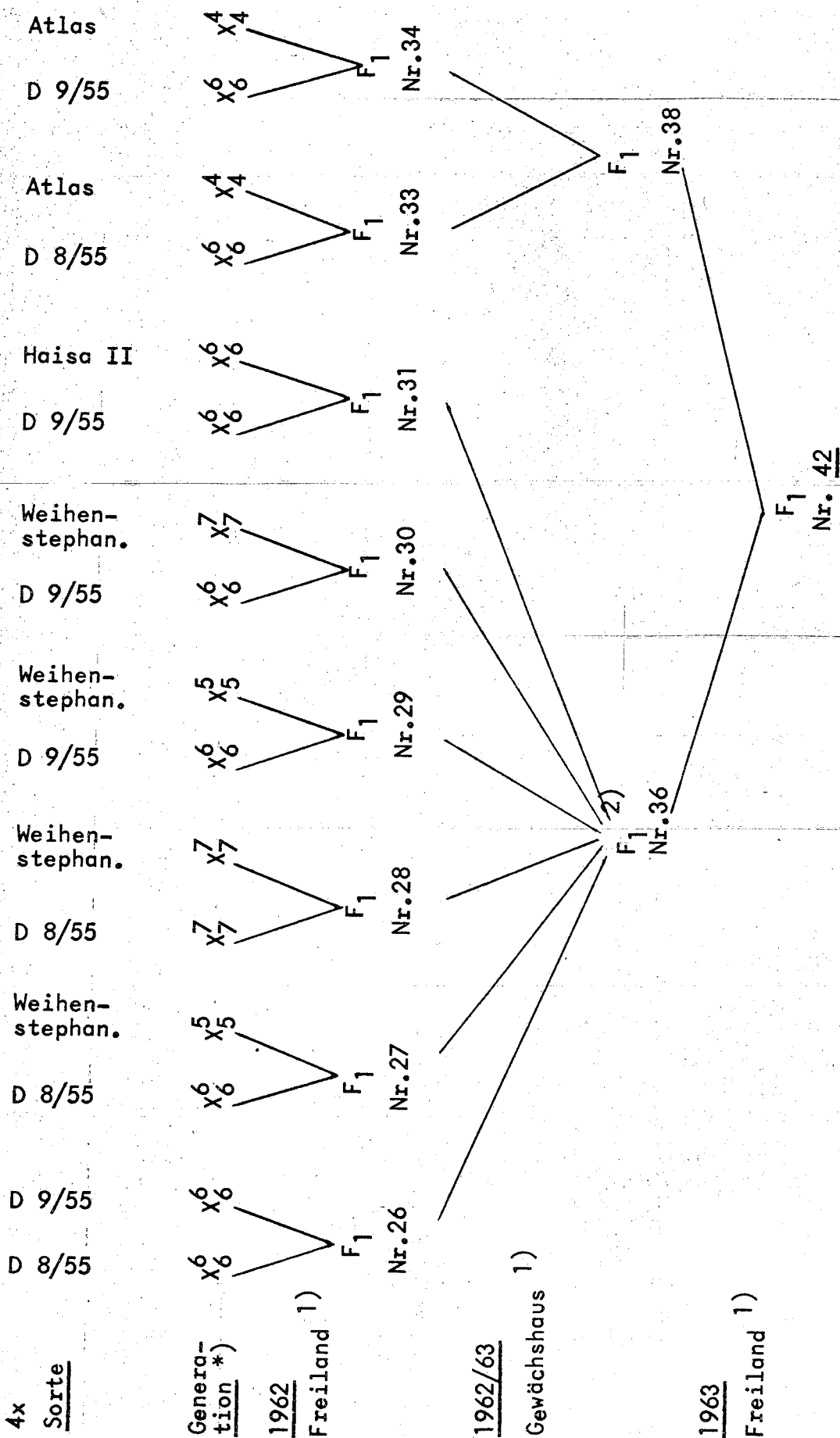


Abbildung 4: Abstammung der Kreuzung Nr. 42

1) M.P.I. für Züchtungsforschung, Köln-Vogelsang

2) Kreuzungskörner aus Kombinationen aller F<sub>1</sub>er 1962 wurden zu einem "F<sub>1</sub>-Ramsch" vereint

\*) X=Röntgen, Anzahl Bestrahlungen oben, Anzahl Anbaugenerationen unten

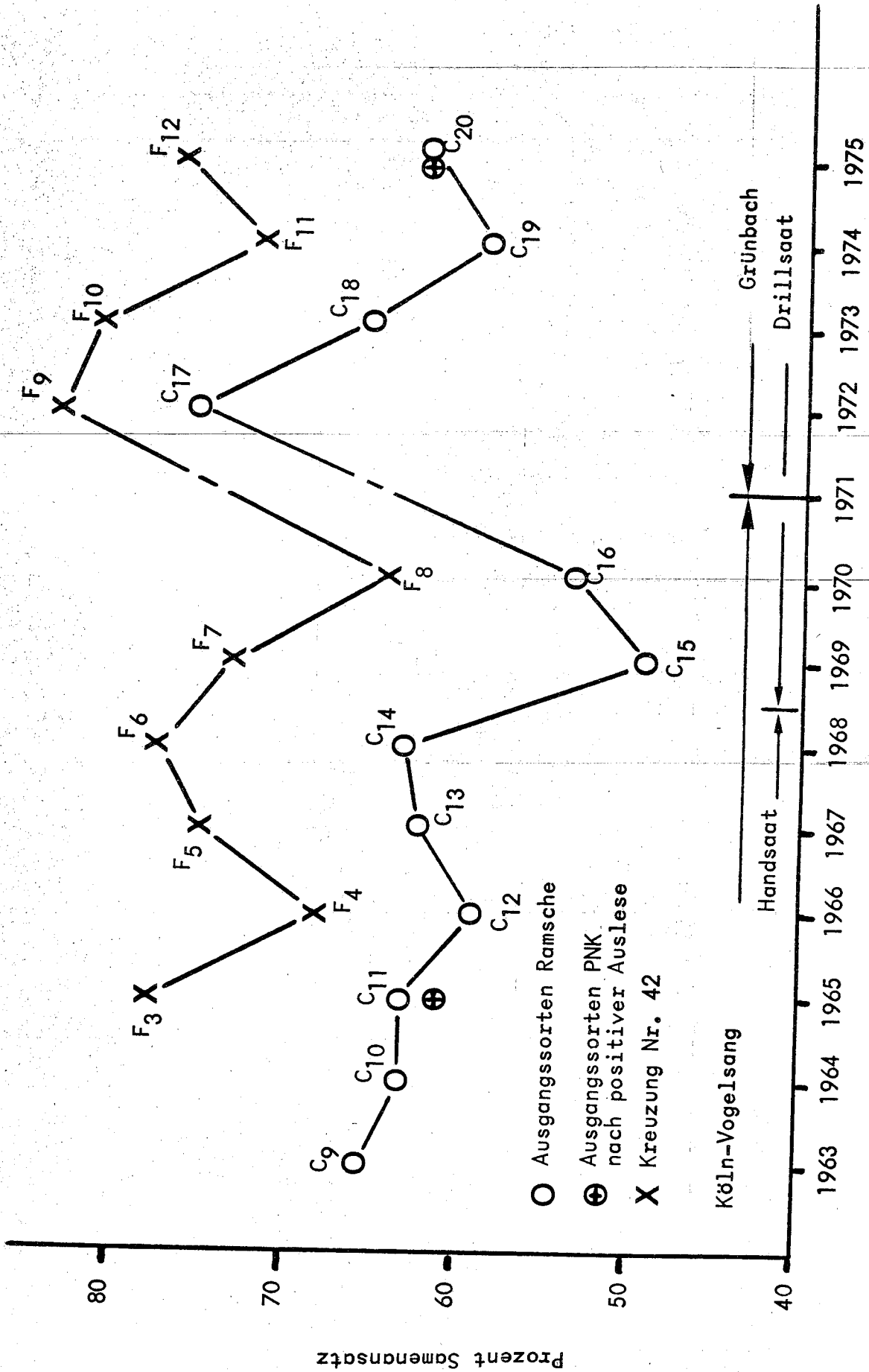


Abbildung 5: Mittelwerte des Samenansatzes der Kreuzung Nr. 42 und ihrer autotetraploiden Ausgangssorten von 1963 bis 1975

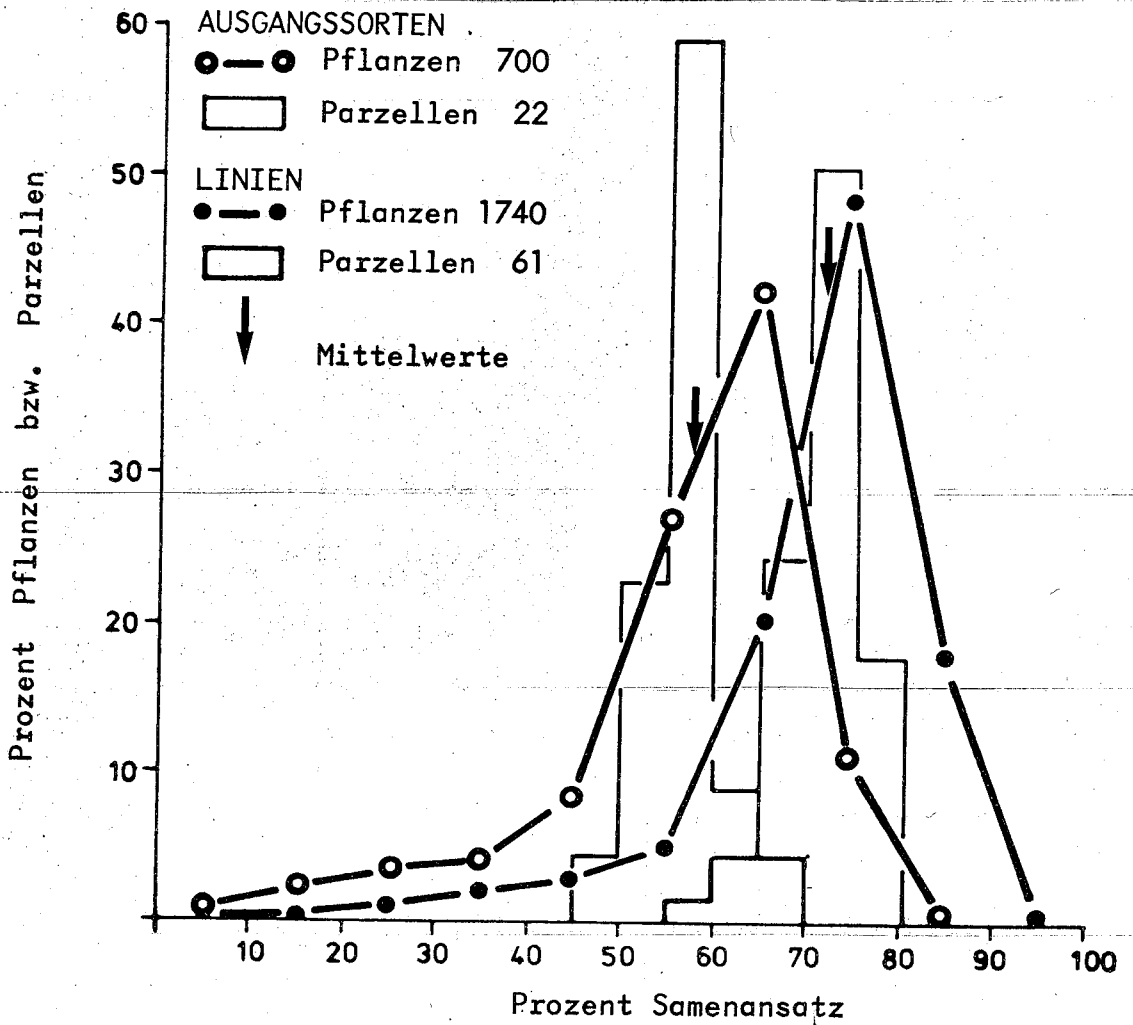


Abbildung 6: Häufigkeitsverteilungen des prozentualen Samenansatzes von Einzelpflanzen unbehandelter autotetraploider Ausgangssorten und selektierter tetraploider Linien nach mutagener Behandlung und Kreuzung, Freilandversuch 1974

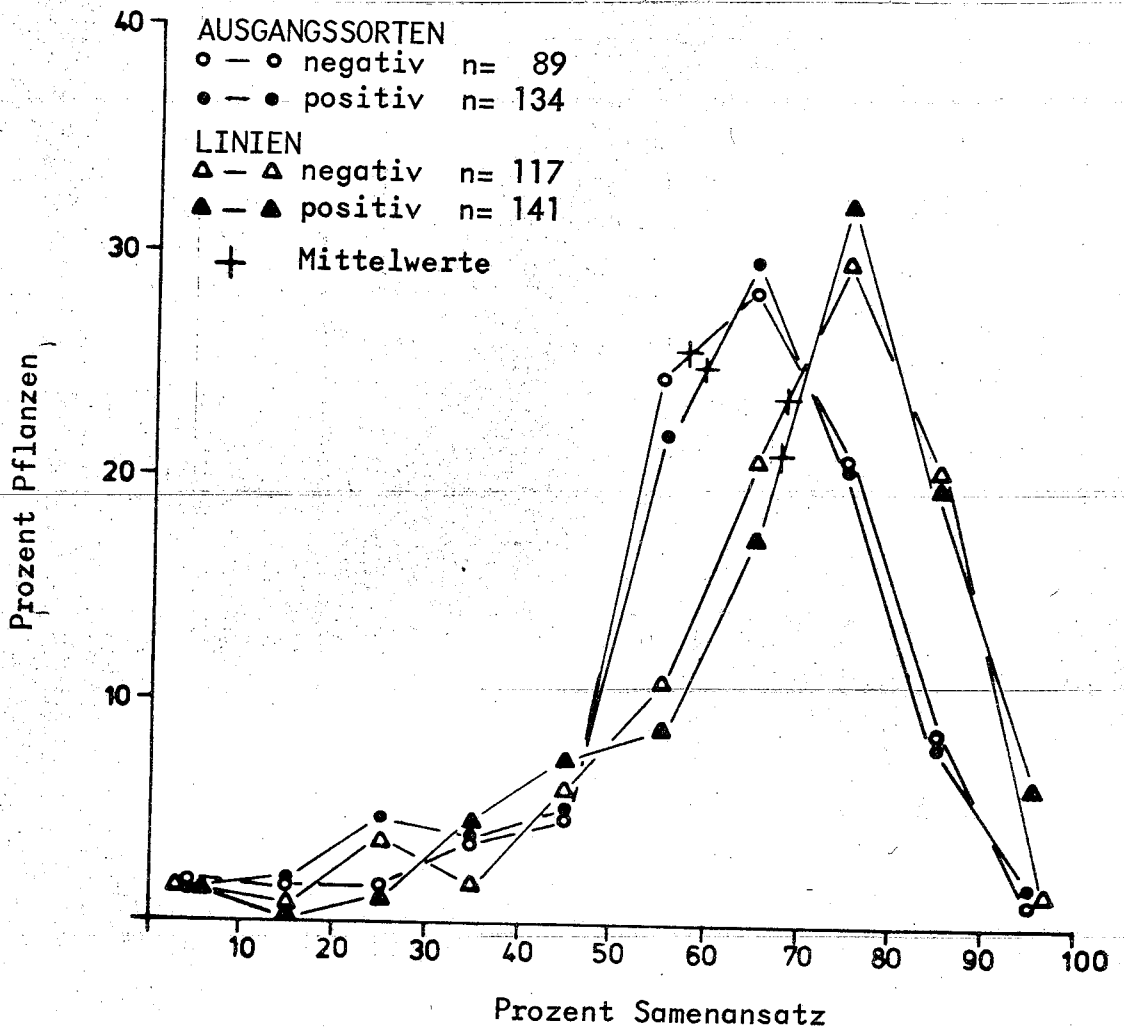


Abbildung 7: Häufigkeitsverteilungen des prozentualen Samenansatzes von Einzelpflanzen unbehandelter autotetraploider Ausgangssorten und selektierter tetraploider Linien nach mutagener Behandlung und Kreuzung; Nachkommenschaften negativ und positiv selektierter Einzelpflanzen, Gewächshausversuch 1975/76.

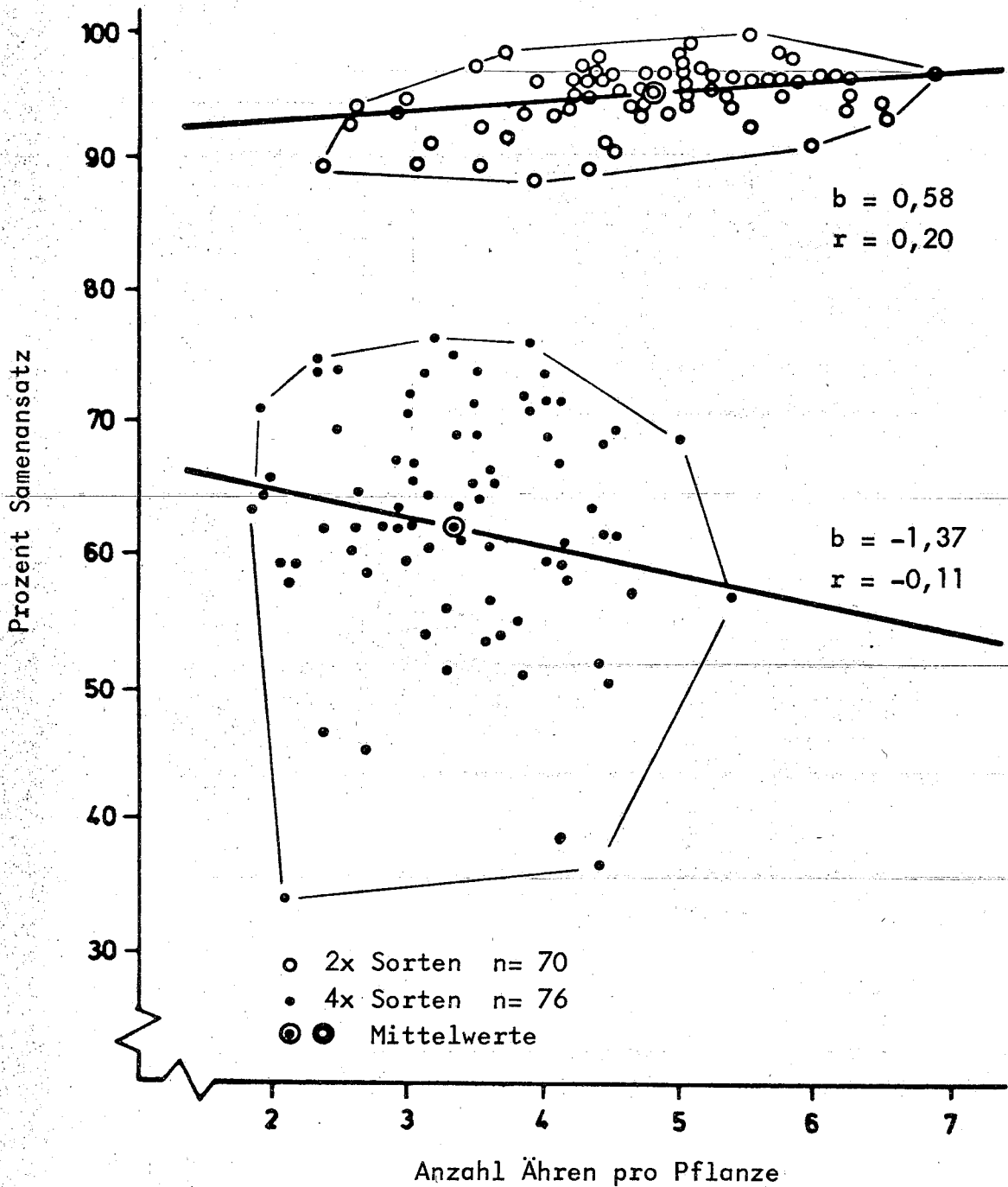


Abbildung 8: Zusammenhang zwischen der Anzahl Ähren/Pflanze (Vitalität) und dem prozentualen Samenansatz (Fertilität) in autotetraploiden Sorten und ihren diploiden Ausgangsformen, Freilandanbau 1974

	0 Xta	1 Xta	2 Xta	3 Xta	4 Xta
Uni- Bi- Tri- valente	1.	2.	3.	4.	6.
			7.	8.	9.
Quadri- valente	3 Xta	4 Xta	5 Xta	6 Xta	
	11.	14.	18.	20.	
	12.	15.	19.		
	13.	17.			

Abbildung 9: Chromosomenkonfigurationen, die in autotetraploiden Organismen mit terminalen Chiasmata erwartet werden können (nach DARLINGTON 1929, 1931).

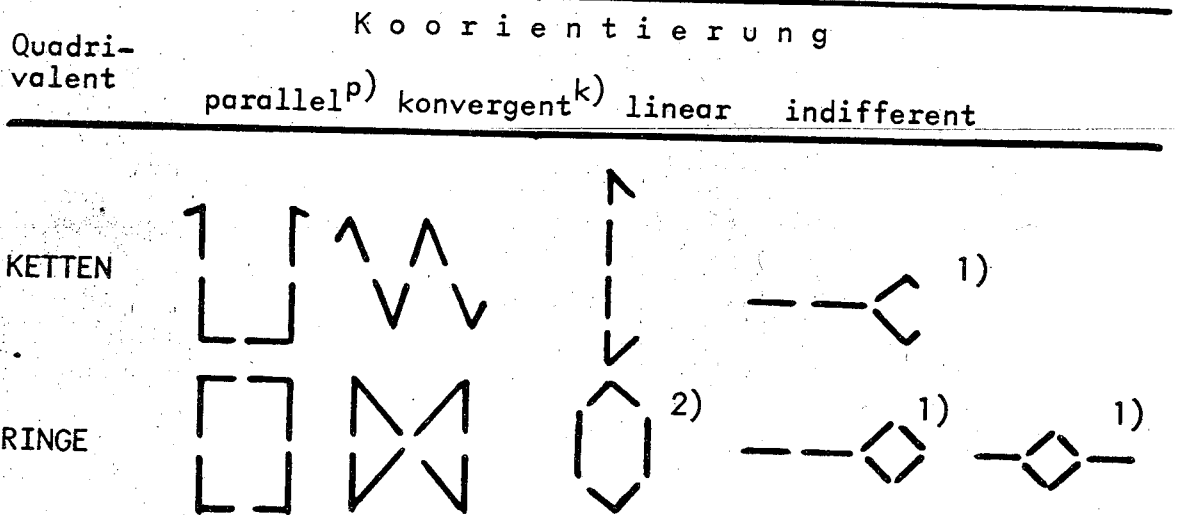


Abbildung 10: Koorientierungen von Quadri-  
valent-Ketten und Ringen  
in autotetraploiden Organismen (nach RIEGER et al.  
1976, verändert)

p) entspricht "adjacent" k) entspricht "alternate" bei  
Translokationen

1) auch konvergente Orientierung möglich 2) bei RIEGER  
et al. (1976) nicht erwähnt

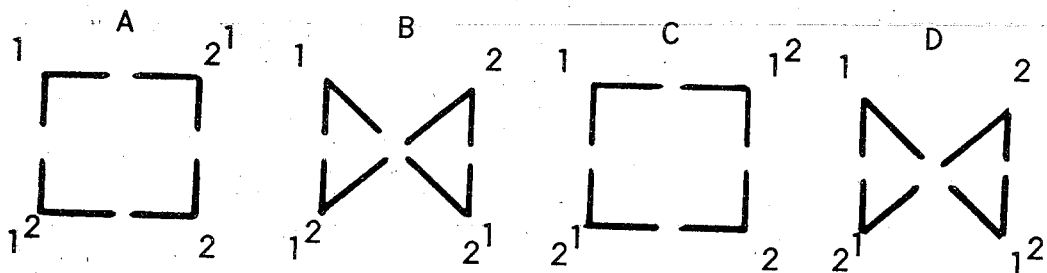


Abbildung 11: Ableitung der relativen Häufigkeiten von "adjacent"  
(parallel) und "alternate" (konvergent) koorientierten  
Quadri-  
valenten in Translokationen und Tetraploiden bei  
'zufälliger' Zentromerorientierung. Die Zentromere 1  
und 1<sup>2</sup> sowie 2 und 2<sup>1</sup> sind jeweils homolog. Koorientie-  
rung betrifft immer zwei benachbarte Zentromere; so  
kann Zentromer 1 mit 1<sup>2</sup> (A,B) oder mit 2<sup>1</sup> (C,D) koorien-  
tieren. In beiden Fällen haben die beiden anderen Zen-  
tromere zwei unabhängige Orientierungsmöglichkeiten,  
was insgesamt in einem Verhältnis von "adjacent":  
"alternate" wie 1:1 resultiert (nach SYBENGA 1972).

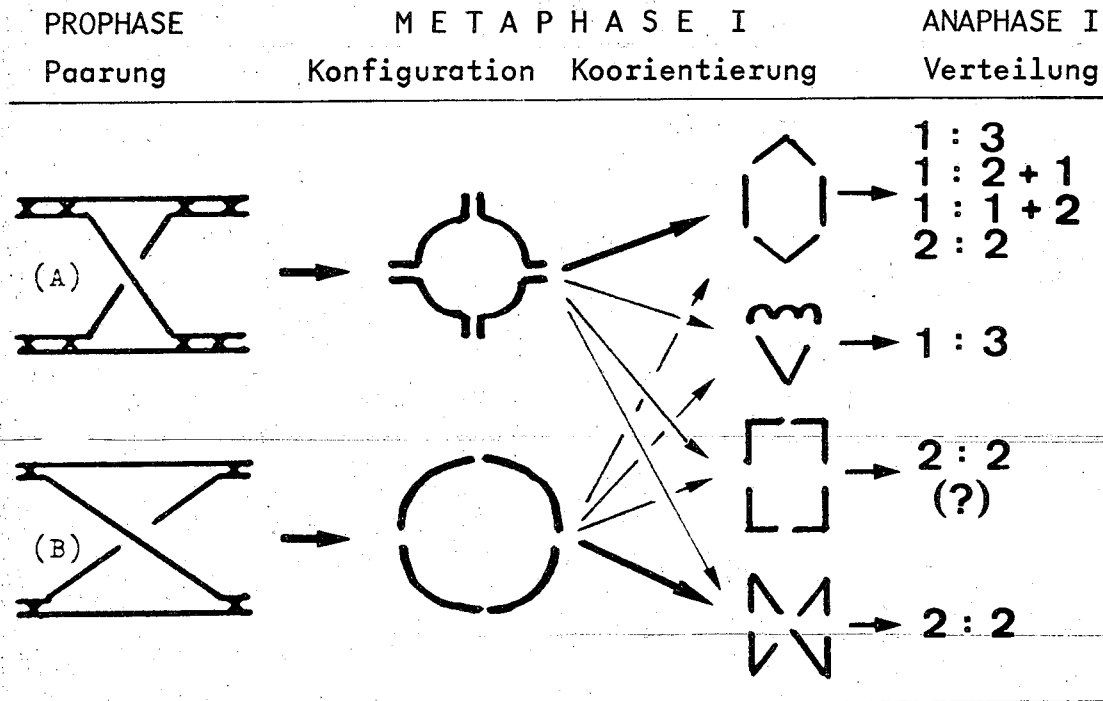


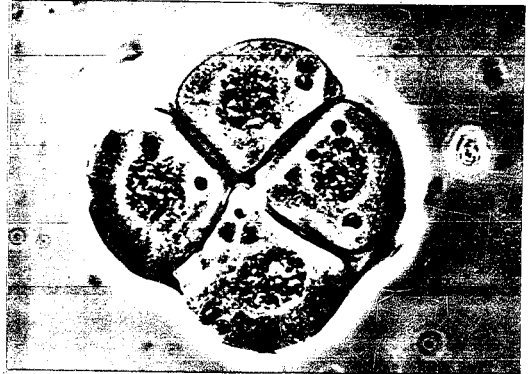
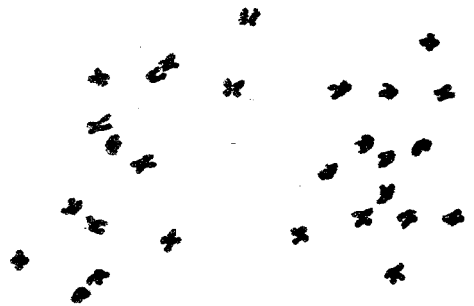
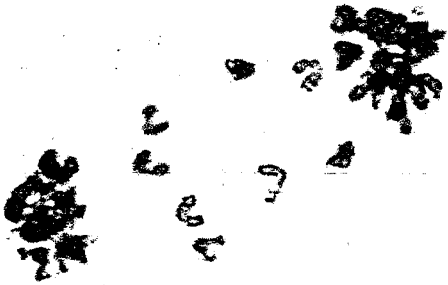
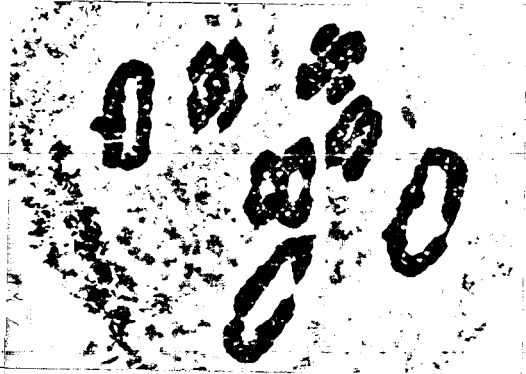
Abbildung 12: Schematische Interpretation der Chromosomenpaarung, Chromosomenorientierung und Chromosomenverteilung in Quadrivalenten verschiedener Chromosomengentypen (A,B) tetraploider Gerste. Quadrivalente des Typs B besitzen durch die terminale Chiasma-Lokalisation eine größere Flexibilität. Dadurch können die Ringe in der frühen Metaphase leichter in ihrer Orientierung korrigiert werden um schließlich bevorzugt die stabile "alternative" Position einzunehmen.

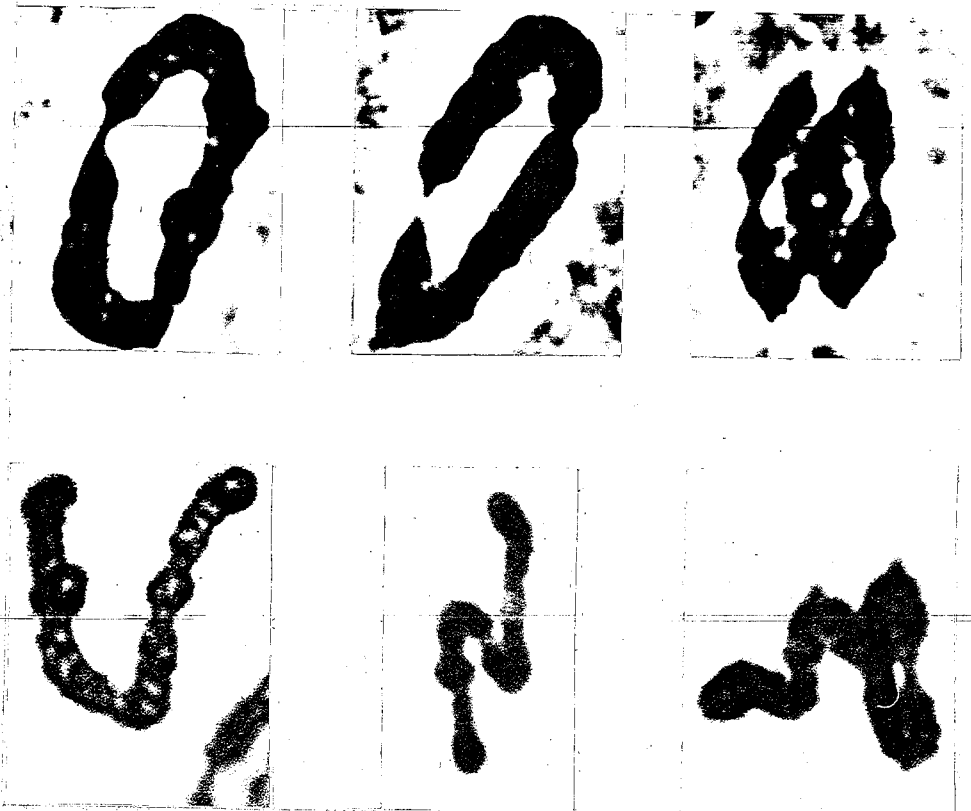
108000.200

01

108000

108000.200





**Abbildung 13:** Meiose autotetraploider Gerste ( $2n=4x=28$ ).  
(a)-(d) Metaphase I, (e)-(g) Anaphase I,  
(h) Tetrade, (i)-(n) Quadrivalentorientierungen.  
(a) 6 II, 4 IV; (b) 1 I, 4 II, 1 III, 4 IV;  
(c) 7 IV; (d) 7 IV; (e) 5 sich teilende Univalenten (laggards); (f) 12:14 + 2 laggards;  
(g) 12:16; (h) Tetrade mit Mikronuklei;  
(i) paralleler IV-Ring; (j) linearer IV-Ring;  
(k) alternativer IV-Ring; (l) parallele IV-Kette;  
(m) alternative IV-Kette; (n) "frying-pan" IV.

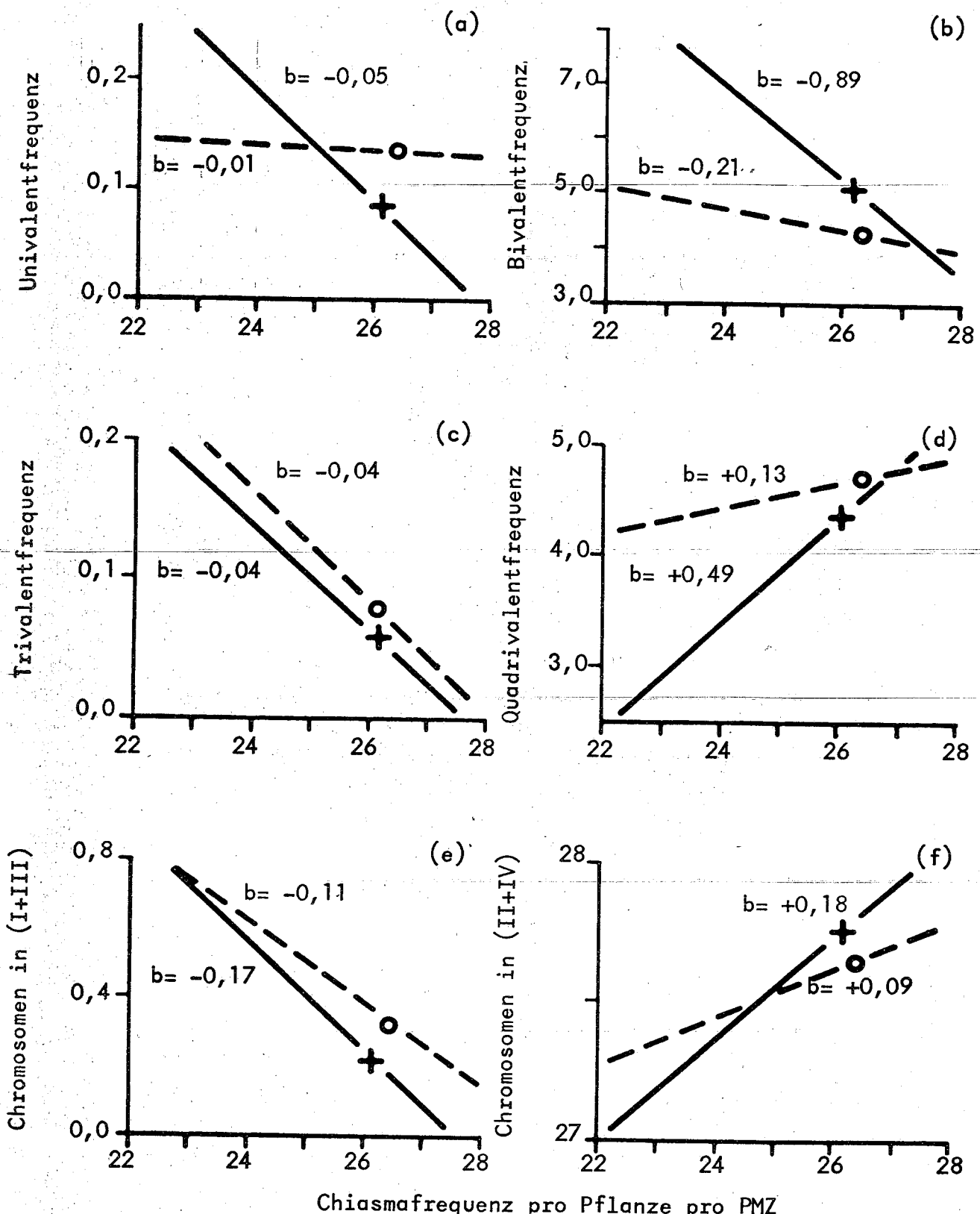


Abbildung 14 a-f: Regressionen verschiedener MI-Daten auf die Chiasmafrequenz/Pflanze in unbehandelten Ausgangssorten (---○) und selektierten Linien (—+—)  
 ○ + = Mittelwerte

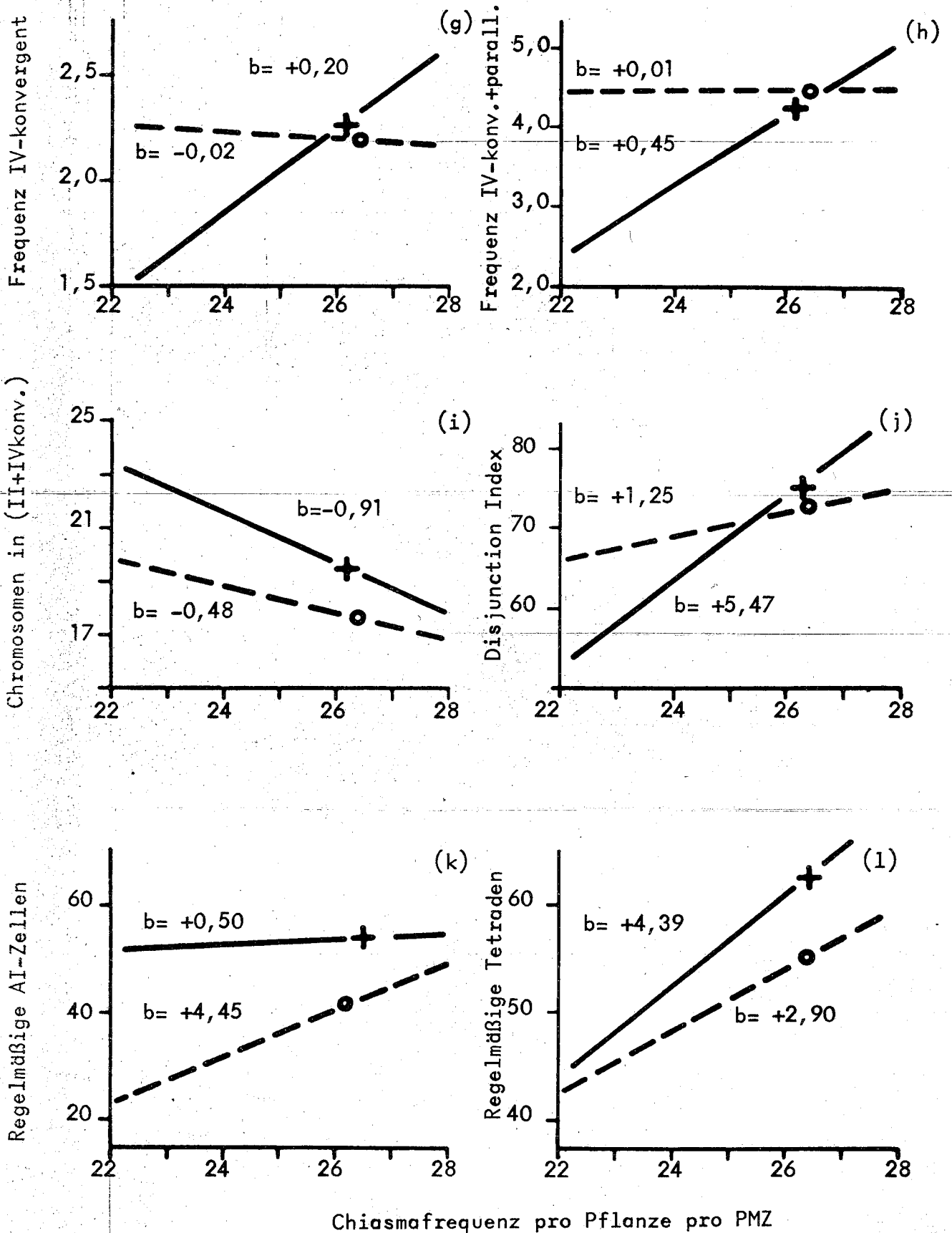


Abb. 14 g-l: Regressions verschiedener Meiose-Daten auf die Chiasmafrequenz/Pflanze in unbehandelten Ausgangsarten (---○) und selektierten Linien (—+—)  
 ○ + = Mittelwerte

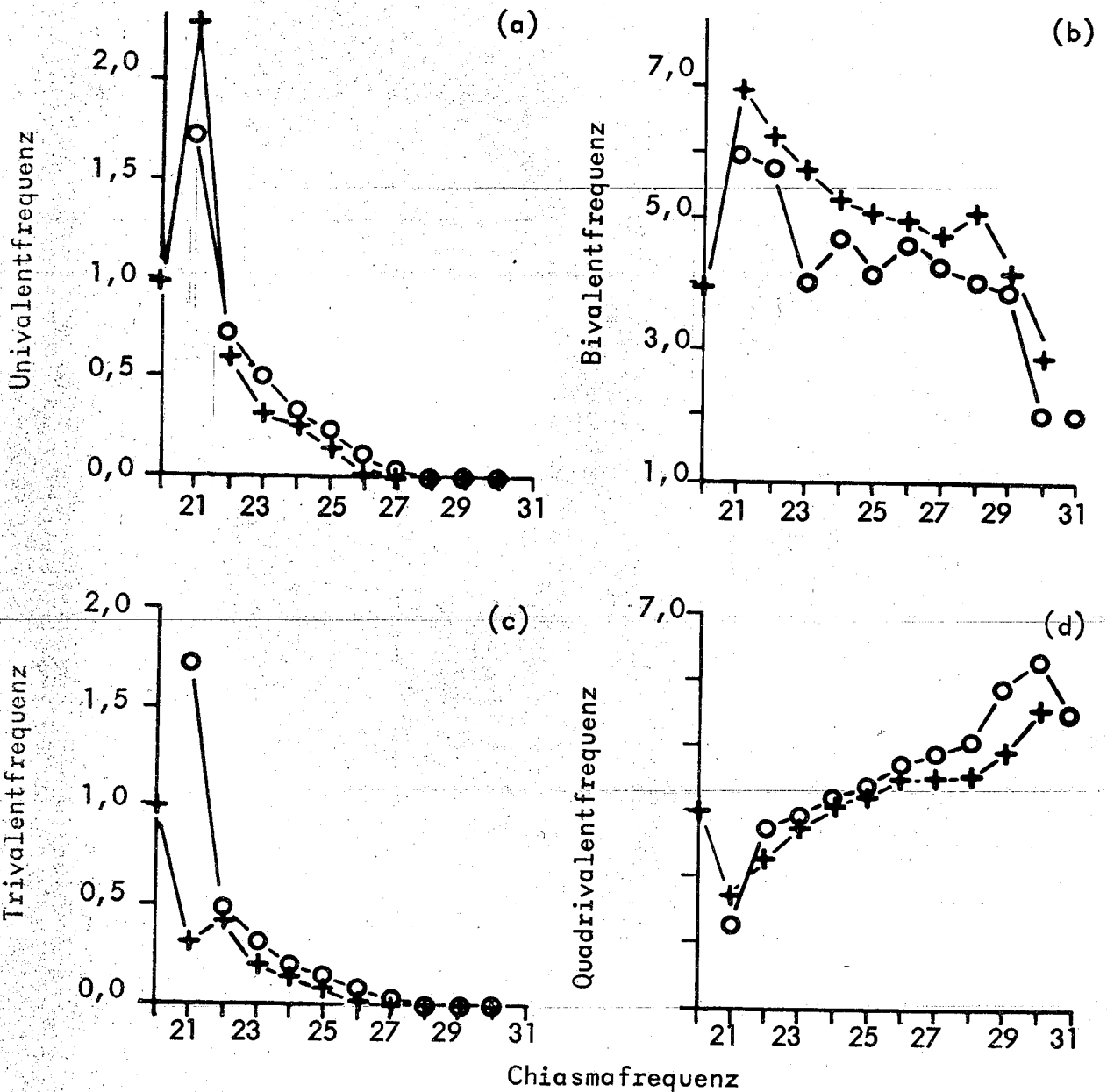


Abbildung 15 a-d: Die mittleren Häufigkeiten der verschiedenen Chromosomenkonfigurationen in MI in PMZ bestimmter Chiasmafrequenz unbehandelter Ausgangsarten (○—○) und selektierter Linien (+—+)

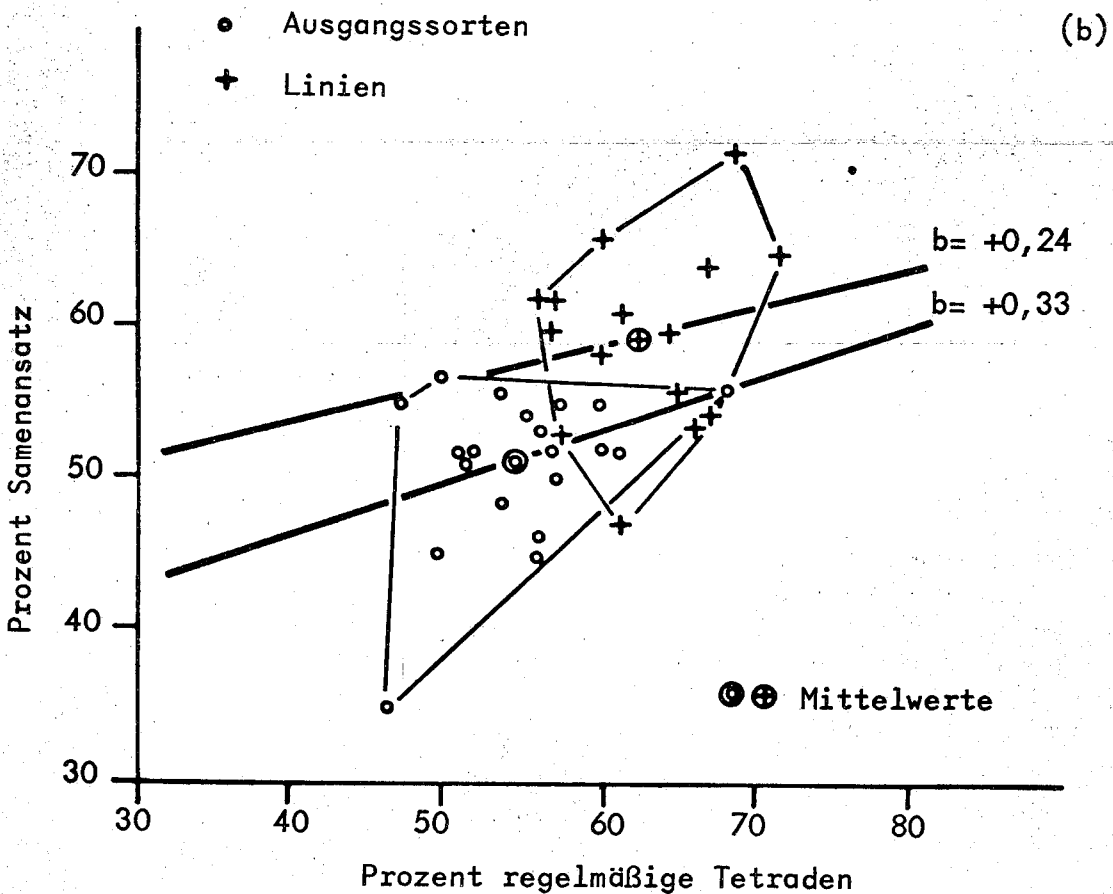
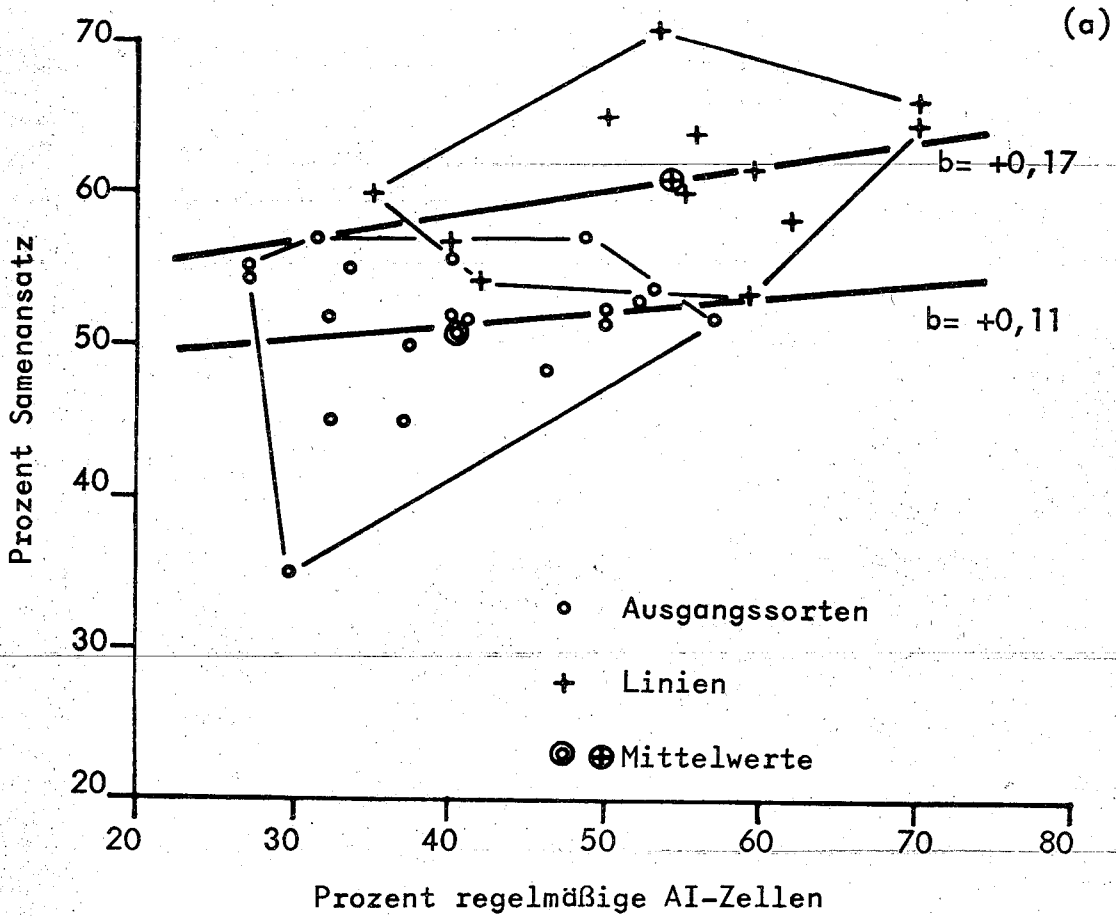


Abbildung 16: Zusammenhang zwischen regelmäßiger Chromosomenverteilung in AI(a) und regelmäßiger Tetradenbildung (b) und dem Samenansatz (alle Prozentwerte winkelt-transformiert).

8. LITERATURVERZEICHNIS

- ÅASTVEIT, K. (1968): Variation and selection for seed-set in tetraploid rye. Hereditas 60, 294 - 316.
- ARMSTRONG, K.C. (1971): Chromosome associations at pachytene and metaphase in Medicago sativa. Can.J.Genet.Cytol. 13, 697 - 702.
- AVERY, G.S. and L. POTTORF (1945): Polyploidy, auxin and nitrogen in green plant tissue. Amer.J.Bot. 32, 669 - 671.
- AVIVI, L. (1976): The effect of genes controlling different degrees of homoeologous pairing on quadrivalent frequency in induced autotetraploid lines of Triticum longissimum. Can.J.Genet.Cytol. 18, 357 - 364.
- AVIVI, L. and M. FELDMANN (1973): Mechanism of non-random chromosome placement in common wheat. Proc. 4th. Wheat Genet.Symp., Columbia Missouri, 627 - 633.
- BABCOCK, E.B. and G.L. STEBBINS (1938): The American species of Crepis: their relationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis. Carnegie Inst. Washington, Publ.No. 484, 106 S.
- BAUER, H., R. DIETZ und C. RÖBBELEN (1961): Die Spermatocytenteilungen der Tipuliden. III. Mitt. Das Bewegungsverhalten der Chromosomen in Translokationsheterozygoten von Tipula oleracea. Chromosoma 12, 116 - 189.
- BAUM, B.R. and T. RAJHATHY (1976): A study of Avena macrostachya. Can.J.Bot. 54, 2434 - 2439.
- BENDER, K. und H. GAUL (1966): Zur Frage der Diploidisierung autotetraploider Gerste. Z. Pflanzenzüchtung 56, 164 - 183.
- BENNETT, M.D. und H. REES (1970): Induced variation in chiasma frequency in rye in response to phosphate treatments. Genet. Res. 16, 325 - 331.

- BERG, K.H.v. (1936): Autotetraploidie bei Hordeum bulbosum L. Züchter 8, 151 - 158.
- BHASKARAN, S. and M.S. SWAMINATHAN (1960): Polyploidy and radiosensitivity in wheat and barley. I. Cytological and cytochemical studies. Part. I: *Genetica* 30, 449 - 480. Part. II: *Genetica* 31, 1 - 32 (1961).
- 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. *Can.J.Genet.Cytol.* 19, 313 - 321.
- BURNHAM, C.R. (1934): Chromosomal interchanges in maize: reduction of crossing over and the association of non-homologous parts. *Amer.Nat.* 68, 81 - 82.
- BURNHAM, C.R. (1956): Chromosomal interchanges in plants. *Bot.Rev.* 22, 419 - 552.
- BURNHAM, C.R. (1962): *Discussions in Cytogenetics*. Burgess Publ.Comp., Minneapolis, 375 S.
- 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<sub>1</sub> entre Hordeum bulbosum L. et H.secalinum Schreb. *Ann. de l'Amélioration des 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.

- CHIN, T.C. (1941): The cytology of some wild species of Hordeum.  
Ann. Bot. 5, 535 - 545.
- CHIN, T.C. (1943): Cytology of the autotetraploid rye. Bot.Gaz. 104,  
627 - 632.
- CLELAND, R.E. (1929): Chromosome behaviour in the pollen mother cells  
of several strains of Oenothera lamarckiana. Z. ind. Abst.  
Vererbl. 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.
- CROWLEY, J.G. and H. REES (1968): Fertility and selection in tetraploid  
Lolium. Chromosoma 24, 300 - 308.
- CURRAN, P.L. (1961): Microsporogenesis in native and introduced forms of  
Dactylis glomerata L. Sci.Proc.Roy.Dubl.Soc. Series A, 1, 215 - 231.
- DARLINGTON, C.D. (1929): Meiosis in polyploids. Part II. Aneuploid hyacinths.  
J.Genet. 21, 17 - 56.
- DARLINGTON, C.D. (1931): Meiosis in diploid and tetraploid Primula  
sinensis. J.Genet. 24, 65 - 96.
- DAVIDSE, G. and R.W. POHL (1974): Chromosome numbers, meiotic behavior,  
and notes on tropical American grasses (Gramineae), Can.J.Bot.  
52, 317 - 328.
- DAVIES, D.R. (1958): Male parthenogenesis in barley. Heredity 12, 493 - 498.
- DAWSON, C.D.R. (1941): Tetrasomic inheritance in Lotus corniculatus L.  
J.Genet. 42, 49 - 72.
- DENNHÖFER, L. (1974): Über die durch chromosomale Aberration verursachte  
Sterilität. Theor.Appl.Genet. 44, 311 - 323.

- DE ROO, R. (1968): Meiose en fertiliteit bij tetraploid Engels Raaigras (Lolium perenne L.). Mededelingen Landbouwwetenschappen Gent 33, 247 - 258.
- DEVINE, T.E. (1967): Diploidization of induced tetraploid hybrids of Dactylis glomerata by means of X-ray irradiation. Diss. Iowa State Univ., Ames Iowa, 70 S.
- DOYLE, G.G. (1963): Preferential pairing in structural heterozygotes of Zea mays. Genetics 48, 1011 - 1027.
- DOYLE, G.G. (1969): Preferential pairing in trisomics of Zea mays. Chromosomes Today 2, 12 - 20.
- DOYLE, G.G. (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.
- DUSTIN, A.P. (1934): Action de la colchicine sur le sarcome greffé type Crocker, de la souris. Bull.Acad.R.Med.Belg. 14, 487.
- 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.
- ELLERSTRÖM, S. and H. HAGBERG (1967): Monofactorial heterosis in autotetraploid barley. Hereditas 57, 319 - 326.
- ELLERSTRÖM, S. and J.S. SJÖDIN (1963): Fertility problems in tetraploid rye. In: Rec.Plant Breed.Res. Svalöf 1946-61, Almquist & Wiksell, Stockholm, 150 - 166.

- ELLIOTT, C.G. (1955): The effect of temperature on chiasma frequency. *Heredity* 9, 385 - 398.
- ELLIOTT, C.G. (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.
- ENDRIZZI, J.E. (1962): The diploid-like cytological behaviour of tetraploid cotton. *Evolution* 16, 325 - 329.
- ENDRIZZI, J.E. (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. *Can.J.Genet.Cytol.* 15, 647 - 649.
- FEDAK, G. (1975): Fertility and meiotic behaviour in tetraploid barley. *Can.J.Genet.Cytol.* 17, 121 - 123.
- FEDAK, G. (1976): Cytogenetics of Wiebe's 16 chromosome barley. *Can.J.Genet.Cytol.* 18, 763 - 768.
- FEDAK, G. and S.B. HELGASON (1970): Somatic association of chromosomes in barley. *Can.J.Genet.Cytol.* 12, 496 - 500.
- FINCH, R.A. and K.J. KASHA (1976): Meiotic associations in barley lines with eight pairs of chromosomes and their haploids. *Can.J.Genet.Cytol.* 18, 753 - 761.
- FELDMAN, M., T. MELLO-SAMPAYO and E.R. SEARS (1966): Somatic association in Triticum aestivum. *Proc.Nat.Acad.Sci.* 56, 1192 - 1199.
- FREESE, E. (1963): Molecular mechanism of mutation. In: *Molecular Genetics*; J.H. Taylor, ed. Academic Press, New York and London, 207 - 269.

- FREISLEBEN, R. (1942): Untersuchungen an tetraploiden Gersten.  
Der Forschungsdienst Sonderheft 16, 361 - 364.
- FREISLEBEN, R. und I. METZGER (1942): Genetische Studien zur Gerstenzüchtung I. Z. Pflanzenzüchtung 24, 507 - 522.
- FRIMMEL, G. und H. GAUL (1969): Diploidisierung autotetraploider Gerste mit Hilfe mutagener Behandlung. Ber.Arb.-Tagung 1969  
Arbeitsgemeinschaft Saatzuchtleiter, Gumpenstein, 243 - 267.
- GAIRDNER, A.E. and C.D. DARLINGTON (1931): Ring formation in diploid and polyploid Campanula persicifolia. Genetica 13, 113 - 150.
- 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.
- GARBER, E.D. (1955): Cytogenetics of Sorghum. I. The orientation of interchange complexes and quadrivalents at metaphase I in S. purpureosericeum. Bot.Gaz. 116, 369 - 372.
- GAUL, H. (1958): Present aspects of induced mutations in plant breeding. Euphytica 7, 275 - 289.
- GAUL, H. (1963): Mutationen in der Pflanzenzüchtung. Z. Pflanzenzüchtung 50, 194 - 307.
- GAUL, H. and W. FRIEDT (1976): Progress in the diploidisation of autotetraploid barley. Barley Genetics III: Proc.Third Int. Barley Gen.Symp., Garching 1975, Thiernig-München, 378 - 387.
- GAUL, H., G. FRIMMEL, A. FRITZ and E. ULONSKA (1970): Combination of yield and protein content in tetraploid barley. In: Improving Plant Protein by Using Nuclear Techniques. IAEA, Vienna, 133 - 147.

- GAUTHIER, F.M. and R.C. MCGINNIS (1968): The meiotic behaviour of a nulli-haploid plant in Avena sativa L. Can.J.Genet.Cytol. 10, 186 - 189.
- GELIN, G. (1956): The meiotic response to the mitotic disturbances in X-rayed barley. Agri.Hort.Genetica 14, 107 - 126.
- GILL, B.S., J.L. MINOCHA, D. GUPTA and D. KUMAR (1969): Chromosome behaviour and seed setting in autotetraploid pearl millet. Indian J. Genet.Plant Breed. 29, 462 - 467.
- GILLES, A. and L.F. RANDOLPH (1951): Reduction of quadrivalent frequency in autotetraploid maize during a period of 10 years. Amer.J.Bot. 38, 12 - 17.
- GOTTSCHALK, W. (1976). Die Bedeutung der Polyploidie für die Evolution der Pflanzen. G. Fischer Verl. Stuttgart, 500 S.
- GOULD, F.W. (1968): Chromosome numbers of Texas grasses. Can.J.Bot. 46, 1315 - 1325.
- GRELL, E.H. (1961): Variations in preferential segregation on 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.
- GUSTAFSON, J.P. (1976): The evolutionary development of Triticale: the wheat-rye hybrid. Evolut.Biol. 9, 107 - 135.
- HAGA, T. (1943): A reciprocal translocation in Lilium hansonii Leicht. Cytologia 13, 19 - 25.
- 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 analysis of chromosome behaviour in hybrid plants. Proc.Penn.Acad.Sci. 29, 121 - 126.

- HANELT, V.P. (1966): Polyploidie-Frequenz und geographische Verbreitung bei höheren Pflanzen. Biol.Rundsch. 4, 185 - 196.
- HARLAN, J.R. and J.M.J. DE WET (1976): On Ö.Winge and a prayer: The origins of polyploidy. Bot.Rev. 41, 361 - 390.
- 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.
- HELGASON, S.B. and M. ROMMEL (1963): Seed development in relation to aneuploidy in autotetraploid Hordeum vulgare L. Can.J.Genet. Cytol. 5, 189 - 196.
- HENDERSON, S.A. (1969 a): Chiasma localisation and incomplete pairing. Chromosomes Today 2, 56 - 60.
- HENDERSON, S.A. (1969 b): Chromosome pairing, chiasmata and crossing over. In: Handbook of Molec. Cytol., A.Lima-de-Faria, ed., 326 - 357.
- HILPERT, G. (1957): Effect of selection for meiotic behaviour in tetraploid rye. Hereditas 43, 318 - 322.
- HOSSAIN, M.G. (1976): The significance of chromosome association in an advanced population of tetraploid rye. Can.J.Genet.Cytol. 18, 601 - 609.
- HOSSAIN, M.G. and K. MOORE (1975): Selection in tetraploid rye. I. Effects of selection on the relationships between seed-set, meiotic regularity and plant vigour. Hereditas 81, 141 - 152.  
II. Effects of selection on the relationship between chiasma-frequency and pairing configurations. Hereditas 81, 153 - 164.
- HRADILIK, J. (1973): The content of native gibberellic acid in coleoptiles and growth characteristics of some cultivars of spring barley. Acta Universitatis Agriculturae, Brno, Facultas Agronomica 21, 15 - 18.

- HUGHES-SCHRADER, S. (1943): Meiosis without chiasmata in diploid and tetraploid spermatocytes of the mantid Callimantis antillarum saussure. J. Morphology 73, 111 - 141.
- ISING, G. (1967): Fertility and heterosis in tetraploid barley. Hereditas 57, 327 - 332.
- JAUHAR, P.P. (1970): Chromosome behaviour and fertility of the raw and evolved synthetic tetraploids of pearl millet, Pennisetum typhoides Stapf et Hubb. Genetica 41, 407 - 424.
- JAUHAR, P.P. (1975): Genetic control of diploid-like meiosis in hexaploid tall fescue. Nature (Lond.) 254, 595 - 597.
- 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, G.H. (1974): Correlated components of chiasma variation and the control of chiasma distribution in rye. Heredity 32, 375 - 387.
- 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. Genetics 54, 377 - 393.
- JONES, K. (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.
- JONES, K. (1964): Chromosomes and the nature and origin of Anthoxanthum odoratum L. Chromosoma 15, 248 - 274.

- KAO, K.N., E. REINBERGS and B.L. HARVEY (1970): Selection for seed setting in hybrid populations of autotetraploid barley, Hordeum vulgare L. emend Lam. Crop. Sci. 10, 491 - 492.
- KAO, K.N., B.L. HARVEY, E.N. LARTER and E. REINBERGS (1971): Effects of 5-Bromodeoxyuridine in autotetraploid barley. Can.J.Plant Sci. 51, 21 - 24.
- KARPECHENKO, G.D. (1928): Polyploid hybrids of Raphanus sativus L. x Brassica oleracea L. Z. Ind.Abst.Vererbungsl. 48, 1 - 85.
- KASHA, K.J. and C.R. BURNHAM (1965): The location of interchange break-points in barley. II. Chromosome pairing and the intercross method. Can.J.Genet.Cytol. 7, 620 - 632.
- KHOSHOO, T.N. and I. MUKHERJEE (1966): A translocation heterozygote in garden Canna. Genetica 37, 255 - 258.
- KIHARA, H. und T. ONO (1927): Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der Rumex-Arten. Z.Zellforsch.mikroskop.Anat.4, 475 - 481.
- KIMBER, G. (1961): Basis of the diploid-like meiotic behaviour of polyploid cotton. Nature 191, 98 - 100.
- KUCKUCK, H. (1934): Artkreuzungen bei Gerste. Züchter 6, 270 - 273.
- KÜNZEL, G. (1963): Differenziertes Bindungsverhalten der Meiose-Chromosomen innerhalb der Ähre einer röntgeninduzierten Gerstenmutante mit reziproker Translokation in heterozygotem Zustand. Die 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.
- LEIN, A. (1948): Natürliche Standorte von diploidem und tetraploidem Hordeum bulbosum L. Züchter 19, 6 - 9.

- LEVAN, A. (1940): Meiosis of Allium porrum, a tetraploid species with chiasma localisation. Hereditas 26, 454 - 462.
- LEWIS, K.R. and B. JOHN (1963): Chromosome marker. J. & A. Churchill Ltd., London.
- 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.
- LUTZ, A.M. (1907): A preliminary note on the chromosomes of Oenothera lamarckiana and of its mutants, O. gigas. Science 26, 151 - 152; zit. in: C.R. Burnham, Discussions in Cytogenetics. Burgess Publ. Comp., Minneapolis, Minnesota (1962); S. 168.
- MARTINSON, V.A. (1975): Cytological studies of diploid and tetraploid Theobroma cacao. Genetica 45, 341 - 348.
- 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.
- MELCHERS, G. (1977): Kombination somatischer und konventioneller Genetik für die Pflanzenzüchtung. Naturwissenschaften 64, 184 - 194.
- METTIN, D. und G.A. TSCHAWDAROFF (1966): Untersuchungen über die Häufigkeit und Weitergabe aneuploider Typen bei autotetraploider Gerste. Züchter 36, 98 - 103.
- MOORE, K. (1963): The influence of climate on a population of tetraploid spring rye. Hereditas 50, 269 - 305.

- MORRISON, J.W. (1956): Chromosome behaviour and fertility of tetra Petkus rye. *Can.J.Agric.Sci.* 36, 157 - 165.
- MORRISON, J.W. and T. RAJHATHY (1960 a): Frequency of quadrivalents in autotetraploid plants. *Nature* 187, 528 - 530.
- MORRISON, J.W. and T. RAJHATHY (1960 b): 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.Notiser* 1933, 198 - 205.
- MÜNTZING, A. (1948): Experiences from work with induced polyploidy in cereals. *Svalöf 1886-1946, History and Present Problems*, 324 - 337.
- MÜNTZING, A. (1951): Cyto-genetic properties and practical value of tetraploid rye. *Hereditas* 37, 17 - 84.
- MÜNTZING, A. (1954): An analysis of hybrid vigour in tetraploid rye. *Hereditas* 40, 265 - 277.
- MÜNTZING, A. (1956): Chromosomes in relation to species differentiation and plant breeding. *Conf.on Chromosomes, Wageningen*, 1 - 37.
- MÜNTZING, A. (1970): Die Bedeutung der induzierten Mannigfaltigkeit für die Kulturpflanzenforschung. *Kulturpflanze Beiheft* 6, 53 - 72.
- MURRAY, B.G. (1976): The cytology of the genus *Briza* L. (Gramineae). *Chromosoma* 57, 81 - 93.
- 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.

- MYERS, W.M. and H.D. HILL (1940): Studies of chromosomal association and behavior and the occurrence of aneuploidy in autotetraploid grass species; Orchard grass, Tall oat grass and Crested wheatgrass. Bot.Gaz. 102, 236 - 255.
- MYERS, W.M. and H.D. HILL (1942): Variations in chromosomal association and behaviour during meiosis among plants from open-pollinated populations of Dactylis glomerata. Bot.Gaz. 104, 171 - 177.
- NILAN, R.A. (1964): The cytology and genetics of barley; 1951-1962, Monographic Suppl. No. 2, Res.Studies, Wash.State Univ., 278 S.
- NITTLER, L.W. and H.A. JENSEN (1974): Cultivar differences among barley plants grown with different nutrient treatments, Agron.Journal 66, 397 - 399.
- NORDENSKJÖLD, H. (1960): The modes of segregation in a family of hexaploid Phleum pratense. Hereditas 46, 504 - 510.
- NÖTH, B. (1977): Quadrivalentenorientierung und partielle Sterilität bei heterozygoten Translokationen der Gerste, Hordeum vulgare L. Diplomarbeit, Fachbereich Landw.u.Gartenbau, TU München, 63 S.
- OHNO, S. (1970): Evolution by Gene Duplication. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 160 S.
- OKAMOTO, M. (1957): Asynaptic effect of chromosome V. Wheat Inf. Serv. 5, 6.
- OKAMOTO, M. and H. GAUL, (1976): Abnormalities of pollen tetrads in Asse, a four-rowed cultivar of Hordeum vulgare. Barley Genetics III, Proc. Third Int.Barley Genet.Symp.Garching 1975, Thiemig-München, 374 - 377.
- O'MARA, J.G. (1948): Fertility in allopolyploids. Rec.Gem.Soc.Am. 17, 52.
- ONO, T. (1952): Studies on artificial polyploid barley (jap.). Papers from the Coord.Committ.for Res.in Genetics III, 67 - 70.

- OTLOWSKA, D. (1971): Cytogenetic studies on two forms of tetraploid rye. *Gen.Polonica* 12, 241 - 244.
- PAO, W.K. and H.W. LI (1948): Desynapsis and other abnormalities induced by high temperature. *J. Genetics* 48, 297 - 310.
- PETO, F.H. (1936): Heat induced tetraploidy in barley. *Can.J.Res.* 14 C, 445 - 447.
- PLARRE, W. (1954): Vergleichende Untersuchungen an diploidem und tetraploidem Roggen (Secale cereale L.) unter besonderer Berücksichtigung von Inzuchterscheinungen und Fertilitätsstörungen. *Z.Pflanzenzüchtung* 33, 303 - 353.
- RAJHATHY, T. and H. THOMAS (1972): Genetic control of chromosome pairing in hexaploid oats. *Nature New Biol. (Lond.)* 239, 217 - 219.
- RAJHATHY, T., J.W. MORRISON and S. SYMKO (1963): Interspecific and intergenetic hybrids in Hordeum. *Barley Genetics I: Proc.First Int. Barley Gen.Symp., Wageningen 1963*, 195 - 212.
- REES, H. (1955): Genotypic control of chromosome behaviour in rye. I. Inbred lines. *Heredity* 9, 93 - 116.
- REES, H. and R.N. JONES (1977): Chromosome genetics. *Genetics-Principles and Perspectives: a series of texts*. Edward Arnold (Publ.) Ltd., London, 151 S.
- REES, H. and B. NAYLOR (1960): Developmental variation in chromosome behaviour. *Heredity* 15, 17 - 27.
- REIMANN-PHILIPP, R. und H. EICHHORN-ROHDE (1970): Über die Beziehungen von Fertilität und Modus der Chromosomenpaarung bei tetraploiden, für drei Chromosomen strukturheterozygoten Bastarden aus der Kreuzung Secale cereale x S.montanum. *Theor.Appl.Genet.* 40, 99 - 105.
- REINBERGS, E. (1963): Autotetraploids in barley. *Barley Genetics I: Proc.First Int.Barley Gen.Symp., Wageningen 1963*, 151 - 154.

- REINBERGS, E. and L.H. SHEBESKI (1959): Fertility of barley autotetraploids. I. Fertility in successive generations of four autotetraploid barley varieties and the effect of selection for fertility in the O.A.C.21 autotetraploid. *Can.J.Plant Sci.* 39, 98 - 107.
- REINBERGS, E. and L.H. SHEBESKI (1961): Fertility of barley autotetraploids. II. The relationship of aneuploidy, dwarfing and fertility in four autotetraploid barley varieties. *Can.J.Plant Sci.* 41, 124 - 133.
- REINBERGS, E., K.N. KAO, B.L. HARVEY and L.H. SHEBESKI (1970): Meiotic behaviour and preferential pairing in autotetraploid barley. *Crop Sci.* 10, 569 - 571.
- RIEGER, R., A. MICHAELIS and M.M. GREEN (1976): A Glossary of Genetics and Cytogenetics. Springer-Verl.Berlin,Heidelberg, New York, 647
- RILEY, R. (1960): The diploidisation of polyploid wheat. *Heredity* 15, 407 - 429.
- RILEY, R. (1965): Cytogenetics and plant breeding. XI. Int.Congr. Genet. The Hague, 1963, *Genetics Today* 3, 681 - 688.
- RILEY, R. and V. CHAPMAN (1958): The genetic control of cytologically diploid behaviour of hexaploid wheat. *Nature* 182, 713 - 715.
- RIMPAU, W. (1891): Kreuzungsprodukte landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. *Landw.Jbüch.* 20, 335 - 371.
- ROHLOFF, H. (1970): Die Spermatocytenteilungen der Tipuliden. IV. Mitteilung.Analyse der Orientierung röntgenstrahleninduzierter Quadrivalente bei Pales ferruginea. Diss.Eberhard-Karls-Universität, Tübingen, 121 S.
- ROMMEL, M. (1955): Über Herstellung, Auslese und Fertilität tetraploider Gersten. Diss.Justus-Liebig-Hochschule, Gießen, 49 S.
- ROMMEL, M. (1961): Aneuploidy, seed set and sterility in artificially induced autotetraploid Hordeum vulgare. *Can.J.Genet.Cytol.* 3, 272 - 282.

- ROMMEL, M. (1964): Aneuploids in some artificially induced polyploids of cultivated plants. Anal. de la Estacion Experiment. de Aula Dei, 7, 105 - 112.
- ROSENDAHL, G. (1944): Cytologische Untersuchungen an tetraploiden Gersten. Kühn-Archiv 60, 238 - 252.
- ROSEWEIR, J. and H. REES (1962): Fertility and chromosome pairing in autotetraploid rye. Nature 195, 203 - 204.
- SACHS, L. (1972): Statistische Methoden. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York, 105 S.
- SACHS, L. (1974): Angewandte Statistik. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 545 S.
- SADASIVAIAH, R.S. and T. RAJHATHY (1968): Genome relationships in tetraploid Avena. Can. J. Genet. Cytol. 10, 655 - 669.
- SEARS, E.R. and M. OKAMOTO (1958): Intergenomic chromosome relationships in hexaploid wheat. Proc. X. Int. Cong. Genet. 2, 258 - 259.
- SHAVER, D.L. (1962): A study of meiosis in perennial teosinte, in tetraploid maize and in their tetraploid hybrid. Caryologia 15, 43 - 57.
- SHAVER, D.L. (1963): The effect of structural heterozygosity on the degree of preferential pairing in allotetraploids of Zea. Genetics 48, 515 - 524.
- SHEVTZOV, I.A. and N.S. DAVIDENKO (1974): Causes of lower fertility of autotetraploids of barley and the ways of its increasing (russ., engl. summary). Genetika (Moskau) 10, 7 - 13.
- SIMONSEN, Ø. (1973): Cyto-genetic investigations in diploid and autotetraploid populations of Lolium perenne L. Hereditas 75, 157 - 188.
- SIMONSEN, Ø. (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.
- SKIRM, G.W. (1942): Bivalent pairing in an induced tetraploid of *Tradescantia*. *Genetics* 27, 635.
- SMITH, L. (1941): An inversion, a reciprocal translocation, trisomics and tetraploids in barley. *J.Agr.Res. (Wash.D.C.)* 63, 741 - 750.
- SMITH, W.E. (1959): Fertility studies of autotetraploid varieties and hybrids of common barley, *Hordeum vulgare* L. *Diss. Abstr.* 20, 38.
- SMITH, W.E. (1960): Fertility of autotetraploid varieties and hybrids of barley. *Can.J.Plant Sci.* 40, 434 - 442.
- SNEDECOR, G.W. and W.G. COCHRAN (1973): *Statistical Methods*. Iowa State Univ.Press, Ames, Iowa, 593 S.
- SNOW, R. (1963): Alcoholic hydrochloric acid-carmines as a stain for chromosomes in squash preparations. *Stain Technol.* 38, 9 - 13.
- STACK, S.M. and C.R. CLARKE (1973): Differential Giemsa staining of telomeres of *Allium cepa* chromosomes: Observations related to chromosome pairing. *Can.J.Genet.Cytol.* 15, 619 - 624.
- STEBBINS, G.L. (1950): *Variation and Evolution in Plants*. Columbia Univ. Press, New York, 643 S.
- STEBBINS, G.L. (1956): *Cytogenetics and evolution of the grass family*. *Amer.J.Bot.* 43, 890 - 905.
- STEBBINS, G.L. (1959): *Genes, chromosomes and evolution*. In: *Vistas in Botany I* (W.B.Turill, ed.) 258 S., Pergamon Press, London.
- STEBBINS, G.L. (1971): *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. Edward Arnold (Publ.) Ltd., London, 216 S.

- SUN, S. and H. REES (1967): Genotypic control of chromosome behaviour in rye. IX. The effect of selection on the disjunction frequency of interchange associations. *Heredity* 22, 249 - 254.
- SVED, J.A. (1966): Teleomere attachment of chromosomes. Some genetical and cytological consequences. *Genetics* 53, 747 - 756.
- SWAMINATHAN, M.S. and K. SULBHA (1959): Multivalent frequency and seed fertility in raw and evolved tetraploids of Brassica campestris var. toria. *Z. Vererbungsl.* 90, 385 - 392.
- SYBENGA, J. (1966a): Reciprocal translocations and preferential pairing in autotetraploid rye. *Chromosomes Today* (C.D. Darlington and K.R. Lewis, eds.) Vol. 1, 66 - 70.
- SYBENGA, J. (1966 b): The zygomere as hypothetical unit of chromosome pairing initiation. *Genetica* 37, 186 - 198.
- SYBENGA, J. (1968): Orientation of interchange multiples in Secale cereale. *Heredity* 23, 73 - 79.
- SYBENGA, J. (1969): Allopolyploidization of autopolyploids. I. Possibilities and limitations. *Euphytica* 18, 355 - 371.
- SYBENGA, J. (1972): *General Cytogenetics*. Noth-Holland/American Elsevier, Amsterdam-London-New York, 359 S.
- SYBENGA, J. (1973): The effect of reciprocal translocations on segregation and multivalent formation in autotetraploids of rye, Secale cereale. *Genetica* 44, 270 - 282.
- SYBENGA, J. (1975 a): The quantitative analysis of chromosome pairing and chiasma formation based on the relative frequencies of MI configurations. VII. Autotetraploids. *Chromosoma* 50, 211 - 222.
- SYBENGA, J. (1975 b): *Meiotic configurations*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 251 S.

- TAVČAR, A. (1938): Vererbungsart der Spindelstufenzahl bei Bastardierungen einiger distichum x vulgare-Wintergersten. Z. ind. Abst. Vererbgs. 75, 106 - 123; zit. in: Hb.f. Pflanzenzüchtung (H. Kappert u. W. Rudolf, Hrsg.) Bd. II, Parey, Berlin, Hamburg, 1959, S. 301.
- 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.
- TIMMIS, J.N. and H. REES (1971): A pairing restriction at pachytene upon multivalent formation in autotetraploids. Heredity 26, 269 - 275.
- TJIO, H. and A. HAGBERG (1951): Cytological studies on some X-ray mutants of barley. Anal. Estac. Exp. Aula Dei 2, 140 - 167.
- TSUCHIYA, T. (1953): Fertility of autotetraploids and their hybrids in barley. I. Meiosis and fertility in some autotetraploids. Seiken Zihô 6, 46 - 52.
- TSUCHIYA, T. (1957): Fertility of autotetraploids and their hybrids in barley. II. Meiosis and fertility in tetraploid hybrids. Seiken Zihô 8, 27 - 32.
- TSUCHIYA, T. (1958): Studies on cross compatibility of diploid, triploid and tetraploid barleys. I. Seed development in reciprocal crosses between diploids and induced autotetraploids. Bot. Magaz. 71, 48 - 52.
- TSUCHIYA, T. (1969): Status of studies of primary trisomics and other aneuploids in barley. Genetica 40, 216 - 232.
- TSUCHIYA, T. (1971): An improved aceto-carmine squash method, with special references to the modified Rattensbury's method of making a preparation permanent. Barley Gen. Newslett. 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.Pflanzenzuchtung 41, 1 - 32.
- WAREING, P.F. and I.D.J. PHILLIPS (1971): The Control of Growth and Differentiation in Plants. Pergamon Press, Oxford, 303 S.
- WEN-KWEI, P. and Y. YII-RUI (1956): A preliminary report on investigations of auto-polyploids and amphiploids in some cereal crops. Acta Bot.Sinica 5, 297 - 316; zit. in: The Cytology and Genetics of Barley (R.A.Nilan, ed) Wash.State Univ. 1964, S. 75.
- WETTSTEIN, F.v. und J. STRAUB (1942): Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. III. Weitere Beobachtungen an polyploiden Bryum-Sippen. Z. Vererbungsl. 80, 271 - 280.
- WIEBE, G.A., R.T. RAMAGE and R.F. ESLICK (1974): Eight-paired barley lines. Barley Genet.Newslett. 4, 93 - 95.
- WÜNSCHE, U. (1973): Influence of growth retarding substances on cereals. II. Effects of temperature and light intensity on the influence of CCC on tillering of barley and spring wheat. Z.f.Acker- und Pflanzenbau 138, 129 - 136.
- ZILLINSKY, F.J. (1974): The development of triticale. Adv. in Agron. 26, 315 - 348.

Nachtrag

GODIN, D.E. and S.M. STACK (1975): Heterochromatic connectives between the chromosomes of Secale cereale. Can.J.Genet. Cytol. 17, 269-273.

HARBERD, D.J. (1972): Bivalent-forming natural autotetraploids in the Brassicaceae. Heredity 29, 394.

SKIEBE, K. (1975 a): Über die Bedeutung von Genomvermehrungen in der Evolution. Arch. Züchtungsforsch. 5, 193-199.

SKIEBE, K. (1975 b): Fertilität und vegetative Leistung bei meiotisch und mitotisch entstandenen polyploiden Formen. Arch. Züchtungsforsch. 5, 3-9.

STEBBINS, G.L. (1956 b): Artificial polyploidy as a tool in plant breeding. Brookhaven Symp. Biol.-Genet. in Plant Breeding 9, 37-52.

