

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE GENETISCHEN AUSWIRKUNGEN  
VON CHROMOSOMEN- UND GENOMMANIPULATIONEN  
UND DEREN BEDEUTUNG FÜR DIE GETREIDEZÜCHTUNG

H a b i l i t a t i o n s s c h r i f t

vorgelegt von

Dr. agr. Wolfgang Friedt

am

22. Juni 1984

zur Erlangung der Lehrbefähigung

für das Fach

G e n e t i k

an der

Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften

der

U n i v e r s i t ä t B a y r e u t h

Die hier berichteten Experimente wurden in der Abteilung für Pflanzengenetik der Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung mbH und im Institut für Resistenzgenetik der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Grünbach durchgeführt.

# INHALTSVERZEICHNIS

1. <u>EINFÜHRUNG</u>	3
2. <u>HERSTELLUNG, EIGENSCHAFTEN UND ZÜCHTERISCHER WERT VON ART- UND GATTUNGSBASTARDEN</u>	5
2.1. Hintergrund und Zielsetzung	5
2.2. Erweiterung der genetischen Basis des Roggens durch Artkreuzungen	7
2.2.1. Eigenschaften von <u>Secale</u> -Arten	7
2.2.2. Eigenschaften und züchterischer Wert von <u>Secale vavilovii</u> und seinem Bastard mit dem Kulturroggen	9
2.2.3. Herstellung und Eigenschaften von <u>S. cereale</u> x <u>S. montanum</u> Bastarden	12
2.3. Züchtung und Eigenschaften von <u>Triticum</u> x <u>Secale</u> Bastarden	14
2.3.1. Rückblick und Stand der Züchtung	14
2.3.2. Herstellung und Eigenschaften von Weizen-Roggen Additionen und Substitutionen	17
2.3.3. Verwendung von Wildroggen für die Synthese neuer Triticale	20
3. <u>STAND UND PERSPEKTIVEN DER ZÜCHTERISCHEN NUTZUNG VON AUTOTETRAPLOIDEN UND HAPLOIDEN BEIM GETREIDE</u>	22
3.1. Cytogenetische Eigenschaften und Züchtung von Autotetraploiden	22
3.1.1. Autotetraploide Gerste	22
3.1.2. Tetraroggen - Stand der Züchtung	24
3.2. Induktion und Nutzung haploider Getreidepflanzen	26
3.2.1. Theoretischer Nutzen Haploider	26
3.2.2. Methoden zur Herstellung haploider Pflanzen	28
3.2.2.1. Geninduzierte Entstehung Haploider	28
3.2.2.2. Chromosomeneliminierung in Kreuzungen mit <u>Hordeum bulbosum</u>	30
3.2.2.3. Antherenkultur	32
3.2.3. Cytogenetische und agronomische Merkmale androgenetischer doppelhaploider Getreidelinien	33
3.2.3.1. Somatische Chromosomenzahlen	33
3.2.3.2. Cytogenetische Indizien für die Herkunft spontan entstandener Doppelhaploider	34

3.2.3.3.	Agronomische Eigenschaften androgenetischer Roggenlinien	41
3.2.3.4.	Agronomische Leistungsmerkmale doppelhaploider Gerstenlinien aus F <sub>1</sub> -Bastarden	43
3.2.3.4.1.	Ausgangsmaterial und Versuchsmethodik	43
3.2.3.4.2.	Vergleiche Doppelhaploider mit ihren Eltern	45
3.2.3.4.3.	Vergleiche Doppelhaploider mit konventionell selektierten Linien	52
3.2.3.4.4.	Zur Frage der <u>in vitro</u> Selektion	55
3.2.3.4.5.	Derzeitiger Stand der Haploidie-Züchtung beim Getreide	61
4.	<u>SCHLUSSFOLGERUNGEN UND AUSBLICK</u>	63
5.	<u>LITERATURVERZEICHNIS</u>	68

## 1. EINFÜHRUNG

Die zunehmende Intensivierung der landwirtschaftlichen Produktion hat auch in der Bundesrepublik Deutschland zu einer gravierenden Veränderung der Fruchtfolgen, d.h. der Häufigkeit und Reihenfolge des Anbaus verschiedener Kulturpflanzen geführt. Während der Anbau einiger Kulturarten stark zurückgegangen ist, hat der Getreideanteil in den Fruchtfolgen gleichzeitig erheblich zugenommen und beträgt derzeit mehr als 70% der Ackerfläche. Winterweizen und Wintergerste stellen dabei die dominierenden Kulturen dar. Diese fortschreitende Vereinheitlichung der Feldbestände hat die Voraussetzungen für Epidemien parasitärer Krankheiten geschaffen, wie man sie früher nicht gekannt hat. Der zunehmende Krankheitsdruck erfordert in stärkerem Maße als bisher die Züchtung krankheitsresistenter Sorten, wenn die Aufwendungen für den chemischen Pflanzenschutz in Grenzen gehalten werden sollen. Die Resistenzzüchtung ist daher zu einem der primären Ziele der Getreidezüchtung geworden, und aus diesem Grunde ist auch ein wesentlicher Teil der vorliegenden Untersuchungen auf die züchterische Verbesserung der Krankheitsresistenz gerichtet.

Bei Selbstbefruchtern wie Weizen, Gerste oder Hafer kommt der Kombinationszüchtung als Zuchtmethod nach wie vor die größte Bedeutung zu. Im Prinzip wird dabei angestrebt, durch Kreuzungen verschiedener Sorten oder Varietäten mit unterschiedlichen erwünschten Merkmalen neue Genotypen (Rekombinanten) herzustellen, die dem Zuchtziel einer Neukombination verschiedener agronomisch wertvoller Eigenschaften entsprechen und damit einen Fortschritt darstellen. Dabei erhofft man sich gelegentlich besondere Merkmalsverbesserungen, z.B. hinsichtlich der Krankheitsresistenz, durch sogenannte "weite Kreuzungen", das sind solche Kombinationen, die eine Primitiv- oder Wildform mit einbeziehen. Hierbei treten jedoch vielfältige Probleme auf, die einen unmittelbaren praktischen Erfolg nicht erwarten lassen. Ein wesentliches Hindernis ist die partielle oder vollständige Sterilität solcher "weiten Bastarde", deren Ursachen sowohl im Genom als auch im Plasmon der Eltern liegen können. Im erstgenannten Fall sind neben den unterschiedlichen Allelen der Gene, die Wild- und Kulturformen einer Gattung unterscheiden, vielfach auch größere strukturelle Unterschiede der Chromosomen (Chromosomenmutationen) feststellbar. Diese können im einzelnen Stückverlust (Deletion), Verdopplung (Duplikation), Segmentumkehrung (Inversion) oder Stückaustausch zwischen verschiedenen Chromosomen (Translokation) bedeuten. Gerade letztere verursachen im heterozygoten Zustand praktisch immer partielle oder gelegentlich auch vollständige Sterilität. Es soll daher in der vorliegenden Arbeit versucht werden, die Auswir-

kungen solcher chromosomalen Strukturunterschiede im Falle von Artkreuzungen darzustellen.

Durch die experimentelle Verdopplung der Chromosomenzahl von sterilen, primären Art- oder Gattungsbastarden entstehen fertile, amphidiploide oder allopolyploide Pflanzen; sie enthalten die vollständigen, diploiden Genome der Eltern. Im Gegensatz dazu entstehen autopolyploide Pflanzen durch die identische Vervielfachung eines gegebenen Genoms. Bei den normalerweise diploiden Getreidearten Gerste und Roggen sind zahlreiche autotetraploide Formen erzeugt worden, weil man sich aufgrund des höheren Korngewichtes eine simultane Ertragssteigerung erhofft hat. In der vorliegenden Arbeit werden auf der Grundlage eigener Versuchsergebnisse die Grenzen der Züchtung autotetraploider Getreide aufgezeigt und den Möglichkeiten der Züchtung einer amphidiploiden Kulturform wie dem Weizen-Roggen Bastard Triticale gegenübergestellt.

Die konventionelle Kombinationszüchtung ist ein langwieriger Vorgang, der von der Kreuzung bis zur fertigen Sorte etwa 12 Jahre in Anspruch nimmt, und es wäre zweifellos ein Gewinn, wenn man diese Zeitspanne verkürzen könnte. Ein Grund für den beträchtlichen Zeitaufwand liegt in dem nur allmählichen Homozygotwerden der Pflanzen im Verlauf der Generationen, nachdem in der  $F_1$  ausschließlich heterozygote Individuen vorhanden sind. Das Endprodukt der Züchtung - zumindest bei Selbstbefruchtern - ist die homogene, homozygote Linie oder Sorte. Deren Eigenschaften sind in der Regel an der heterozygoten Pflanze noch nicht erkennbar, es sei denn das betreffende Merkmale wird vollständig dominant vererbt. Das ist bei komplexen, d.h. quantitativ vererbten agronomischen Merkmalen praktisch nie der Fall, und daher ist eine sichere Auslese auf diese Merkmale im frühen Stadium noch nicht möglich. Im Gegensatz dazu können rein-erbige, sogenannte doppelhaploide Linien in einem Schritt über Haploide hergestellt werden. Diese Doppelhaploiden erlauben eine unmittelbare, sichere Auslese auch auf quantitative Merkmale, da sie ja bereits das Endprodukt, nämlich die homozygote Linie darstellen. Es ist daher ein weiteres Vorhaben dieser Arbeit, die Möglichkeiten des Einsatzes von Haploiden in der Getreidezüchtung anhand eigener Versuchsergebnisse zu überprüfen und mögliche Grenzen aufzuzeigen.

## 2. HERSTELLUNG, EIGENSCHAFTEN UND ZÜCHTERISCHER WERT VON ART- UND GATTUNGSBASTARDEN

### 2.1. Hintergrund und Zielsetzung

Die gezielte Resistenzzüchtung, die in Deutschland etwa vor 50 Jahren ihren Anfang nahm, beinhaltet bis heute hauptsächlich die Auslese und Kombination monogenisch vererbter Resistenzen. Nach der Gen-für-Gen Hypothese (FLOR 1942) entspricht jedem Resistenzgen auf der Seite des Wirts ein Avirulenzgen auf der Seite des Erregers (Pathogens). Avirulenzgene können aber mutieren und dadurch zu Virulenzgenen werden. Resistenzgene der Pflanzen sind nur so lange wirksam, wie in der Erregerpopulation keine oder nur wenige aggressive, virulente Pathotypen vorhanden sind. Ein vermehrter Anbau monogenisch-resistenter Wirts-Sorten bewirkt jedoch eine Auslese virulenter Typen des Erregers, die schließlich innerhalb weniger Generationen in der Pathogen-Population dominierend werden und damit die Resistenz der Wirtspflanze überwinden oder "durchbrechen" können. Resistenzzüchtung ist damit zu einem fortwährenden Suchen nach neuen Resistenzgenen geworden, die offenbar in immer kürzeren Zeitabständen wieder "verbraucht" werden. Um dieses Dilemma zu umgehen, strebt man heute statt des Einbaues einzelner qualitativ wirkender Gene den Aufbau quantitativer Resistenztypen an, die längerfristig wirksam sein sollten, da sie aufgrund ihrer polygenischen Vererbung die Selektion virulenter Pathotypen des Krankheitserregers erschweren (vgl. z.B. PARLEVIET 1983). Solche Formen der Resistenz werden jedoch nur selten eine vollständige Widerstandsfähigkeit gewährleisten. Darüberhinaus ist ihr züchterischer Aufbau sehr langwierig, so daß zunächst noch auf monogenischen, vollwirksamen Resistenzen aufgebaut werden muß. Auch in Zukunft kann es durchaus sinnvoll sein, solche qualitativen Resistenztypen mit quantitativen (polygenischen) zu verbinden und damit einen doppelten Schutz gegen Krankheitsbefall zu schaffen.

Da die Suche nach "neuen" Resistenzgenen innerhalb unserer Getreidearten immer seltener erfolgreich ist, bieten sich als nächstliegende Quellen die verwandten Primitivformen und Wildarten an. Vor allem seit der Entwicklung der Embryokultur-Technik ist es möglich geworden, Art- oder Gattungsbastarde zu erzeugen, die aufgrund gestörter Endospermentwicklung auf herkömmliche Weise nicht aufgezogen werden können (LAIBACH 1925). Innerhalb einer Gattung sind Kreuzungen zwischen Arten jedoch vielfach auch konventionell, d.h. ohne Embryokultur durchführbar. Das gilt beispielsweise auch für Kreuzungen des Roggens (Secale cereale) mit anderen Secale-Arten.

Tabelle 1

Mittelwerte und Variation wichtiger Merkmale bei einigen ausgewählten Secale-Arten

Art / Unterart	Anzahl Pflanzen		Halmlänge, cm		Streubreite		Selbstfertilität §)		Mehltaubefall §§)	
			Mittel		Mittel		Mittel		Pfl.	Mittel
<u>S. anatolicum</u> Boiss.	3		130,3	107-141	1,3	0,0-3,0	7	5,2	3-7	
<u>S. cereale</u> L. ssp. <u>ancestrale</u> a)	9		126,2	101-144	21,8	0,0-49,0	10	6,4	3-9	
<u>S. cereale</u> L. ssp. <u>ancestrale</u> b)	6		148,7	93-173	25,6	1,0-77,0	10	4,6	1-7	
<u>S. cereale</u> L. ssp. <u>dighoricum</u>	8		-	-	2,8	0,0-10,3	-	-	-	
<u>S. cereale</u> L. ssp. <u>multicaule</u>	11		-	-	6,7	0,0-19,5	-	-	-	
<u>S. cereale</u> L. ssp. <u>segetale</u> a)	7		-	-	0,4	0,0-2,3	-	-	-	
<u>S. cereale</u> L. ssp. <u>segetale</u> b)	2		120,0	119-121	0,9	0,0-1,7	10	5,6	1-9	
<u>S. cereale</u> L. ssp. <u>segetale</u> c)	5		156,6	150-172	2,1	0,7-4,0	5	9,0	9	
<u>S. montanum</u> Guss.	4		135,0	121-149	3,0	-	-	-	-	
<u>S. montanum</u> ssp. <u>anatolicum</u>	1		113	-	11,2	-	-	-	-	
<u>S. montanum</u> ssp. <u>dalmaticum</u>	6		121,2	97-145	13,1	1,3-3,0	7	7,0	5-9	
<u>S. montanum</u> ssp. <u>kuprijanovii</u>	3		138,0	125-150	17,9	0,0-45,3	9	5,2	1-9	
<u>S. montanum</u> Guss. ssp. <u>montanum</u> a)	3		169,0	-	2,4	0,4-6,5	8	1,8	1-7	
<u>S. montanum</u> Guss. ssp. <u>montanum</u> b)	3		145,0	140-148	22,4	3,5-41,2	8	5,0	1-9	
<u>S. silvestre</u> Host. a)	4		128,3	111-144	2,1	0,0-5,7	7	5,6	1-9	
<u>S. silvestre</u> Host. b)	7		72,0	63-80	23,3	21,9-24,4	9	2,8	1-9	
<u>S. vavilovii</u> Grossh. a)	9		138,0	105-159	0,7	0,0-2,2	9	8,2	3-9	
<u>S. vavilovii</u> Grossh. b)	3		-	-	25,0	18,8-28,7	8	9,0	9	

§) Kornzahl pro Ähre

§§) Befallsstärke 1-9 (1=kein sichtbarer Befall, 9=sehr starker Befall)

a, b) = Mustert verschiedener Herkunft

(Gewächshausversuch Grünbach 1979-1980)

## 2.2. Erweiterung der genetischen Basis des Roggens durch Artkreuzungen

### 2.2.1. Eigenschaften von Secale-Arten

Die Secale-Arten unterscheiden sich voneinander z.T. erheblich, sowohl in morphologischen als auch in agronomischen Merkmalen. Naturgemäß sind die Primitiv- und Wildformen hinsichtlich agronomischer Leistungseigenschaften dem Kulturroggen unterlegen, sie besitzen jedoch gelegentlich züchterisch wertvolle Einzelmerkmale. Einige Beispiele dafür enthält die Tabelle 1, in der die Mittelwerte und Streubreiten der Merkmale Halmlänge, Selbstfertilität und Mehltauanfälligkeit verschiedener Secale-Arten und Unterarten zusammengestellt sind. Hier kommen insbesondere die beiden letztgenannten Eigenschaften für eine züchterische Verbesserung des Roggens infrage.

Bei dieser fremdbefruchtenden Getreideart konzentrieren sich die züchterischen Arbeiten neuerdings auf die Herstellung von Hybridsorten. Mit diesem Sortentyp, der beim Mais die panmiktischen Sorten schon seit langem verdrängt hat, können auch beim Roggen Mehrerträge von mehr als 20% gegenüber herkömmlichen Panmixie-Sorten erzielt werden (GEIGER und MORGENSTERN 1979). Hybriden werden aus Kreuzungen von Inzuchtlinien hergestellt, die ihrerseits konventionell durch erzwungene Selbstbefruchtung entstehen. Das setzt voraus, daß die Inzuchtlinien selbstfertil (selbstkompatibel) sind, eine Eigenschaft, die im Kulturroggen normalerweise unterdrückt ist. Hier können Selbstfertilitätsgene aus verwandten Arten nützlich sein, wie sie u.a. S. cereale ancestrale, S. montanum ssp., S. silvestre oder S. vavilovii besitzen (Tab. 1). Allerdings weisen die meisten dieser Arten in bezug auf die landwirtschaftliche Nutzung sehr nachteilige Eigenschaften auf. Beispielsweise besitzen nur je ein Muster von S. montanum und S. silvestre eine nennenswerte Resistenz gegen Mehltau (Erysiphe graminis) (Tab. 1), wobei S. silvestre darüberhinaus negative Halmeigenschaften aufweist, die diese Wildart für eine praktisch-züchterische Nutzung völlig ungeeignet erscheinen lassen. Aus diesen Gründen wurden für die Kreuzungsexperimente mit Secale cereale lediglich S. montanum wegen seiner Mehltauresistenz und S. vavilovii wegen seiner Selbstfertilität ausgewählt.

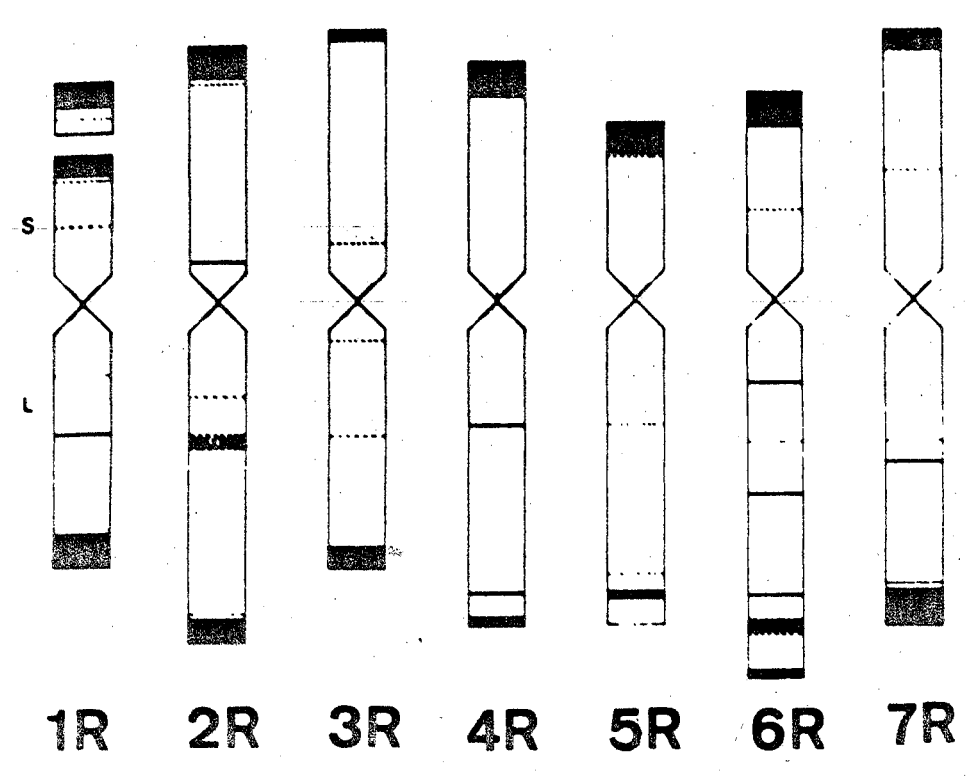


Abb. 1. Generalisierter Roggen-Karyotyp mit allgemein beobachteten (voll schwarz) und seltener festgestellten (gestrichelt) C-Banden nach Giemsa-Färbung (aus SYBENGA 1983).

Tabelle 2  
Nomenklaturen der Chromosomen des Roggen (*Secale cereale* L.)

Autoren	Chromosom						
	1R	2R	3R	4R	5R	6R	7R §)
LIMA DE FARIA 1952	V	II	III	I	VII	VI	IV
BHATTACHARYYA & JENKINS 1960, DE VRIES & SYBENGA 1976	VII	II	I	V	VI	IV	III
HENEEN 1962	7	1	3	4	6	5	2
RILEY & MACER 1966	V	III	VI	IV	I	II	VII
SINGH & RÖBBELEN 1975	7	2	3	1	6	5	4
ZELLER et al. 1977 (nach SEARS)	E	B	G	C	A	F	D
DE VRIES & SYBENGA 1984	VII	III	II	IV	VI	V	I

§) entsprechend den homoeologen Beziehungen innerhalb der *Triticinae* (vergl. SYBENGA 1983)

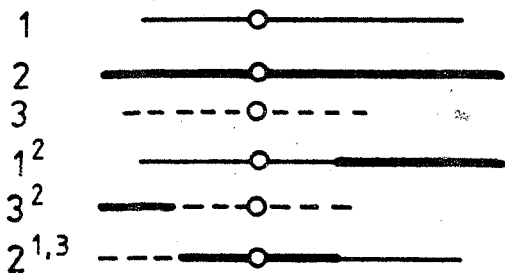
## 2.2.2. Eigenschaften und züchterischer Wert von Secale vavilovii und seinem Bastard mit dem Kulturroggen

Der Kulturroggen (Secale cereale) und S. vavilovii unterscheiden sich durch zwei reziproke Translokationen, von denen ein medianes und zwei submedianes Chromosomen betroffen sind (SINGH und RÖBBELEN 1977). Es handelt sich dabei um die Chromosomen 3, 4 und 5 nach SINGH und RÖBBELEN (1975), die mit den Chromosomen III, IV und VI von LIMA-DE-FARIA (1952) korrespondieren (vgl. Tab. 2). HEEMERT und SYBENGA (1972) haben die Chromosomen I, III und V ihrer Nomenklatur als diejenigen identifiziert, die zum Translokationskomplex gehören; diese korrespondieren nach DE VRIES und SYBENGA (1976) mit den Chromosomen 3R, 4R und 7R. Jedoch haben KOLLER und ZELLER (1976) nachgewiesen, daß Chromosom V von HEEMERT und SYBENGA (1972) nicht mit 4R, sondern mit 6R homolog ist. Darüberhinaus deuten neuere Befunde von DE VRIES und SYBENGA (1984) darauf hin, daß ihr Chromosom I nicht mit 3R sondern mit 2R identisch ist. Immerhin stimmen die Ergebnisse von SINGH und RÖBBELEN sowie SYBENGA und Mitarbeitern dahingehend überein, daß die Chromosomen 6R und 7R an dem Translokationskomplex beteiligt sind, der S. cereale und S. vavilovii voneinander trennt. Bei dem dritten Chromosom handelt es sich nach den vorliegenden Befunden entweder um 2R oder 3R. Diese kurze Übersicht zeigt, daß die Interpretation von Literaturdaten durch die Uneinheitlichkeit der verwendeten Chromosomennomenklaturen erschwert wird. Es ist daher zu begrüßen, daß man sich nunmehr auf die Verwendung einer einheitlichen Nomenklatur, die den homoeologen Beziehungen zwischen Weizen- und Roggenchromosomen entspricht, geeinigt hat (SYBENGA 1983, Tab. 2 und Abb. 1).

Der Translokationskomplex, der S. cereale und S. vavilovii voneinander unterscheidet, ist in der Abbildung 2 schematisch dargestellt. Da je ein Chromosom einmal, das dritte aber zweimal transloziert ist, liegen im heterozygoten F<sub>1</sub>-Bastard sechs Chromosomen vor, die untereinander teilweise homolog sind und damit in der meiotischen Prophase miteinander paaren können (Tab. 3). Da nicht immer alle homologen Segmente tatsächlich miteinander paaren, entstehen neben Sexivalenten (VI) auch Quinquevalente (V), Quadrivalente (IV), Bivalente (II) und Univalente (I) (Abb. 2, Tab. 3). Uni- und Multivalente werden in der meiotischen ersten Anaphase nicht immer regelmäßig aufgelöst; nur in 72% der Zellen wurde eine normale 7:7 Chromosomenverteilung beobachtet (Tab. 4). In der Folge ist auch der Verlauf der zweiten meiotischen Teilung gestört, wodurch im vorliegenden Beispiel bei etwa 16% der Tetraden Mißbildungen festgestellt wurden (Tab. 4, vgl. Abb. 9). Fast 5% der Tetraden enthalten Kernfusionen, deren

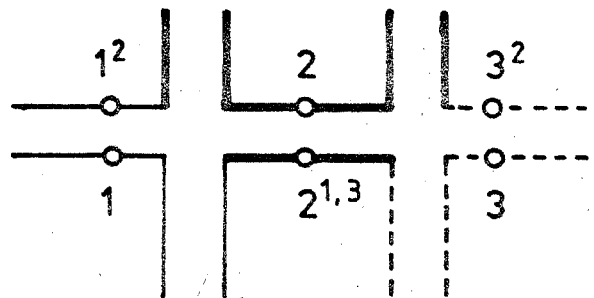
Konsequenzen für die Ploidie der Mikrosporen sowie der daraus regenerierten androgenetischen Pflanzen in Abschnitt 3.2.3.2. noch eingehend behandelt werden.

KARYOTYP (MITOSE)



a

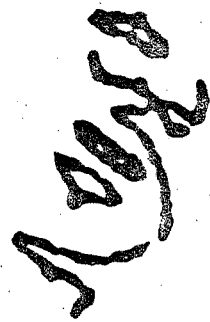
CHROMOSOMENPAARUNG (MEIOSE)



b



c



d

Abb. 2. Cytologie des F<sub>1</sub>-Bastards Secale cereale 'Heine's Hellkorn' x S. vavilovii.- a: Schematischer Karyotyp, b: Chromosomenpaarung in der meiotischen Prophase I (schematisch nach SYBENGA 1972), c-d: Chromosomenpaarung in der Diakinese, 5 II + 1 IV (c) bzw. Metaphase I, 4 II + 1 VI (d).

Tabelle 3

Meiotische Chromosomenpaarung in Bastardpflanzen aus der Kreuzung Secale cereale 'Heine's Hellkorn' x S. vavilovii

Pflanze	Anzahl Zellen	I	II	III	IV	V	VI
F1/1	30	0,46	5,03	0,23	0,46	0,10	0,10
F1/3	30	0,53	4,97	0,10	0,33	0,10	0,24
F1/6	7	0,14	4,43	-	0,43	0,14	0,43
F1/10	24	1,50	4,25	-	0,75	-	0,17
F1/13	29	1,14	5,00	0,24	0,28	0,07	0,13
F1/16	42	0,64	4,15	0,15	0,15	0,36	0,36
F1/18	13	0,38	4,54	0,23	0,31	0,15	0,31
F1/19	54	0,09	5,30	0,04	0,52	0,04	0,19
Summe/ Mittel	229	0,61	4,71	0,12	0,40	0,12	0,24
'Heine's Hellkorn'	205	0,05	6,98	-	-	-	-

Tabelle 4

Cytologische Merkmale der meiotischen Anaphase I und der Tetraden in Secale cereale x S.vavilovii Bastardpflanzen

A N A P H A S E I (3 Pflanzen)

	7:7(normal)	8:6	7:6+1L §)	7:6+2L §)	Summe
Zellen	177	28	35	5	245
%	72,3	11,4	14,3	2,0	100,0

T E T R A D E N (2 Pflanzen)

	Normal	Mikronuklei (1-4)	Spindel- anomalien	Kernfusionen 1/2	2/2 §§)	Summe
Anzahl	1610	167	59	40	51	1927
%	83,5	8,7	3,1	2,1	2,6	100,0

§) 1L, 2L = 1 bzw. 2 in der Äquatorialebene verbliebene Chromosomen ("laggards") §§) 1/2, 2/2 = 2 bzw. alle 4 Kerne einer Tetrade fusioniert

Hinsichtlich morpho-physiologischer Merkmale ist S. vavilovii durch seine hohe Anfälligkeit gegen Mehltau und Rostkrankheiten, schwachen Halm und niedriges Korngewicht gekennzeichnet. Im Gegensatz zum üblichen panmiktischen Kulturroggen zeichnet er sich aber durch eine hohe Selbstfertilität aus (KUCKUCK und PETERS 1967). Weiterführende Untersuchungen von KUCKUCK und PETERS (1970) haben gezeigt, daß die genetische Basis des Kulturroggens durch Kreuzungen mit S. vavilovii erweitert werden kann. Insbesondere können in den Nachkommenschaften vollständig selbstfertile Linien ausgelesen werden, die unter den normalen Bedingungen der freien Blüte (Panmixie) dennoch zur Offenblütigkeit neigen (FRIEDT et al. 1983b). Als besonders nützlich haben sich solche Bastarde jedoch für die Entwicklung und Erprobung der Antherenkulturtechnik beim Roggen erwiesen. Die Experimente und Ergebnisse dazu werden in Abschnitt 3.2.3. ausführlich beschrieben und diskutiert.

### 2.2.3. Herstellung und Eigenschaften von Secale cereale x S. montanum Bastarden

Im Gegensatz zu Secale vavilovii und den meisten anderen Wildformen zeichnet sich S. montanum durch Resistenz gegen den Mehltau (Erysiphe graminis f.sp. secalis, Tab. 1) und eine allgemein gute Vitalität aus. Diese Wildroggenart unterscheidet sich vom Kulturroggen cytologisch ebenso wie S. vavilovii durch 2 Translokationen (vgl. Abb. 2, Tab. 5), die höchstwahrscheinlich ebenfalls die Chromosomen 3R, 6R und 7R betreffen (SINGH und RÖBBELEN 1977).

Tabelle 5

Meiotische Chromosomenpaarung in dem Artbastard Secale cereale

'L 271' x S. montanum (UM-2D-23); 1981

Material	Anzahl Zellen	I	II	III	IV	V	VI
F <sub>1</sub> -Bastard	7	-	4,29	-	0,29	-	0,71
'L 271'	25	0,2	6,88	-	-	-	-

Da die  $F_1$  jedoch partiell fertil ist, sind diese Strukturunterschiede kein grundsätzliches Hindernis für die Züchtung von S. cereale x S. montanum Bastarden. Insgesamt scheint die letztere Art daher am ehesten als Spender von Resistenzgenen für den Roggen geeignet. Die allgemeine Brauchbarkeit dieser Wildform für die Erweiterung der genetischen Basis des Kulturroggens wurde schon in der Züchtung eines perennierenden Kulturroggen bestätigt (HONDELMANN und SNEJD-1973).

In eigenen Arbeiten wurde S. montanum mit einer selbstfertilen, mehltauanfälligen Roggeninzuchtlinie 'L 271' gekreuzt, die von Prof. H.H. Geiger, Universität Hohenheim, zur Verfügung gestellt wurde. Das verwendete S. montanum Muster ist dagegen selbststeril und sehr kleinkörnig. Die Ergebnisse machen deutlich, daß die Selbstfertilität und Vollkörnigkeit der Roggenlinie 'L 271' voll an die  $F_1$ -Generation weitergegeben worden ist (Tab. 6). Mittlerweile wurden in der  $F_2$ -Generation weitere Auslesen auf diese Merkmale in Kombination mit Mehltauresistenz vorgenommen, die demonstrieren, daß eine Kombination dieser drei wichtigen Leistungsmerkmale möglich ist.

Tabelle 6

Eigenschaften von Secale cereale 'L 271', S. montanum und ihrem  $F_1$ -Bastard

Material	Anzahl Blüten pro Ähre	Anzahl Körner pro Ähre	Selbst- fertilität (%)	1000-Korn Gewicht (g)
'L 271'	-	32,2	hoch	31,3
<u>S. montanum</u> §)	41,8	0,4	1,0	14,1
$F_1$ Pflanze 1	77,8	39,9	51,2	34,2
Pflanze 2	94,8	15,7	16,5	37,5
Pflanze 3	85,7	22,3	26,1	-

§) UM-2D-23 (Univ. Manitoba, Winnipeg, Kanada)

## 2.3. Züchtung und Eigenschaften von Triticum x Secale Bastarden

### 2.3.1. Rückblick und Stand der Züchtung

Seit der ersten dokumentierten, erfolgreichen Bastardierung von Weizen (Gattung Triticum) und Roggen (Gattung Secale) vor mehr als 100 Jahren (WILSON 1876) sind viele dieser Gattungskreuzungen hergestellt worden. Zunächst standen dabei Bastardierungen unseres hexaploiden Brotweizens (Triticum aestivum) mit dem diploiden Kulturroggen (Secale cereale) im Vordergrund. In jüngerer Zeit hat man sich vor allem in Kanada und im CIMMYT (Centro Internacional de Mejoramiento de Maiz y Trigo, Mexico) auf Kreuzungen zwischen Roggen und tetraploiden Durum-Weizen (Triticum turgidum) konzentriert (Abb. 3). In beiden Fällen sind die primären Kreuzungsprodukte steril, da nur jeweils ein mütterlicher und ein väterlicher Chromosomensatz vorhanden und dadurch eine regelmäßige Bivalentenpaarung der Chromosomen ausgeschlossen ist. Die meiotischen Teilungen verlaufen daher unregelmäßig, und es entstehen funktionsuntüchtige Gameten. Erst durch Verdopplung der Chromosomenzahl entstehen fertile Nachkommen, die je nachdem ob ein tetraploider oder ein hexaploider Weizen als Elter verwendet wurde, entweder oktoploide oder hexaploide Triticale (X Triticosecale WITTMACK) sind (MÜNTZING 1979). Obwohl beide Formen Samen bilden, sind sie häufig nicht voll fertil. Insbesondere die oktoploiden Triticale neigen zu partieller Sterilität und zu unvollkommener Samenausbildung (Schrumpfkörner). Auch bei den hexaploiden Triticale ist es trotz großer Zuchtfortschritte bisher nicht gelungen, die volle Fertilität und Kornausbildung der Eltern wiederherzustellen. Diese Unzulänglichkeiten basieren auf cytologischen Unregelmäßigkeiten, die höchstwahrscheinlich ihre Ursache in Disharmonien zwischen den fremden Genomen der beiden Eltern haben (vgl. MÜNTZING 1979). Daher sind auch die hexaploiden Triticale dem Weizen häufig ertraglich unterlegen.

Aus Kreuzungen verschiedener Triticale untereinander ist es jedoch möglich, neue Linien zu selektieren, die den adaptierten Weizensorten im Kornertrag ebenbürtig oder überlegen sind. In dem umfangreichen Zuchtprogramm beim CIMMYT wurden u.a. 15 Stämme ausgelesen, die an 121 Orten in der ganzen Welt geprüft wurden und dabei durchschnittlich um 3-7% höhere Kornerträge lieferten als die Weizensorte 'Nacozari'. Weitere 20 Triticale wiesen dagegen 14-20% niedrigere Erträge auf als der Weizen (PILCH 1981a). Interessanterweise ließ sich dabei nachweisen, daß gerade die über eine weite ökologische Streubreite ertragsstabilsten Stämme (weitadaptierte) sehr häufig noch das

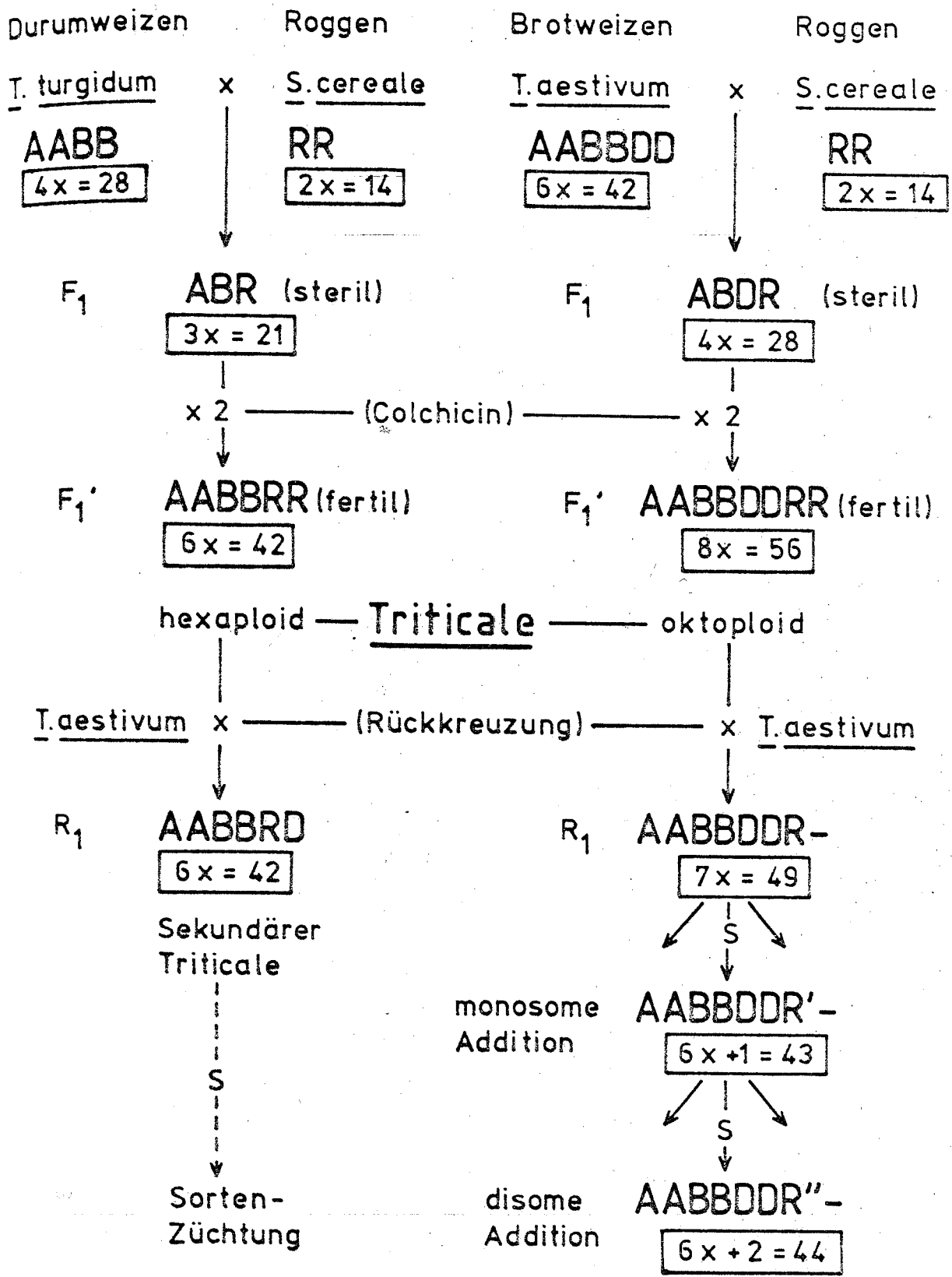


Abb. 3. Schematische Darstellung der Herstellung von Weizen-Roggen Bastarden (Triticale, X Triticosecale Wittmack).

vollständige, weitgehend unveränderte Roggengenom enthielten. Dagegen wiesen ertragsvariablere (engadaptierte) Formen häufiger modifizierte Roggenchromosomen auf, insbesondere solche mit Deletionen telomerischer heterochromatischer Segmente. Entsprechend wurde festgestellt, daß die Kornfüllung (Hektolitergewicht) bei den weitadaptierten Triticale deutlich besser war als bei den engadaptierten (PILCH 1981a,b). Auch diese Befunde widerlegen die früher häufig geäußerte Vermutung, daß der Heterochromatingehalt der Roggenchromosomen die Hauptursache cytologischer Instabilität, Sterilität und Schrumpfkornbildung beim Triticale sei (z.B. GUSTAFSON und BENNETT 1982). Neuere cytologische Ergebnisse zeigen auch, daß ein genereller Zusammenhang zwischen dem Heterochromatin des Roggengenoms insgesamt und der Häufigkeit aberranter Endospermkerne bzw. dem Hektolitergewicht nicht nachweisbar ist (VARGHESE und LELLEY 1983, VARGHESE et al. 1984, GUSTAFSON et al. 1984). Die Ursachen der Kornmißbildung sind demnach wesentlich komplexer als man bisher annahm.

Tabelle 7

Agronomische Merkmale von selektierten hexaploiden Winter-Triticale Linien im Vergleich zum Winterweizen 'Disponent'; Feldversuch Grünbach 1980 (Random. Blockanlage, 3 Wiederh.)

Merkmal	Winterweizen 'Disponent' Mittel	Winter-Triticale 27 Linien		
		Mittel	Streubreite	
Halmlänge, cm	78	131	71	-156
Kornzahl pro Ähre	40,9	48,4	26,9	- 59,6
Samenansatz, %	73,9	67,5	47,3	- 80,3
Tausendkorngewicht, g	32,1	41,1	33,5	- 47,9
Kornertrag, dt/ha	36,4	47,2	27,3	- 54,6

Aufbauend auf CIMMYT-Material hat MERKER (pers. Mitt.) in Svalöv, Schweden, hexaploide Triticale-Stämme ausgelesen, die vom Autor weiter bearbeitet und schließlich in Feldversuchen in Grünbach geprüft wurden. Dabei wiesen 27 Stämme einen um 30% höheren Durchschnittsertrag auf als die vergleichsweise geprüfte Weizensorte 'Disponent'. Der beste Stamm übertraf den Weizen um 50% (Tab. 7). Jedoch sind die derzeit ertragreichsten Triticale noch relativ hochwüchsig (Tab. 7) und neigen daher zu Lager im Feld. Darüberhinaus weisen sie

im allgemeinen qualitative und quantitative Veränderungen der Kornproteine auf, die sie für die Brotherstellung ungeeignet erscheinen lassen (vgl. MÜNTZING 1979). Aus diesen Gründen war es auch nicht das alleinige Ziel der eigenen Untersuchungen neue Triticale-Sorten zu züchten, sondern es wurde auch angestrebt, einzelne Chromosomen oder Chromosomensegmente vom Roggen in den Weizen zu übertragen.

### 2.3.2. Herstellung und Eigenschaften von Weizen-Roggen Additionen und Substitutionen

Die überwiegende Zahl der in der Bundesrepublik Deutschland zugelassenen Marktsorten des Weizens sind mehr oder weniger anfällig gegen Pilzkrankheiten wie den Mehltau (Erysiphe graminis) oder die Roste (Puccinia sp.), und die Suche nach neuen Resistenzgenen innerhalb des Weizens führt immer seltener zum Erfolg. Es bietet sich daher an, auch die Verwandten des Weizens auf Resistenzen gegen Weizenkrankheiten hin zu durchmustern. Dabei hat sich gezeigt, daß z.B. der Roggen Resistenzgene gegen den Weizenmehltau enthält, die vor allem in den Chromosomen 1R, 2R und 3R lokalisiert sind (ZELLER und FISCHBECK 1974, LIND 1982). Insbesondere diese Genkomplexe sind demnach für eine gezielte Übertragung zur Verbesserung der Mehltauresistenz des Weizens geeignet.

Für eine Prüfung der Wirkung einzelner Roggenchromosomen auf die Mehltauresistenz und andere agronomische Merkmale des Weizens wurden drei vorhandene Serien von Weizen-Roggen Additionslinien verwendet, die durch Prof. F.J. Zeller, TU München-Weihenstephan zugänglich gemacht wurden:

Weizenelther	Roggenelther	Autoren
'Kharkov'	'Dakold'	EVANS und JENKINS (1960) BHATTACHARYYA et al. (1961)
'Holdfast'	'King II'	RILEY und MACER (1966)
'Chinese Spring'	'Imperial'	SEARS (1970), zit. in ZELLER und FISCHBECK (1974)

Diese Linien enthalten zusätzlich zu den Weizenchromosomen je ein Roggenchromosomenpaar also insgesamt 44 Chromosomen. Die genetischen Effekte der

addierten Chromosomen sind am Phänotyp der Pflanzen deutlich erkennbar, wie z.B. an der Ähre (Abb. 4). Sie haben teilweise erhebliche Veränderungen agronomischer Eigenschaften zur Folge (Tab. 8), die durchaus positiv im Sinne der pflanzenbaulichen Nutzung sein können. Beispielsweise bewirken die addierten Chromosomen 1R, 6R und 7R eine deutliche, signifikante Erhöhung der Kornzahl pro Ähre (Fertilität) im Vergleich zum Weizenelter 'Kharkov'. Außerdem rufen die Chromosomen 2R und vor allem 1R eine deutliche Verringerung der Mehltauanfälligkeit hervor. Die Anwesenheit von Chromosom 1R wirkt sich also insgesamt besonders positiv auf die Leistungsfähigkeit der Weizenpflanzen aus.



Abb. 4. Weizen-Roggen Additionslinien. - Ähren der Weizensorte 'Holdfast' (Empfänger), der Additionen 2R, 4R, 5R, 6R und der Roggensorte 'King II' (Spender) (aus FRIEDT 1981).

Tabelle 8

Agronomische Merkmale der Roggensorte 'Dakold', der Weizensorte 'Kharkov' und der sieben verschiedenen Weizen-Roggen Additionslinien; Gewächshausversuch Grünbach 1981 §)

Sorte oder Linie	Halmlänge (cm)	Körner pro Ähre	1000-Korn Gewicht, g	Mehltau- §§) anfälligkeit
'Dakold'	93,6	23,1	26,5	-
'Kharkov'	89,9	18,4	26,5	8,2
Add. 1R	91,0	28,9**	27,4	2,6*
Add. 2R	55,9**	15,2	30,4	4,4*
Add. 3R	68,8**	11,1**	19,5*	7,9
Add. 4R	89,5	22,4	16,3*	8,1
Add. 5R	76,0*	19,6	-	8,8*
Add. 6R	88,9	27,4**	36,0*	8,1
Add. 7R	94,8	27,1**	32,7	8,4

§) Mittelwerte von 5-8 Pflanzen §§) Skala 1-9, 1=ohne Mehltau, 9=sehr starker Mehлтаubefall \*,\*\*) signifikante Abweichungen von 'Kharkov' bei  $P=0,05$  bzw.  $P=0,01$

In den Nachkommenschaften verschiedener Additionslinien traten einzelne Pflanzen mit 42 Chromosomen auf. Die meisten davon erwiesen sich als normale Weizenpflanzen, die offenbar das addierte Fremdchromosom wieder verloren hatten. Einige Individuen wichen aber phänotypisch so stark vom Weizenelter ab, daß eine spontane Einlagerung von Roggenengen in das Weizengenom angenommen wurde. Diese Annahme stützte sich auf die zahlreichen früheren Befunde spontan erfolgter Austausche (Substitutionen oder Translokationen) von Weizen- durch Roggen-Chromosomen (ZELLER und FISCHBECK 1974, BLÜTHNER und METTIN 1977).

Im vorliegenden Fall stammte je eine der vermuteten Substitutionen von Additionen der Chromosomen 1R und 2R ab. Durch differentielle Chromosomenanfärbung mit Hilfe der Giemsa-Technik (MERKER 1973, NAKAZAKI pers. Mitt.) wurde nachgewiesen, daß im Falle von 1R tatsächlich eine Substitution vorliegt, wobei dieses Roggenchromosom relativ leicht an seinen beiden großen C-Banden im kurzen Arm erkennbar ist (Abb. 5, vgl. Abb. 1). Vermutlich ist hier wie in vielen anderen Weizen-Sorten und Linien das Chromosom 1B durch 1R ersetzt

Tabelle 8

Agronomische Merkmale der Roggensorte 'Dakold', der Weizensorte 'Kharkov' und der sieben verschiedenen Weizen-Roggen Additionslinien; Gewächshausversuch Grünbach 1981 §)

Sorte oder Linie	Halmlänge (cm)	Körner pro Ähre	1000-Korn Gewicht, g	Mehltau- §§) anfälligkeit
'Dakold'	93,6	23,1	26,5	-
'Kharkov'	89,9	18,4	26,5	8,2
Add. 1R	91,0	28,9**	27,4	2,6*
Add. 2R	55,9**	15,2	30,4	4,4*
Add. 3R	68,8**	11,1**	19,5*	7,9
Add. 4R	89,5	22,4	16,3*	8,1
Add. 5R	76,0*	19,6	-	8,8*
Add. 6R	88,9	27,4**	36,0*	8,1
Add. 7R	94,8	27,1**	32,7	8,4

§) Mittelwerte von 5-8 Pflanzen §§) Skala 1-9, 1=ohne Mehltau, 9=sehr starker Mehлтаubefall \*,\*\*) signifikante Abweichungen von 'Kharkov' bei P=0,05 bzw. P=0,01

In den Nachkommenschaften verschiedener Additionslinien traten einzelne Pflanzen mit 42 Chromosomen auf. Die meisten davon erwiesen sich als normale Weizenpflanzen, die offenbar das addierte Fremdchromosom wieder verloren hatten. Einige Individuen wichen aber phänotypisch so stark vom Weizenelter ab, daß eine spontane Einlagerung von Roggengen in das Weizen genom angenommen wurde. Diese Annahme stützte sich auf die zahlreichen früheren Befunde spontan erfolgter Austausche (Substitutionen oder Translokationen) von Weizen- durch Roggen-Chromosomen (ZELLER und FISCHBECK 1974, BLÜTHNER und METTIN 1977).

Im vorliegenden Fall stammte je eine der vermuteten Substitutionen von Additionen der Chromosomen 1R und 2R ab. Durch differentielle Chromosomenanfärbung mit Hilfe der Giemsa-Technik (MERKER 1973, NAKAZAKI pers. Mitt.) wurde nachgewiesen, daß im Falle von 1R tatsächlich eine Substitution vorliegt, wobei dieses Roggenchromosom relativ leicht an seinen beiden großen C-Banden im kurzen Arm erkennbar ist (Abb. 5, vgl. Abb. 1). Vermutlich ist hier wie in vielen anderen Weizen-Sorten und Linien das Chromosom 1B durch 1R ersetzt

worden (ZELLER 1973). Da dieses Chromosom 1R jedoch von der kanadischen Roggensorte 'Dakold' stammt, ist es wahrscheinlich, daß seine Mehltaresistenz genetisch von den europäischen Quellen (ZELLER und FUCHS 1983) abweicht. Sie würde damit eine Bereicherung des vorhandenen Genpools für Mehltaresistenz im Weizen darstellen und sich für die Verwendung in Zuchtprogrammen anbieten.

Im zweiten hier untersuchten Fall einer vermuteten Substitution durch das Roggenchromosom 2R konnte mit Hilfe der verwendeten Methoden ein vollständiges Chromosom 2R nicht identifiziert werden.



Abb. 5. Weizen-Roggen Substitutionslinie aus 'Kharkov'/'Dakold'- Addition 1R: Giemsa-gefärbte somatische Zelle mit 40 Weizen- und 2 Roggenchromosomen 1R (Pfeile) (FRIEDT und NAKAZAKI unveröff.).

### 2.3.3. Verwendung von Wildroggen für die Synthese neuer Triticale

Mit dem Ziel der Herstellung neuer Triticum-Secale Additionen und Substitutionen wurden Kreuzungen aktueller deutscher Weizensorten mit Secale montanum und S. cereale 'L 281' (mehltauresistente Inzuchtlinie von Prof. Geiger) durchgeführt. Der Erfolg dieses Kreuzungsprogrammes wurde durch zwei wesentliche Hindernisse beeinträchtigt. Zum einen war der Kreuzungs-

ansatz sehr niedrig, da unsere einheimischen Weizen im allgemeinen dominante Allele der Gene Kr1 und Kr2 enthalten, deren rezessive Allele eine erhöhte Kreuzbarkeit mit dem Roggen bedingen (LEIN 1943) und auf den Chromosomen 5A bzw. 5B angeordnet sind (RILEY und CHAPMAN 1967). Andererseits war der Erfolg der Colchicinbehandlung zur Verdopplung der Chromosomenzahl (vgl. Abb. 3) und damit die Ausbeute oktoploider Samen sehr gering.

Die Bastardpflanzen wurden aufgrund ihrer somatischen Chromosomenzahl ( $2n=4x=28$ ) identifiziert. Nur wenige primäre Nachkommen aus den Kreuzungen Triticum aestivum 'Caribo' x S. montanum und T. aestivum 'Götz' x S.cereale 'L 281' bildeten schließlich Samen, aus denen oktoploide Triticale-Pflanzen ( $2n=8x=56$ ) entstanden. Diese Bastarde sind phänotypisch intermediär zu den Eltern, wobei ihr hoher Wuchs und schwaches Stroh negativ auffallen. Andererseits zeigen diese Gattungshybriden ein hohes Tausendkorngewicht (Tab. 9), das allerdings mit der für Roh-Triticale typischen Schrumpfkörnigkeit verbunden ist. Im vorliegenden Programm sind diese Eigenschaften jedoch von sekundärer Bedeutung, da die Bastarde lediglich für Rückkreuzungen zur Herstellung von Additionslinien verwendet werden. Auf der folgenden Stufe sollen diese dann als Spender für die Übertragung der betreffenden Roggenchromosomen in geeignete Weizenlinien dienen, analog der Übertragung von Resistenzgenen gegen den Erreger der Halmbruchkrankheit, Pseudocercospora herpotrichoides, aus Aegilops ventricosa in den Brotweizen (DOUSSINAULT et al. 1983).

Tabelle 9

Eigenschaften von Triticum aestivum 'Caribo', Secale montanum und ihrem amphidiploiden Bastard; 1983

Material	Chromosomenzahl, $2n=$	Tausendkorngewicht, g
<u>T. aestivum</u> 'Caribo'	$6x=42$	38,9
<u>S. montanum</u> (UM-2D-23)	$2x=14$	14,1
Amphidiploider Bastard	$8x=56$	36,7 §)

§) Mittelwert von 3 Pflanzen

### 3. STAND UND PERSPEKTIVEN DER ZÜCHTERISCHEN NUTZUNG VON AUTOTETRAPLOIDEN UND HAPLOIDEN BEIM GETREIDE

#### 3.1. Cytogenetische Eigenschaften und Züchtung von Autotetraploiden

Autotetraploide entstehen durch die identische Verdopplung des Chromosomensatzes einer diploiden Art, wie z.B. Roggen oder Gerste ( $2n=2x=14$ ). Diese Verdopplung kann am einfachsten durch Behandlung mit Colchicin erreicht werden. Dieses Alkaloid verhindert die Ausbildung der Kernspindel und blockiert damit die Kernteilung (BLAKESLEE und AVERY 1937). Eine detaillierte Beschreibung verschiedener Methoden der Colchicinbehandlung gibt JENSEN (1974). Die Verdopplung des Chromosomensatzes führt zu einer entsprechenden Vergrößerung der Zellen und Organe, häufig als "gigas"-Effekt bezeichnet. Die damit verbundene Erhöhung des Korngewichtes ist für die Züchtung besonders positiv. Andererseits zeigen aber autotetraploide Gerste- oder Roggen-Pflanzen als auffälligstes negatives Merkmal stets einen reduzierten Samenansatz der Ähren. Diese verringerte Fertilität hat ihre Ursache in Störungen der meiotischen Chromosomenpaarung aufgrund des Vorliegens von je vier statt zwei Kopien eines Chromosoms. Neben Multivalenten entstehen auch Univalente, die zu einer unvollständigen oder ungleichmäßigen Chromosomenverteilung in der ersten meiotischen Anaphase und damit letztlich zu defekten Gameten führen (vgl. Abb. 6). Im Gegensatz dazu weisen die natürlich entstandenen polyploiden Arten, wie Weizen (Triticum sp.) und Hafer (Avena sativa), nicht mehrere identische (homologe) Genome auf, sondern sie enthalten verschiedene aber ähnliche (homoeologe) Genome, die von unterschiedlichen Vorfahren stammen. Diese strukturelle Differenzierung der homoeologen Chromosomen ermöglicht in Verbindung mit genetischen Kontrollmechanismen eine regelmäßige Bivalentenpaarung der Chromosomen in der Meiose.

##### 3.1.1. Autotetraploide Gerste

In einem Programm zur "Diploidisierung autotetraploider Gerste" wurde versucht, diesen natürlichen Evolutionsprozeß im Labor nachzuvollziehen (BENDER und GAUL 1966). Dabei wurde mit Hilfe von wiederholter mutagener Behandlung durch Röntgenstrahlen und Äthylmethansulfonat und nachfolgenden konvergenten Kreuzungen angestrebt, die je vier homologen Chromosomen strukturell so zu differenzieren, daß jeweils zwei eine bevorzugte Bivalentenpaarung in der Meiose eingehen. Damit sollte das cytogenetische und physiologische Verhalten der autotetraploiden Gerste dem diploider angeglichen, d.h. tetraploide Linien

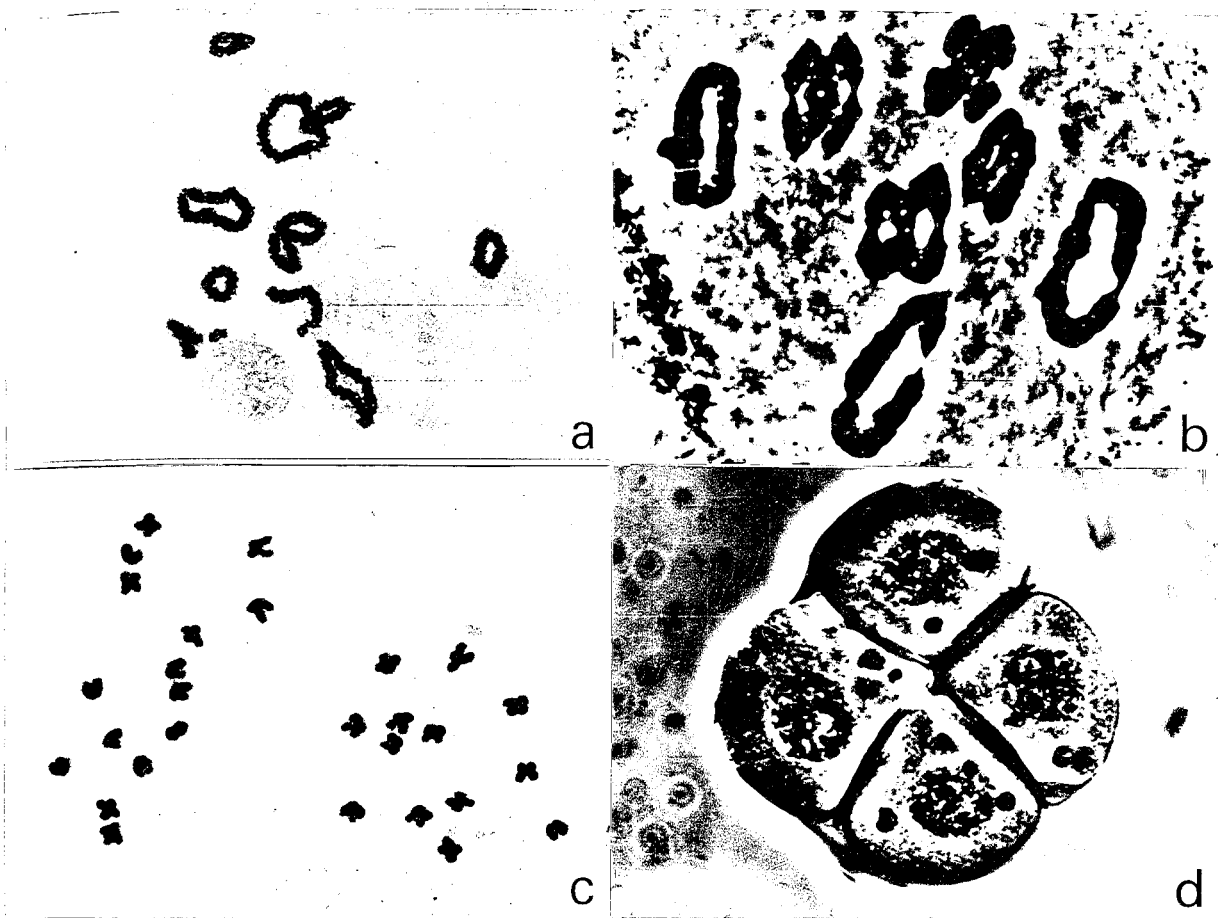


Abb. 6. Meiosestadien in Pollenmutterzellen autotetraploider Gerste.-  
 a: Späte Prophase (6 II, 4 IV), b: Metaphase I (7 IV),  
 c: Anaphase I (15 : 13), d: Tetrade mit Mikronuklei.

Tabelle 10

Mittelwerte meiotischer Merkmale autotetraploider Gerstensorten  
 und selektierter tetraploider Linien (nach FRIEDT 1979b)

Material	M E T A P H A S E I					ANAPHASE I	TETRADEN
	I	II	III	IV	alt.§)	regelmäß.	regelmäß.
Ausgangs- sorten (4)	0,13	4,34	0,08	4,76	45,0	42,2 %	66,2 %
Selektierte Linien (4)	0,08	4,83	0,06	4,40	55,8	64,4 %	78,1 %
Differenz §§)	*	**	n.s.	*		***	***

§) % alternative IV §§) n.s., \*, \*\*, \*\*\*, nicht signifikant bzw. signifikant  
 bei P=0,05, P=0,01 und P=0,001

mit regelmäßiger Gametogenese und vollem Samenansatz und Kornertrag ausgelesen werden. Nach bis zu siebenmaligen Bestrahlungen zur Anreicherung von Mutationen und nachfolgenden Kreuzungen verschiedener tetraploider Sorten wurden Nachkommenschaften ausgelesen, die sich durch erhöhte Fertilität auszeichneten (FRIEDT 1978). Ausgewählte Linien dieser Nachkommenschaften zeigten eine insgesamt deutlich gegenüber den Ausgangssorten erhöhte Regelmäßigkeit der meiotischen Teilungen (Tab. 10). Die Chromosomen paarten in den Linien häufiger als Bivalente und blieben seltener ungepaart (Univalente) in der Metaphase I der Meiose. Während die Häufigkeit von Viererbindungen (Quadrivalente) gegenüber den Ausgangssorten nur geringfügig verringert war (65% gegenüber 69% der Chromosomen), ließ die Art der Quadrivalentorientierung deutliche Veränderungen erkennen, wobei die Häufigkeit alternativ ("alternate") orientierter Quadrivalente deutlich gegenüber den Ausgangssorten erhöht war (FRIEDT 1979b). Aufgrund dieser bevorzugt alternativen Quadrivalentorientierung war die Chromosomenverteilung in der Anaphase I der Linien deutlich gegenüber dem Ausgangsmaterial verbessert und die Tetradenbildung wesentlich regelmäßiger, d.h. es wurden weniger Mikronuklei festgestellt. Die Regelmäßigkeit der späten Meiosestadien ließ einen positiven Zusammenhang mit der Fertilität (Samenansatz) erkennen (FRIEDT 1979b).

Die Verbesserung der Fertilität kann als wesentliche Voraussetzung des gesteigerten Kornertrages angesehen werden. Dieser beträgt jedoch auch bei den besten Linien weniger als 70% der diploiden Ausgangssorten. Dieser Minderertrag resultiert in erster Linie aus der geringen Bestockungsfähigkeit der Tetragersten sowie der immer noch nicht voll hergestellten cytogenetischen Stabilität und Fertilität (FRIEDT 1978).

### 3.1.2. Tetraroggen - Stand der Züchtung

Wie bei der autotetraploiden Gerste, so wirken sich auch beim Tetraroggen die Störungen der Reifungsteilungen negativ auf den Samenansatz aus. Im allgemeinen beobachtet man durchschnittlich etwa 3 Quadrivalente pro Pollenmutterzelle, das sind mehr als 40% aller Chromosomen. Daneben sind meist mehr als die Hälfte der Chromosomen als Bivalente gepaart, während die Häufigkeit von Uni- und Trivalenten normalerweise weniger als 1 pro Zelle beträgt (Tab. 11). Gerade die beiden letztgenannten Konfigurationen stören jedoch hauptsächlich die regelmäßige Chromosomenverteilung in der ersten Anaphase und verursachen damit Chromosomenverluste. Das erklärt die regelmäßig feststellbare negative Korrelation zwischen den Häufigkeiten von Uni-, Tri- und Quadrivalenten in der meiotischen ersten Metaphase und von euploiden Samen

Tabelle 11

Meiotische Chromosomenpaarung in tetraploidem Roggen

Pflanze	Zellen	I	II	III	IV
77/32 §)	55	0,27	7,82	0,20	3,04
77/40	30	0,67	7,47	0,43	2,90
77/41	60	0,55	7,48	0,22	2,82
Summe/ Mittel	145	0,50	7,69	0,28	2,92

§) Auslesen aus den Populationen 'F IV' und 'F VIII'

Tabelle 12

Relativerträge selektierter tetraploider Roggenstämme im Vergleich zum Tetraroggen 'Tero' bzw. zum Weizen 'Feldkrone'; Feldversuche Grünbach (Dreisatzgitter)

Material	Kornertrag, % von 'Tero'			
	1976 §)	1977 §)	1978	Mittel
S I	67,0**	83,3*	94,4*	81,6
B III	100,0	94,3	94,6*	96,3
F IV	71,8**	83,9*	87,5*	81,1
F VIII	99,0	103,5	105,6*	102,7
'Tero'	100,0	100,0	100,0 §§)	100,0
'Feldkrone'	-	-	100,5	-

§) aus FRIEDT (1979a)

§§) 1978: 100 = 40,8 dt/ha

\*, \*\*) signifikant verschieden von 'Tero' bei P=0,05 bzw. P=0,01

in der Nachkommenschaft ( $r = -0,67$ ,  $-0,91^*$  bzw.  $-0,58$ ). Dagegen zeigt die Bivalenten-Frequenz einen positiven Zusammenhang mit der Häufigkeit euploider Samen ( $r = +0,96^{**}$ ) und dem Samenansatz insgesamt ( $r = +0,57$ , FRIEDT et al. 1984).

Im allgemeinen bilden tetraploide Roggenpflanzen 10 bis 30% aneuploide Samen. Sie sind entweder nicht keimfähig, oder es entstehen daraus subletale, sterile Pflanzen. So erklären sich die gelegentlich auftretenden erheblichen lokalen und jährlichen Ertragsschwankungen tetraploider Sorten. Im Gegensatz zur Gerste sind jedoch beim Roggen die durchschnittlichen Kornerträge tetraploider ( $2n=4x=28$ ) und diploider ( $2n=2x=14$ ) Formen etwa auf dem gleichen Niveau. Die äußere und innere Kornqualität des Tetraroggens weicht jedoch deutlich von der diploider Sorten ab. Da die Verarbeitungsverfahren (z.B. Brotherstellung) aber für den normalen, diploiden Roggen entwickelt worden sind, ist das Mehl des Tetraroggen hierfür praktisch ungeeignet. Darüberhinaus ist der räumlich benachbarte Anbau diploider und tetraploider Sorten unter unseren pflanzlichen Produktionsverhältnissen nicht möglich, da die Fremdbefruchtung zwischen diploiden und tetraploiden Pflanzen zu sterilen Blüten bzw. zu triploiden, ebenfalls unfruchtbaren Nachkommen führt.

Diese Komplikationen stellen jedoch kein grundsätzliches Hindernis für den Anbau von Tetraroggen dar. Dieser könnte in vielen Fällen, unter entsprechenden Anbaubedingungen von Nutzen sein, denn eigene Feldversuche zeigen, daß der Tetraroggen im Kornertrag sogar den Winterweizen, unser produktivstes Getreide, übertreffen kann (Tab. 12). Auch die Tatsache, daß in manchen Ländern, wie z.B. in Norwegen, ausschließlich tetraploider Roggen angebaut wird, ist ein Beweis für die Leistungsfähigkeit dieser autotetraploiden Kulturform.

## 3.2. Induktion und Nutzung haploider Getreidepflanzen

### 3.2.1. Theoretischer Nutzen Haploider

Abgesehen von der reinen Auslesezüchtung bei Selbstbefruchtern, beginnt die eigentliche Züchtung immer mit heterozygoten Pflanzen, die entweder - bei Fremdbefruchtern - natürlich vorkommen oder durch Kreuzung künstlich hergestellt werden. In der konventionellen Selbstbefruchterzüchtung allgemein und bei der Entwicklung von Inzuchtlinien von Fremdbefruchtern werden die Pflanzen über eine Reihe von Generationen geselbstet. Die Häufigkeit homozygoter Nachkommen nimmt dadurch von Generation zu Generation zu; sie erreicht z.B. bei nur einem spaltenden Allelpaar in der  $F_{10}$  99,8%, bei 5 Allelpaaren 99,0%

und bei 10 Allelpaaen nur noch 98,0% (allgemein:  $(2^{G-1}-1/2^{G-1})^n$ ,  
G = Generation und n = Anzahl spaltende Allelpaae, vgl. KAPPERT 1953).  
Entsprechend niedriger ist der Anteil homozygoter Nachkommen bei polygenisch  
vererbten (quantitativen) Merkmalen, zu denen die Mehrzahl der agronomischen  
Leistungseigenschaften zu rechnen ist. Dagegen können, unabhängig von der An-  
zahl spaltender Gene, vollständig homozygote Pflanzen in nur einer Generation  
durch die Einfügung eines Haploid-Schrittes geschaffen werden. Durch die Ver-  
dopplung der Chromosomenzahl haploider Pflanzen, die z.B. bei der Gerste am  
einfachsten mit Hilfe einer Colchicinbehandlung über die Wurzel erreicht wird  
(JENSEN 1974), entstehen verdoppelte Haploide, oder Doppelhaploide (DH),  
m.a.W. völlig reinerbige diploide Pflanzen.

Da diese Doppelhaploiden direkt aus den Gameten entstanden sind, ist die Häu-  
figkeit eines bestimmten homozygoten Genotyps in einer DH-Population aus ei-  
nem  $F_1$ -Bastard das Quadrat der Häufigkeit in einer durch Selbstung erzeug-  
ten  $F_2$ : aus einer  $F_1$ -Pflanze, die für 10 Gene heterozygot ist, entste-  
hen z.B. 1024 (allgemein  $2^n$ ) verschiedene Gameten bzw. haploide Pflanzen,  
aber 1048576 ( $4^n$ ) Gametenkombinationen, d.h.  $F_2$ -Pflanzen. Ein bestimm-  
ter gesuchter DH-Genotyp kann daher theoretisch bereits in einer Population  
gefunden werden, die lediglich die Quadratwurzel der Anzahl Individuen einer  
normalen  $F_2$  enthält. Darüberhinaus können DH-Linien aus  $F_1$ -Pflanzen  
aufgrund ihrer Homozygotie schon in sehr frühen Generationen, vergleichbar  
der  $F_2$  oder  $F_3$ , in Parzellen auf quantitative Merkmale geprüft werden.  
Die vergleichbaren konventionell erstellten Populationen sind dagegen Ge-  
mische der verschiedensten homozygoten und vor allem heterozygoten Pflanzen,  
deren Genotyp vielfach nicht am Phänotyp erkennbar wird. Darüberhinaus  
ist die Auslese auf quantitativ vererbte Merkmale wegen modifizierender  
Umwelteinflüsse an der Einzelpflanze praktisch nicht möglich.

Über diese denkbaren praktischen Vorzüge hinaus sind Haploide auch für die  
Beantwortung rein quantitativ-genetischer Fragen von Nutzen. Die genetische  
Varianz haploider Familien ist aus weniger Komponenten zusammengesetzt als  
diejenige konventionell erstellter Kreuzungspopulationen, da wegen vollstän-  
diger Homozygotie keine Dominanzwirkungen und dominanzabhängigen epista-  
tischen Effekte zu erwarten sind. Ausgehend von Doppelhaploiden aus den  $F_1$ -  
Pflanzen dialleler Kreuzungen können additive und additiv x additive gene-  
tische Varianzen ebenso geschätzt werden, wie mit Hilfe von doppelhaploiden  
Familien aus  $F_2$ -Pflanzen (CHOO 1981). Vergleiche der Mittelwerte und Va-  
rianzen von Doppelhaploiden und ihren Eltern liefern darüberhinaus Informa-

tionen über den Einfluß der Kopplung auf die genetischen Varianzen (CHOO und REINBERGS 1979). Auch die Wirkung additiver Epistasie (homozygote nicht-allelische Wechselwirkung) kann mit Hilfe von Doppelhaploiden aus zwei Rückkreuzungsgenerationen geschätzt werden (CHOO 1981). Schließlich bieten DH-Populationen relativ einfache Möglichkeiten zur Schätzung der Anzahl an der Ausprägung quantitativer Merkmale beteiligter Gene (SNAPE et al. 1984).

### 3.2.2. Methoden zur Herstellung haploider Pflanzen

Haploide entstehen spontan in sehr geringer Häufigkeit aufgrund von Parthenogenese, die Mono- oder Polyembryonie zur Folge hat (vgl. KASHA 1974). Grundsätzlich können verschiedene physiologische Ursachen zur Entstehung haploider Pflanzen aus folgenden Zelltypen führen: (a) männliche Gameten oder Spermakerne (Mikrosporen-Androgenese), (b) unbefruchtete Eizellen (Parthenogenese) oder (c) alle anderen haploiden Zellen des Embryosacks, also Synergiden und Antipoden (Apogametie).

Experimentell können haploide Pflanzen auf die verschiedenste Weise induziert werden. Als auslösende Faktoren kommen (1) physikalische (z.B. Strahlen) oder chemische Agenzien, (2) genische Faktoren (Stimulatorgene), (3) Genom-Plasmon Wechselwirkungen in Art- oder Gattungskreuzungen und (4) die Induktion durch diverse Kulturmethoden (Antheren- oder Mikrosporenkultur) in Frage (KASHA 1974). Die Faktoren (2) bis (4) spielen bei der Herstellung haploider Getreide einschließlich Mais die größte Rolle, und werden daher hier ausführlicher behandelt.

#### 3.2.2.1. Geninduzierte Entstehung Haploider

Über den ersten eindeutigen Fall genisch induzierter Haploidie berichtete COE (1959) beim Mais (Zea mays) Stamm 6 ('stock 6'). Wenn Pollen dieses Stammes zur Bestäubung einer anderen Maislinie verwendet wurde, entstanden 2,3% haploide Samen, während Pollen einer anderen Linie lediglich 0,2% Haploide induzierte. Ebenfalls beim Mais (Inzuchtlinie 'W23') wurde ein Fall mütterlich vererbter Haploidie-Induktion durch das Gen ig ('indeterminate gametophyte') vererbt (KERMICLE 1969). Die Häufigkeit paternaler Monoploider betrug hier fast 1%, während sie normalerweise nur etwa 0,001% ausmacht.

Kürzlich haben HAGBERG und HAGBERG (1980) bei der Gerste (Hordeum vulgare) ein ähnlich wirkendes Gen hap in einer Mutante der Sorte 'Bonus' gefunden. In diploiden, für das Gen hap homozygoten Linien wurden bis zu 40% haploide Samen

festgestellt, während heterozygote Pflanzen lediglich 3-6% haploide Nachkommen enthielten. Man versucht nun aus Kreuzungen mit dieser Linie Nachkommen mit weiter gesteigerter Haploiden-Häufigkeit auszulesen und dann in praktischen Zuchtprogrammen zu nutzen (HAGBERG und HAGBERG 1981).

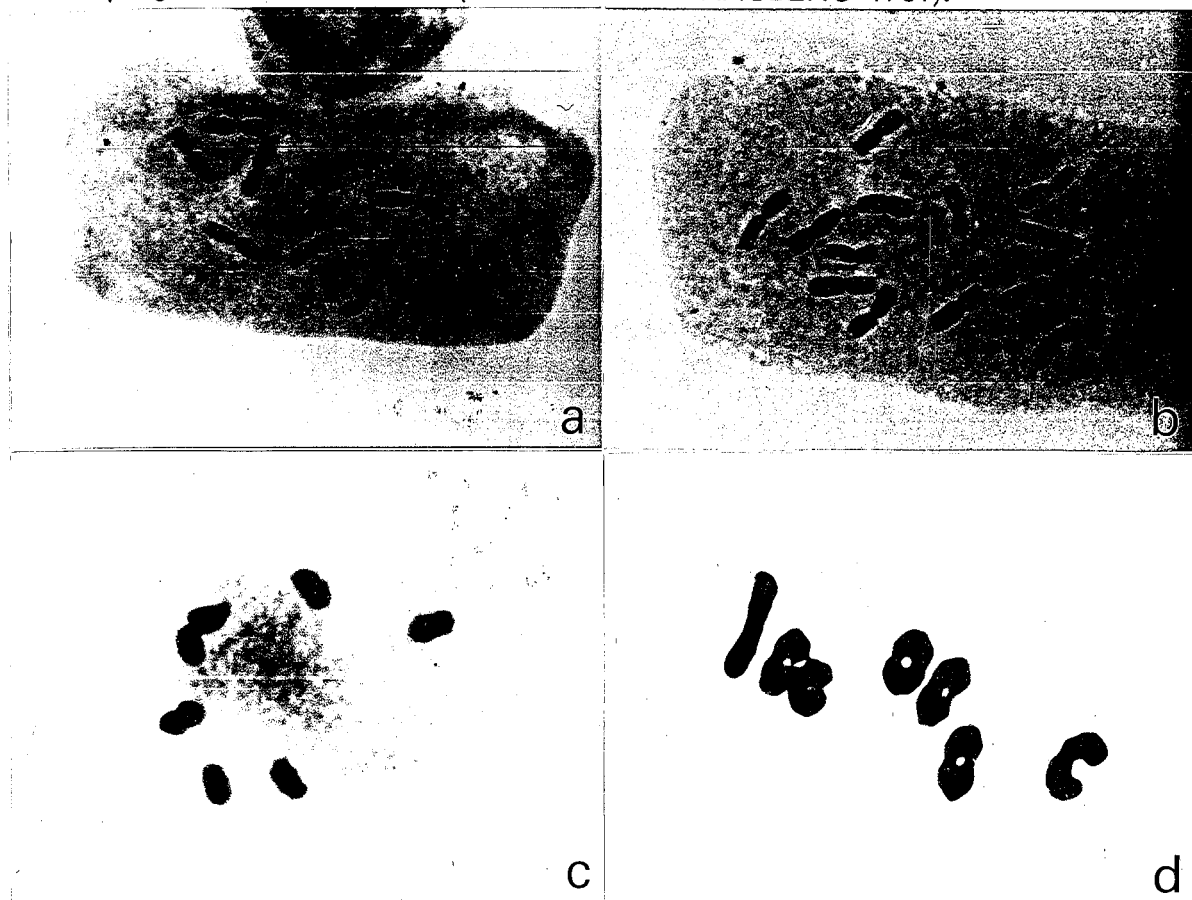


Abb. 7. Zellen haploider (links) und diploider Pflanzen der Gerste.-  
a, b: somatische Zellen mit  $2n=x=7$  (a) bzw.  $2n=2x=14$  (b)  
Chromosomen; c, d: Pollenmutterzellen mit 7 Univalenten (c)  
bzw. 7 Chromosomenpaaren (Bivalenten).

Eigene mehrjährige Untersuchungen an diesem Material ergaben eine durchschnittliche Häufigkeit von 15,4% haploiden Pflanzen (Abb. 7) bei einem Maximum von 17,1% (Tab. 13). Im Vergleich zu der aktuellen Wintergerstensorte 'Igrid' weist die vorliegende hap-Linie deutlich negative agronomische Merkmale auf, wie z.B. einen auffallend geringen Samenansatz und ein niedriges Tausendkorngewicht (Tab. 14). Es liegt nahe, daß diese Eigenschaften mit der Haploidie-Induktion in Zusammenhang stehen, obwohl Haploide erheblich häufiger in der Samenfraktion mit mehr als 30 mg Gewicht auftreten (22,5%) als in solchen mit niedrigerem Korngewicht (7,5%). Daraus kann abgeleitet werden, daß die unbefruchtete Ei-

zelle (oder eine andere haploide Zelle) sich zum haploiden Embryo entwickelt, während aus der Befruchtung des sekundären Embryosackkernes ein normales, triploides Endosperm entsteht. Andererseits sind die Samen mit schlecht ausgebildetem Endosperm möglicherweise auf gegensinnige Störungen der Doppelbefruchtung zurückzuführen.

Die Verhältnisse in reziproken Kreuzungen sind denen in Tabelle 14 vergleichbar. In Kreuzungen mit der hap-Linie als Mutter sind Samenansatz und Tausendkorngewicht erheblich niedriger als in reziproken Kreuzungen (Tab. 15). Die F<sub>1</sub>-Pflanzen aus diesen Kreuzungen wurden auf ihre Ploidie hin untersucht, wobei die bisher geprüften 120 Individuen sich alle als diploid erwiesen. Die Haploiden-Häufigkeit beträgt in diesem Falle demnach auf jeden Fall weniger als 1%. Es ist nun zu prüfen, ob und wie weit eine Erhöhung dieses Prozentsatzes durch geeignete Kreuzungen und Auslese möglich ist, bevor an eine Verwendung dieses Systems der Haploidie-Induktion in praktischen Zuchtprogrammen gedacht werden kann.

#### 3.2.2.2. Chromosomeneliminierung in Kreuzungen mit Hordeum bulbosum

Seit SYMKO (1969) sowie KASHA und KAO (1970) erstmals berichteten, daß aus der Kreuzung der Gerste (Hordeum vulgare) mit der Wildgerste Hordeum bulbosum haploide Gerstenpflanzen entstehen, ist diese Technik der Haploid-induktion ("Bulbosum-Methode") ständig weiter verbessert worden und stellt heute eine wirkungsvolle Möglichkeit zur Beschleunigung und Vereinfachung herkömmlicher Zuchtverfahren dar (KASHA und REINBERGS 1981). Die wesentlichen Faktoren, die den Erfolg der Methode determinieren, liegen einerseits in der Eignung von Hordeum bulbosum als Pollenspender und andererseits in den Bedingungen der erforderlichen Embryokultur. Mehrjährige, umfangreiche Versuche bei der Welsh Plant Breeding Station, Aberystwyth, Wales, haben ergeben, daß verschiedene H. bulbosum Klone unterschiedliche Kreuzungsergebnisse und Häufigkeiten haploider Embryonen bedingen. Bei Verwendung geeigneten H. bulbosum Materials als Pollenspender konnten im mehrjährigen Mittel 60-80% der Embryonen zu Pflanzen regeneriert werden. In der Regel sind weniger als 10% davon diploide H. vulgare x H. bulbosum Bastarde (PICKERING und MORGAN 1983). Die praktische Ausbeute nach der Colchicinbehandlung der haploiden Pflanzen (JENSEN 1974) kann unter diesen Voraussetzungen je nach verwendeter Gerstenlinie 10-12 doppelhaploide Pflanzen pro gekreuzte Ähre betragen.

Auch beim Brotweizen (T. aestivum) werden durch Kreuzungen mit H. bulbosum und anschließende Embryokultur haploide Pflanzen erzielt (BARCLAY

Tabelle 13

Häufigkeit haploider Pflanzen in der Nachkommenschaft einer für das Gen hap homozygoten Gersten-Linie

Jahr	Ort	Bezeichnung	Anzahl Pflanzen		
			Gesamt	haploid (%)	
1980	Grünbach	hap 1 - 7	7	1	14,3
1981	Grünbach	hap 1	14	2	14,3
		hap 7	12	1	8,3
1982	Grünbach	hap 7/12	30	3	10,0
1983	Kyoto	hap 7/12R	164 §)	28	17,1
Summe/Mittel			227	35	15,4

§) 271 Samen ausgesät (Keimfähigkeit: 60,5%)

Tabelle 14

Agronomische Merkmale der Linie 'hap 7/12' im Vergleich zur Sorte 'Igri'; Gewächshausversuch, Kyoto, Japan 1983

Material	Anzahl Pflanzen	Samenansatz pro Ähre		1000-Korn Gewicht, g
		absolut	%	
hap 7/12	12	10,2	53,7	26,6
Igri	8	14,3	79,8	39,5

Tabelle 15

Ergebnisse reziproker Kreuzungen mit der Linie 'hap 7/12'; Gewächshausversuch, Kyoto, Japan 1983

Eltern		Anzahl Blüten	Samenansatz		1000-Korn Gewicht, g
♀	♂		absolut	%	
hap 7/12	x Igri	354	120	33,9 §)	18,9
Igri	x hap 7/12	276	171	62,0	31,2
hap 7/12	x Aramir	143	50	35,0 §§)	10,8
Aramir	x hap 7/12	76	44	57,9	24,6

Kontingenztest: §)  $X^2 = 49,1$  (P 0,001) §§)  $X^2 = 10,7$  (P 0,01)

1975). Jedoch ist der Kreuzungsansatz von der Anwesenheit zweier Gene auf Chromosom 5A bzw. 5B des Weizens abhängig (RILEY und CHAPMAN 1967), die höchstwahrscheinlich mit den Weizen-Roggen Kreuzbarkeitsgenen kr1 und kr2 identisch sind (SNAPE et al. 1979). Diese Gene sind jedoch in europäischem Zuchtmaterial praktisch nicht vorhanden, und sie müßten daher zunächst aus asiatischen Formen eingekreuzt werden, bevor eine praktische Anwendung der "Bulbosum-Methode" beim Weizen versucht werden kann.

### 3.2.2.3. Antherenkultur

Die derzeit leistungsfähigere Technik zur Herstellung von haploiden bzw. verdoppelten haploiden Weizenlinien ist die Antherenkultur (OUYANG et al. 1973, PICARD und DE BUYSER 1973, WANG et al. 1973). Die Häufigkeit regenerierter, grüner Pflanzen bezogen auf die Anzahl kultivierter Antheren liegt in der Größenordnung von 0-2% (HENRY et al. 1984). Die Pflanzenregeneration geht dabei in der Regel über Kallus. Die limitierenden Faktoren der Regeneration sind die zu niedrige Kallusbildung an sich und die meist große Häufigkeit von Albino-Pflanzen. Von acht Weizensorten regenerierten SCHAEFFER et al. (1979) 36 Pflanzen, darunter 15 Albinos (42%). Zu einer vergleichbaren Rate von 37% Albinos kamen BULLOCK et al. (1982) bei 11 Weizengenotypen. Dabei waren deutliche genotypabhängige Effekte feststellbar; manche Genotypen brachten fast nur weiße, andere überwiegend grüne Pflanzen hervor. Die Ursachen der Entstehung von Albino-Pflanzen sind bisher weitgehend unbekannt. Möglicherweise sind in den Mikrosporen zu wenige Proplastiden enthalten, oder die Entwicklung intakter Plastiden ist gestört. Als weitere mögliche Ursachen für die Beeinträchtigung der Chlorophyllsynthese kommen rezessive Letalgene oder Mutationen infrage.

Grundsätzlich gelten die gleichen Schwierigkeiten für Antherenkulturen der übrigen Getreidearten Gerste (CLAPHAM 1973), Roggen (WENZEL und THOMAS 1974) und Hafer (Avena sativa, RINES 1983). In umfangreichen Experimenten mit 53 Sommergerste-Bastarden regenerierten FOROUGHI-WEHR et al. (1982a) im Durchschnitt 13 Pflanzen aus 1000 Antheren, aber nur 2 davon waren grün und lebensfähig, während in Versuchen mit 20 Wintergerste-Sorten und 19 Hybriden durchschnittlich 3,6 grüne Pflanzen pro 1000 Antheren regeneriert wurden (FOROUGHI-WEHR und FRIEDT 1984). Dabei wurde eine erhebliche Variation zwischen Genotypen festgestellt, die von 0 bis 24 grünen androgenetischen Individuen reichte. Aus den Ergebnissen wurde gefolgert, daß die Antherenkulturtauglichkeit ein komplexes Merkmal darstellt, das sich aus folgenden Komponen-

ten zusammensetzt: (1) Kallusbildung, (2) Kallusqualität, (3) Embryoinduktion und (4) Entwicklung intakter, grüner Pflanzen. Jede dieser Komponenten unterliegt einer genetischen Kontrolle, wie aus der Ähnlichkeit von Verwandten und aus Kreuzungsexperimenten abgeleitet werden kann (FOROUGHI-WEHR et al. 1981, FOROUGHI-WEHR und FRIEDT 1981, 1984).

Beim Roggen regenerierten WENZEL et al. (1977) aus 84060 Antheren von sechs Hybriden 68 Pflanzen, darunter nur 7 grüne, wobei ebenfalls deutliche genotypische Unterschiede festgestellt wurden. Die bisherigen Antherenkulturversuche mit Roggen in Grünbach führten zu vergleichbaren Ergebnissen (FOROUGHI-WEHR et al. 1982b, WENZEL et al. 1984).

### 3.2.3. Cytogenetische und agronomische Merkmale androgenetischer doppelhaploider Getreidelinien

#### 3.2.3.1. Somatische Chromosomenzahlen

Im allgemeinen ist die überwiegende Zahl androgenetischer Gerstenpflanzen unmittelbar diploid (FRIEDT und FOROUGHI-WEHR 1980a, 1983b, FRIEDT et al. 1980). Die Ursachen dafür sind höchstwahrscheinlich spontane Endoreduplikation, Endomitose oder Kernfusion (SUNDERLAND et al. 1974, vgl. Abb. 9). Die Relationen unterschiedlicher Chromosomenzahlen bei Antherennachkommen von Hordeum vulgare und dem Artbastard S. cereale x S. vavilovii sind in Tabelle 16 zusammengestellt. Die Häufigkeiten von haploiden (etwa ein Zehntel) und diploiden (etwa zwei Drittel) Regeneraten stimmen überraschend gut überein. Im Gegensatz dazu sind die in jüngster Zeit in Grünbach regenerierten Weizenpflanzen (Triticum aestivum und T. spelta, bisher 100 grüne Pflanzen) zu 90% polyhaploid ( $n=3x=21$ ), die restlichen 10% sind spontan entstandene Diploide ( $2n=6x=42$ , FOROUGHI-WEHR pers. Mitt.). In den mehrjährigen, umfangreichen Arbeiten von DE BUYSER und HENRY in Paris-Orsay wurden 1800 androgenetische Weizenpflanzen untersucht. Auch dort wurden überwiegend polyhaploide Nachkommen (66,6%) festgestellt, während 32,9% einmal verdoppelt ( $2n=6x=42$ ) und 0,5% zweimal verdoppelt ( $2n=12x=84$ ) waren (DE BUYSER 1983). Diese Ergebnisse deuten an, daß bei einer amphidiploiden Art wie dem Weizen die haploide Ploidiesituation stabiler ist als bei sonst diploiden Arten wie Gerste oder Roggen.

Tabelle 16

Chromosomenzahlen androgenetischer Pflanzen ( $A_1$ ) von Hordeum vulgare und dem  $F_1$ -Bastard Secale cereale x S. vavilovii;  
Grünbach 1981 bis 1983

Chromosomenzahl $2n =$	<u>H. vulgare</u>		<u>Secale</u> -Bastard	
	Anzahl	%	Anzahl	%
$x = 7$	87	11,0	20	11,2
$2x = 14$	513	64,5	119	66,5
$2x+1 = 15$	5	0,6	-	-
$3x-2 = 19$	-	-	1	0,5
$3x = 21$	8	1,0	-	-
$3x+1 = 22$	1	0,1	-	-
$4x-1 = 27$	-	-	1	0,5
$4x = 28$	178	22,4	38	21,3
$4x+1 = 29$	3	0,4	-	-
Summe	795	100,0	179	100,0

### 3.2.3.2. Cytogenetische Indizien für die Herkunft spontan entstandener Doppelhaploider

Bei allen spontan diploiden androgenetischen Pflanzen stellt sich die Frage nach ihrem Ursprung, da nicht nur die Mikrosporen, sondern auch die somatischen Zellen, z.B. der Antherenwand, Kallus bilden können. Darüberhinaus werden gelegentlich unreduzierte Mikrosporen gebildet, die unmittelbar zu diploiden Pflanzen führen. Nur wenn die Antherenspenderpflanzen heterozygot sind, lassen sich diploide Pflanzen aus somatischen Zellen oder unreduzierten Mikrosporen von solchen Pflanzen unterscheiden, die durch spätere Verdopplung, z.B. im Kallus, entstanden sind; nur letztere sind vollständig homozygote Doppelhaploide. Dagegen ist nur schwer auszumachen, ob die heterozygoten Pflanzen ihren Ursprung in somatischen Zellen oder unreduzierten Mikrosporen haben. Am ehesten noch ist eine Differenzierung möglich, wenn es sich im zweiten Fall um Restitution in der zweiten meiotischen Teilung ("second division restitution") handelt. Hinsichtlich des Heterozygotiegrades solcher androgenetischer Pflanzen läßt sich danach folgende Reihenfolge aufstellen: somatische Zellen > "first division restitution" > "second division restitution".

Tabelle 17.

Die theoretischen Auswirkungen des Secale cereale-vavilovii Translokationskomplexes auf die chromosomale Konstitution der Gameten (Haploiden) und der verdoppelten Haploiden (Doppelhaploiden) (vgl. Abb. 1)

F <sub>1</sub> -GENOTYP:				
	1	2	3	1 <sup>2</sup> 3 <sup>2</sup> 2 <sup>1,3</sup>
GAMETEN = HAPLOIDE			DOPPELHAPLOIDE (MEIOSE)	
1	1 <sup>2</sup>	2	dupliziert-defizient	1 VI
1	1 <sup>2</sup>	3 <sup>2</sup>	dupliziert-defizient	1 IV + 1 II
1	1 <sup>2</sup>	3	dupliziert-defizient	1 IV + 1 II
1	1 <sup>2</sup>	2 <sup>1,3</sup>	dupliziert-defizient	1 VI
1	2	3 <sup>2</sup>	dupliziert-defizient	1 IV + 1 II
1	2	3	normal ( <u>cereale</u> )	3 II
1	2	2 <sup>1,3</sup>	dupliziert-defizient	1 VI
1	3 <sup>2</sup>	3	dupliziert-defizient	1 IV + 1 II
1	3 <sup>2</sup>	2 <sup>1,3</sup>	dupliziert-defizient	1 IV + 1 II
1	3	2 <sup>1,3</sup>	dupliziert-defizient	1 VI
1 <sup>2</sup>	2	3 <sup>2</sup>	dupliziert-defizient	1 VI
1 <sup>2</sup>	2	3	dupliziert-defizient	1 IV + 1 II
1 <sup>2</sup>	2	2 <sup>1,3</sup>	dupliziert-defizient	1 VI
1 <sup>2</sup>	3 <sup>2</sup>	3	dupliziert-defizient	1 IV + 1 II
1 <sup>2</sup>	3 <sup>2</sup>	2 <sup>1,3</sup>	transloziert ( <u>vavilovii</u> )	3 II
1 <sup>2</sup>	3	2 <sup>1,3</sup>	dupliziert-defizient	1 IV + 1 II
2	3 <sup>2</sup>	3	dupliziert-defizient	1 IV + 1 II
2	3 <sup>2</sup>	2 <sup>1,3</sup>	dupliziert-defizient	1 VI
2	3	2 <sup>1,3</sup>	dupliziert-defizient	1 VI
3 <sup>2</sup>	3	2 <sup>1,3</sup>	dupliziert-defizient	1 VI

Nur in wenigen Versuchen konnte bisher mit Hilfe geeigneten Ausgangsmaterials auf den Ursprung diploider Regenerate geschlossen werden. WU und KIANG (1979) fanden unter 32 androgenetischen grünen Reispflanzen 11 diploide, die für bestimmte Isoenzymmarker Heterozygotie zeigten, während 3 andere homozygot waren. Ebenfalls beim Reis fanden CHEN et al. (1982) unter 384 androgenetischen Pflanzen keine, die in bezug auf zwei morphologische Marker heterozygot war. Später wurde lediglich eine heterozygote unter 56 spontan diploiden Regeneraten festgestellt (CHEN et al. 1983). Bei der Gerste haben FRANZONE et al. (1984) mit Hilfe zweier Letalsysteme (chlorophylldefiziente Mutanten) in Grünbach nachgewiesen, daß die Rate androgenetischer Pflanzen, die auf somatische Zellen oder unreduzierte Mikrosporen zurückgehen mit Sicherheit unter 2% liegt.

Für entsprechende Antherenkulturversuche beim Roggen mit der gleichen Fragestellung wurden in Grünbach  $F_1$ -Spenderpflanzen aus der Kreuzung S. cereale 'Heine's Hellkorn' x S. vavilovii verwendet (FOROUGHI-WEHR et al. 1982b, FRIEDT et al. 1983b). Der Grund für die Auswahl gerade dieses Ausgangsmaterials für die Antherenkulturversuche liegt in den cytologischen Eigenschaften der beiden Eltern. Der Translokationskomplex, der S. cereale und S. vavilovii voneinander unterscheidet, wurde bereits erläutert (Abb. 2); im heterozygoten  $F_1$ -Bastard besitzen sechs Chromosomen homologe Segmente und können damit in der meiotischen Prophase miteinander paaren. Dieser Paarungskomplex kann in der meiotischen ersten Anaphase auf unterschiedliche Weise aufgelöst werden und damit zu 20 denkbaren, verschiedenen gametischen Chromosomenkombinationen führen (Tab. 17). Nur eine davon beinhaltet die drei normalen, nicht translozierten Chromosomen (hier 1 2 3). Eine weitere Kombination enthält die drei translozierten Chromosomen, und nur diese beiden Kombinationen sind chromosomal balanciert und enthalten die gesamte genetische Information. Sie führen zu normalen doppelhaploiden Pflanzen. Alle anderen Gameten sind dupliziert für einzelne Segmente und defizient für andere (Tab. 17). In der meiotischen Metaphase I der aus diesen Gameten entstehenden haploiden Pflanzen können Mehrfachbindungen (Multivalente) beobachtet werden, die durch die partielle Homologie der drei betroffenen Chromosomen verursacht sind (Abb. 8, Tab. 18). Durch Verdopplung dieser Haploiden entstehen Nachkommen, deren Reifeteilungen ebenfalls durch Multivalentbildung gestört sind (Abb. 8, Tab. 17 und 19), vorausgesetzt, daß sie überhaupt lebensfähig sind. Verluste größerer Chromosomenabschnitte können von diploiden Pflanzen wie dem Roggen normalerweise nicht toleriert werden und verursachen daher die Letalität der betroffenen Individuen. Wie die Tabelle 17 zeigt, ist bei nur der Hälfte echter

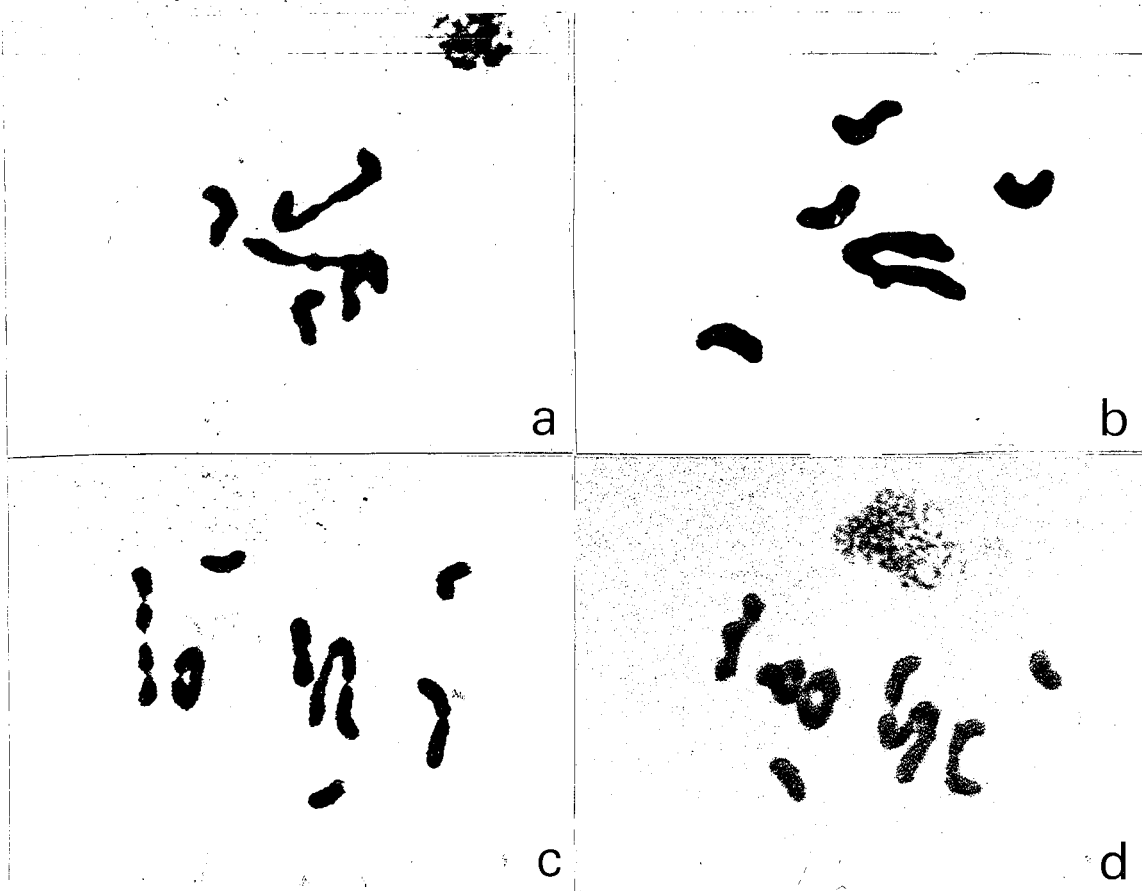


Abb. 8. Chromosomenpaarung in der Metaphase I in Pollenmutterzellen (PMZ) androgenetischer haploider und diploider Pflanzen aus dem Bastard Secale cereale 'H. Hellkorn' x S. vavilovii.- a, b: haploide PMZ mit 3 I + 2 II-Stäben (a) bzw. 4 I + 1 III, c, d: diploide PMZ mit 3 I + 4 II + 1 III (c) bzw. 2 I + 4 II + 1 IV (d).

Tabelle 18

Meiotische Chromosomenpaarung in androgenetischen haploiden Pflanzen ( $2n=x=7$ ) aus der  $F_1$  Secale cereale 'Heines Hellkorn' x S.vavilovii

Linie	Anzahl Zellen	I	II	III	IV	V	§)
			Ring Stab				
R 354	20	6,8	-	0,1	-	-	-
R 359	20	6,6	-	0,2	-	-	-
R 446	400	5,7	0,04	0,5	0,03	-	0,003

§) Chromosomenpaarung: I = ungepaartes Chromosom (Univalent), II-V = Paarung von zwei bis fünf Chromosomen (Bivalent bis Quinquevalent).

Tabelle 19

Meiotische Chromosomenpaarung in spontan entstandenen, diploiden androgenetischen Pflanzen aus dem F<sub>1</sub>-Bastard Secale cereale 'Heine's Hellkorn' x Secale vavilovii, Grünbach 1981

Linie R-	Anzahl Zellen	I §)	Ring	II Stab	III	IV	V	VI	Weitere Beobachtg.
337	30	0,5	5,4	1,6					(4Z:8II,1Z:10II)
340/1	30	0,6	3,8	2,9					
348/1	60	0,4	4,1	2,7					
349/1	60	0,6	4,7	2,0					
351/1	30	0,2	5,7	1,2					
357	30	0,6	4,6	2,1					
371	20	1,0	3,9	2,6					
394	25	1,4	4,0	2,3					
427/11	60		6,7	0,3					
427/12	60	0,8	4,2	2,4					
427/3	50	0,4	5,8	1,0					
434/1	70	0,2	5,4	1,5	0,01				
434/3	120	0,2	4,8	2,0	0,01	0,01			
434/4	150	0,3	5,3	1,5		0,03			
434/5	30	0,6	5,4	1,3					
434/6	30	0,2	5,7	1,2					
447/1	30	1,1	2,8	1,6	0,5	0,3	0,1	0,2	
447/2	30	1,5	2,7	1,4	0,5	0,1	0,1	0,3	
460	80	1,2	3,5	2,9					
469/1	30		6,2	0,8					
483	200	6,2	0,5	2,9	0,2	0,1			
522	30	0,2	4,8	2,1					
524	50	2,0	4,0	2,0					
535/1	30	1,0	4,1	2,4					
535/2	30	0,6	5,0	1,7					
580	10	0,6	3,5	3,2					
604/1	27	0,8	4,6	2,0					
604/2	10	0,4	4,8	2,0					
1036	30	0,2	5,1	1,8					
1232	20	1,6	3,6	2,6					
1311/1	10	1,0	3,4	1,8	0,2	0,5			
1311/2	30	0,9	2,4	2,7	0,4	0,4			
1311/3	30	0,5	3,1	2,4	0,3	0,4			
1348/2	11	4,2	0,8	4,1					
1363/22	30	1,8	4,3	1,8					
1378/1	30	0,8	3,9	2,5		0,1			
1390/11	30	0,8	3,8	2,8					
1390/13	30	0,6	4,1	2,6					
1405	30	0,2	4,5	2,4		0,03			(heteromorphe II)
1411	60	2,0	2,3	3,4	0,05	0,05			
1505/1	30	0,6	3,8	2,9					
1505/2	30	0,6	4,9	1,8					
1590/3	30	0,3	3,4	0,8	0,1	0,1	0,2	0,6	
1596	30		4,1			0,1		0,9	
1721/1	12	0,2	4,3	0,2	0,1	0,4	0,1	0,4	

§) Chromosomenpaarung: I = ungepaartes Chromosom, II = Bivalent, III = Trivalent, IV = Quadrivalent, V = Pentavalent, VI = Sexivalent

doppelhaploider Pflanzen die Bildung eines Sexivalents (VI) möglich, weitgehend unabhängig davon, ob die Verdopplung durch AII-Restitution oder erst in späteren Zellteilungen erfolgt. Dagegen kann in allen androgenetischen diploiden Pflanzen, die auf somatische Zellen zurückgehen, ein Sexivalent gebildet werden. Diese Antherennachkommen sind mit den heterozygoten Spenderpflanzen identisch und daher auch, im Gegensatz zu den beschriebenen Doppelhaploiden, voll lebensfähig. Grundsätzlich gilt das auch für diploide Individuen, die nach AI-Restitution aus unreduzierten Mikrosporen entstehen, obwohl hier gewisse Veränderungen der Chromatidenstruktur aufgrund von Crossover zu erwarten sind.

Die tatsächlichen Paarungsverhältnisse in 45 spontan entstandenen, diploiden Antherenabkömmlingen der  $F_1$  S. cereale x S. vavilovii sind in der Tabelle 19 zusammengestellt. Bei insgesamt 15 Linien ließen sich verschiedene Grade der Multivalentpaarung feststellen (Abb. 8), jedoch kommen nur bei 5 davon somatische Zellen oder unreduzierte Mikrosporen als Ursprung infrage, da nur hier VI-Paarung beobachtet wurde. Auch bei diesen Pflanzen ist jedoch nicht ganz auszuschließen, daß sie auf reduzierte Mikrosporen zurückgehen, wie oben erläutert wurde (Tab. 17). Es darf daher geschlossen werden, daß die Häufigkeit heterozygoter diploider Pflanzen in Antherennachkommenschaften des Roggens etwa 10% oder weniger ausmacht. Einen groben Schätzwert der Häufigkeit diploider Mikrosporen, aus denen spontan diploide androgenetische Pflanzen entstehen, liefert auch die mikroskopische Untersuchung von Pollenmutterzellen (PMZ) der Spenderpflanzen (Abb. 9). Aus den Häufigkeiten verdoppelter PMZ in Metaphase I (Abb. 9 a,b) bzw. fusionierter Kerne in Tetraden (Abb. 9 c-f) errechnen sich etwa 2% verdoppelte, diploide Mikrosporen. Der Großteil spontan diploider androgenetischer Roggenpflanzen stammt demnach aus Duplikationen des haploiden Genoms nach der Meiose, also in der Mikrospore, im Kallus oder in der regenerierten haploiden Pflanze (Abb. 10). Diese Befunde stimmen überein mit Beobachtungen an den Samennachkommenschaften diploider androgenetischer Pflanzen, die nur sehr selten Aufspaltungen erkennen ließen.

Da die wenigen heterozygoten Linien leicht erfaßt und ausgemerzt werden können, stellen sie kein wesentliches Hindernis für die praktische Anwendung der Antherenkulturmethode zur Erstellung von Roggen-Inzuchtlinien dar.

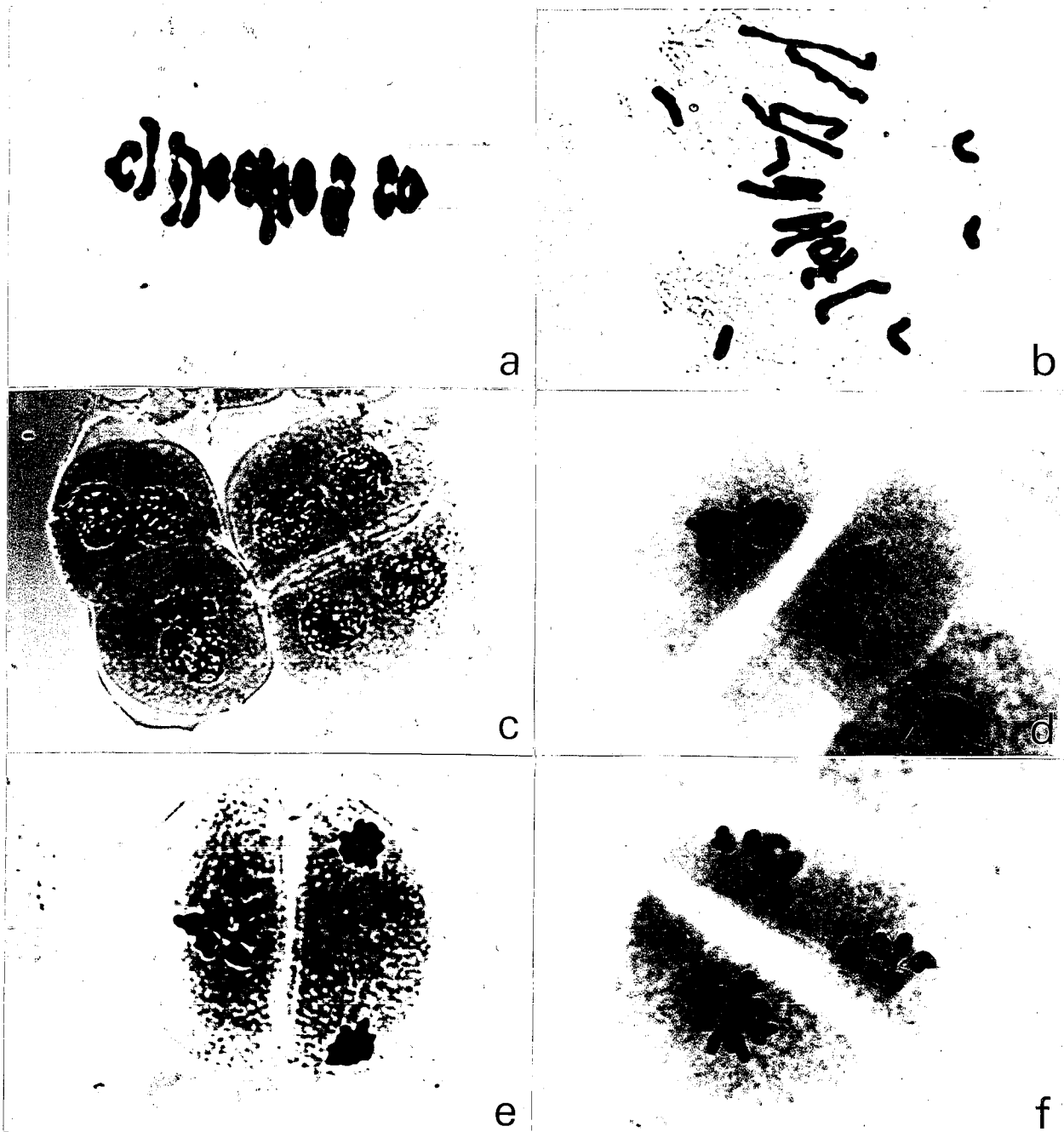


Abb. 9. Cytologische Indizien für die Entstehung diploider Mikrosporen beim Roggen (*Secale cereale*) bzw. dem Artbastard *S. cereale* 'H. Hellkorn' x *S. vavilovii*. a-f: Pollenmutterzellen (PMZ) diploider Pflanzen ( $2n=2x=14$ ), a, b: Metaphase I (14 II bzw. 6 I + 11 II), c-f: AII-Restitution, beginnende (c-d) und fast vollendete Fusion (e-f).

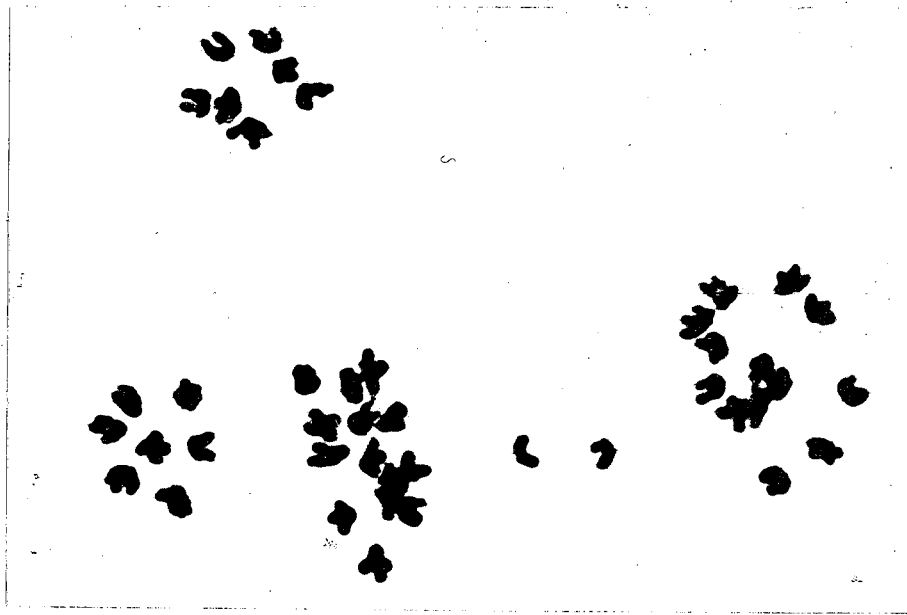


Abb. 10. Spontane Verdopplung der Chromosomenzahl in einer haploiden Roggenpflanze ( $2n=x=7$ ).- Haploide (links, 7:7) und diploide (rechts, 14:13+1) PMZ in Anaphase I der Meiose.

### 3.2.3.3. Agronomische Eigenschaften androgenetischer Roggenlinien

Die Antherenkulturversuche mit  $F_1$ -Spenderpflanzen aus der Kreuzung S. cereale 'Heine's Hellkorn' x S. vavilovii lieferten etwa zwei Drittel spontan diploide, grüne androgenetische Pflanzen (Tab. 16). Die haploiden Pflanzen wurden durch Colchicinbehandlung künstlich verdoppelt (FRIEDT et al. 1983b). Alle doppelhaploiden Linien wurden daraufhin in Gewächshaus- und Feldversuchen hinsichtlich ihrer agronomischen Merkmale geprüft und dabei sowohl mit den Eltern als auch mit konventionell selektierten Inzuchtlinien aus der gleichen Kreuzung verglichen. Während einige Doppelhaploide in morphologischen und agronomischen Merkmalen eher einem der beiden Eltern ähnelten, wich die Mehrzahl deutlich davon ab (FOROUGHI-WEHR et al. 1982b). Hinsichtlich der Merkmale Fertilität (Kornansatz) und Tausendkorngewicht wiesen die meisten von 44 untersuchten Linien neue Merkmalskombinationen auf, es handelt sich dabei demnach um genetische Rekombinanten. Die hohe Häufigkeit rekombinierter Typen ist bemerkenswert, da hier nur eine Chance zur Rekombination in der  $F_1$ -Generation gegeben war. Obwohl diese Linien keiner bewußten Selektion unterzogen worden

waren, befinden sich die besten bezüglich der Selbstfertilität und des Korngewichtes auf dem gleichen Niveau wie positiv selektierte Geschwister-Inzuchtlinien in der  $F_4S_3$ -Generation (FRIEDT et al. 1983b). Sehr ähnliche Ergebnisse wurden für den Kornansatz unter den natürlichen Bedingungen der offenen Blüte ermittelt (Abb. 11). Die grundsätzliche Brauchbarkeit der androgenetischen Haploiden-Methode beim Roggen wurde damit belegt und die Ergebnisse von WENZEL et al. (1977) weitgehend bestätigt.

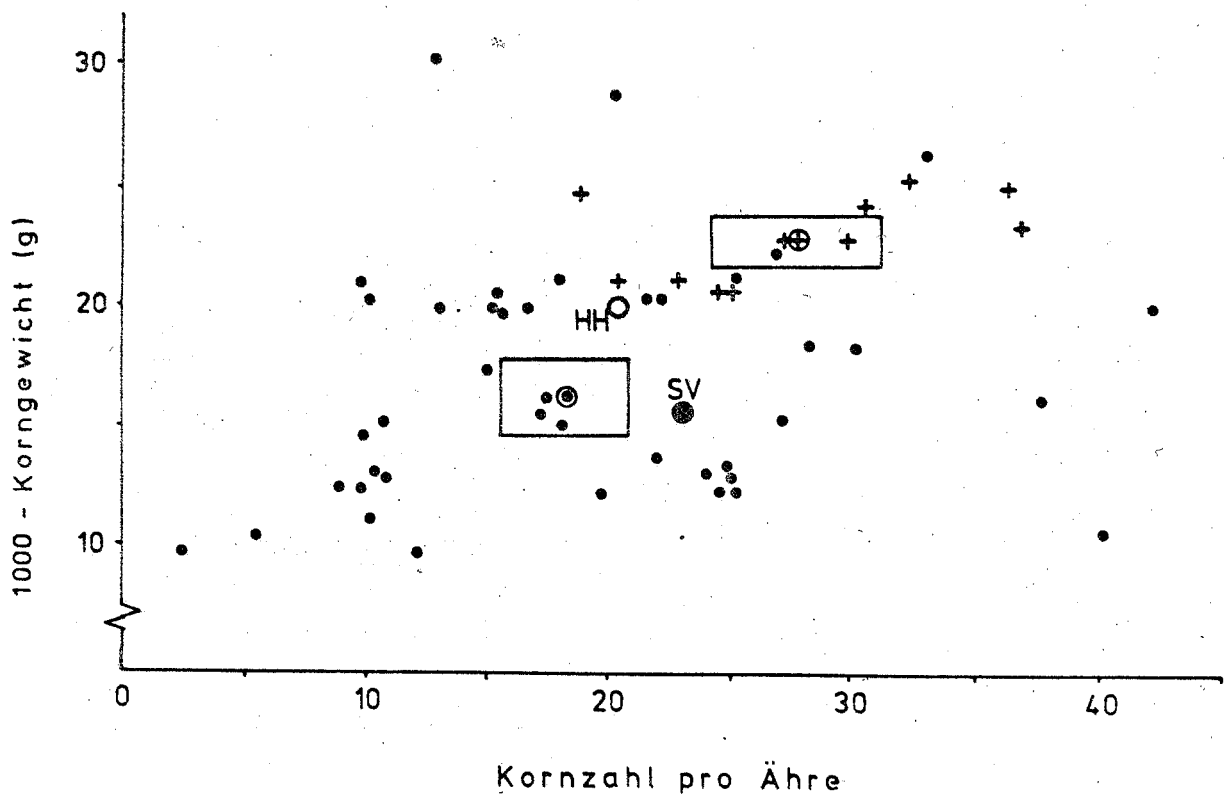


Abb. 11. Fertilität und Tausendkorngewicht von Antherennachkommen (●) aus dem Bastard Secale cereale 'H. Hellkorn'(HH) x S. vavilovii (SV) im Vergleich zu den Eltern und selektierten Linien in  $F_4S_3$  (+); die Rechtecke kennzeichnen den jeweiligen 95% Vertrauensbereich der Mittelwerte der Antherennachkommen (⊙) bzw. der selektierten Linien (⊕).

### 3.2.3.4. Agronomische Leistungsmerkmale doppelhaploider Gerstenlinien aus F<sub>1</sub>-Bastarden

#### 3.2.3.4.1. Ausgangsmaterial und Versuchsmethodik

Als Ausgangsmaterial für die Antherenkultur dienten F<sub>1</sub>-Pflanzen von 53 Sommergerstekreuzungen (Abb. 12), die von der Saatzuchtfirma J. Breun, Herzogenaurach, zur Verfügung gestellt wurden (FOROUGHI-WEHR et al. 1982a). Nach ersten Feld-Prüfungen agronomischer Merkmale in Grünbach in den Jahren 1980 und 1981 (FOROUGHI-WEHR und FRIEDT 1982, FRIEDT und FOROUGHI-WEHR 1980b, 1981, 1983a, FRIEDT et al. 1981) wurden acht Kreuzungen für mehrjährige Prüfungen an den Orten Grünbach, Herzogenaurach und Roggenstein bei Fürstenfeldbruck ausgewählt. Die Auswahl erfolgte (1) aufgrund der Anzahl vorhandener doppelhaploider Stämme (DH) und (2) aufgrund des erwarteten Zuchtwertes der Kreuzungen. Danach fand folgendes Material Verwendung:

Kreuzung 1:	P1 x P2	=	Villame	x	W9738/3204	10 DH + 5 PD
Kreuzung 2:	P3 x P4	=	Sigma	x	W8852/2095	8 DH
Kreuzung 3:	P5 x P6	=	E1388	x	1506c6434	14 DH
Kreuzung 4:	P7 x P8	=	Br.1289/73	x	1506c6434	9 DH
Kreuzung 5:	P9 x P10	=	Trumpf	x	Br.1289/73	5 DH + 5 PD
Kreuzung 6:	P11 x P12	=	Trumpf	x	W9541/2916	2 DH + 2 PD
Kreuzung 7:	P13 x P14	=	2056b124	x	Trumpf	5 DH + 5 PD
Kreuzung 8:	P15 x P16	=	1506c6434	x	1984e224	5 DH + 5 PD

Die DH-Linien der Kreuzungen 1-4, ihre Eltern und die Vergleichssorte 'Aramir' wurden 1982 und 1983 in Grünbach und Roggenstein ausgesät (Parzellengröße: 10 m<sup>2</sup>). Als Versuchsanlage wurde ein 7x7 Dreisatzgitter (3 Wiederholungen) gewählt. Ein Teil des Materials wurde 1983 als 9x9 Dreisatzgitter geprüft (Versuch 1).

Von den Kreuzungen 1, 5, 6, 7 und 8 stellte der Züchter eigene, selektierte F<sub>6</sub>-Linien zur Verfügung, die beginnend in der F<sub>3</sub>-Generation nach einem modifizierten Pedigree-Verfahren (PD) ausgelesen worden waren (Abb. 12). Damit wurde es erstmals möglich, androgenetische doppelhaploide Gerstenlinien mit konventionell selektierten Zuchtlinien zu vergleichen. Die aufgrund der Vorprüfungen besten DH- und PD-Linien wurden für eine gemeinsame Prüfung im Jahre 1983 in Grünbach und Herzogenaurach ausgewählt. Vergleichssorten waren 'Aramir' und 'Aura', die Parzellengröße betrug 10 m<sup>2</sup>, und der Versuch wurde als 8x8 Dreisatzgitter angelegt (Versuch 2). Aufgrund der extremen Trockenheit

1977		Px x Py	53 Kreuzungen 39 Eltern
1978		F <sub>1</sub>	Vermehrung
1979	ANTHERENKULTUR		RAMSCHVERMEHRUNG
	<u>(Grünbach)</u>		<u>(Herzogenaurach)</u>
	A <sub>1</sub>	homogene Linien Gewächshaus	F <sub>2</sub> heterogene Population Feld
1980	A <sub>2</sub>	Doppelhaploide Feld-Vermehrung Beobachtungsparzelle 1 Wiederholg.	F <sub>3</sub> Linien: 1. Auslese Pflanzennachkommen- schaften heterogen
1981	A <sub>3</sub>	Doppelhaploide 1. Leistungsprüfung 3 Wiederholg., 1 Ort	F <sub>4</sub> A-Stämme: 2. Auslese (Eliten) teilw. heterogen
1982	A <sub>4</sub>	Doppelhaploide 2. Leistungsprüfung 3 Wiederholg., 2 Orte	F <sub>5</sub> B-Stämme Beobachtungspartzen 1 Wiederholg.
1983	A <sub>5</sub>	Doppelhaploide 3. Leistungsprüfung 3 Wiederholg., 3 Orte	F <sub>6</sub> B-Stämme 1. Leistungsprüfung 3 Wiederholg., 1-2 Orte
1984	A <sub>6</sub>	Doppelhaploide evtl. offizielle Prüfung	F <sub>7</sub> 1. Hauptprüfung

Abb. 12. Übersicht zur Entwicklung androgenetischer doppelhaploider Sommergerstelinen und ihrer konventionell selektierten Geschwisterlinien.

dieses Jahres konnten lediglich die Ergebnisse des Grünbacher Teilversuches ausgewertet werden.

Die statistische Evaluierung wurde entsprechend den einschlägigen Vorschriften durchgeführt (COCHRAN und COX 1957, WEBER 1980) und die Verrechnungen wurden größtenteils auf einem WANG-2200VS Computer vorgenommen.

### 3.2.3.4.2. Vergleiche Doppelhaploider und ihrer Eltern (Versuch 1)

Die Mittelwerte der Merkmale Mehltau- und Zwergrostbefall, Halmlänge, Korngewicht und Kornertrag sind in den Tabellen 20 a, b zusammengefaßt, während die Ergebnisse der faktoriellen Varianzanalysen der Tabelle 21 zu entnehmen

Tabelle 21

Varianzanalyse Versuch 1 (Modell II): Mittlere Quadratische Abweichungen (MQ)

Variations- ursache	MEHLTAU			ZWERGROST		HALMLÄNGE		KORNGEWICHT		KORNERTRAG	
	—3 Orte, 1 Jahr—			—2 Orte, 2 Jahre, 3 Wiederholungen—							
	FG	MQ	MQ	FG	MQ	MQ	MQ				
<u>Einfachwirkungen</u>											
Jahre (J)	-	-	-	1	25 973,45**	16 042,84**	9 000,53**				
Orte (O)	2	145,99**	113,40**	1	36 678,00**	13,21	4 451,73**				
Genotypen (G)	80	36,28**	18,12**	48	886,29**	75,40**	194,07**				
<u>Wechselwirkungen</u>											
J x O	-	-	-	1	0,17	538,40**	4 774,33**				
J x G	-	-	-	48	81,15**	27,50**	37,06**				
O x G	160	1,94*	2,30**	48	18,37	11,71	434,36**				
J x O x G	-	-	-	48	13,49	14,94**	17,84**				
<u>Fehler</u>	408	1,50	1,28	312	9,02	5,88	4,76				

\*, \*\* gemäß F-Test (WEBER 1980) signifikant bei P=0,05 bzw. P=0,01

sind. Die Variation aller hier dargestellten Merkmale wurde in erheblichem Maße durch den Einfluß der verschiedenen Jahre und, mit Ausnahme des Korngewichtes, auch der unterschiedlichen Prüferte geprägt. Dennoch geht ein nachweisbarer,

Tabelle 20 a

Mittelwerte agronomischer Merkmale doppelhaploider Linien (DH) aus F<sub>1</sub> und ihrer Eltern (P); Orte: Grünbach, Roggenstein; Jahre: 1982, 1983; Versuchsanlage: 7x7 Dreisatzgitter. (Versuch 1)

Eltern bzw. Linien	Mehltau (1-9) <sup>1)</sup>	Zwergrost (1-9)	Halm- länge (cm)	Korn- gewicht (mg)	Korn- ertrag (dt/ha)
<u>Kreuzung 1</u>					
P1 Villame	1,7	4,8	90,2	38,0	49,0
P2 9738/3204	3,4	5,1	67,9	38,6	49,2
P $\bar{x}$	2,6	5,0	79,1	38,3	49,1
DH 1	1,3	5,9	82,7	36,8	45,3**
DH 2	1,4	5,5	67,2	36,9	46,1**
DH 3	1,3	5,5	61,8**	38,8	43,9**
DH 4	1,3	6,6**	71,1	32,6**	42,7**
DH 5	1,5	5,4	85,2	38,8	50,3
DH 6	2,0	6,0	62,8**	36,4	42,5**
DH 7	4,9**	6,0	81,0	39,3	50,2
DH 8	2,0	5,8	83,1	36,9	45,0**
DH 9	1,3	5,9	84,0	37,0	45,4**
DH 10	1,5	6,5**	81,7	42,0**	50,5
DH $\bar{x}$	1,9*	5,9*	76,1	37,5	46,2
<u>Kreuzung 2</u>					
P3 Sigma	6,2	5,0	82,5	39,9	50,0
P4 8852/2095	4,4	5,6	74,5	37,0	52,1
P $\bar{x}$	5,3	5,3	78,5	38,5	51,1
DH 1	6,2	5,4	82,1	38,4	49,8
DH 2	6,3	6,1	80,9	36,1	46,7**
DH 3	5,3	7,7**	73,0	38,2	49,8
DH 4	3,3*	4,9	84,2	39,3	52,0
DH 5	3,4	5,0	82,5	37,9	47,1**
DH 6	5,4	6,3	77,7	40,4	52,7
DH 7	6,2	5,3	81,0	40,4	50,8
DH 8	3,4	7,3**	81,8	39,4	47,7**
DH $\bar{x}$	4,9	6,0*	80,4	38,8	49,6
GD 5%/1% <sup>2)</sup>	1,1/1,5	1,0/1,4	2,4/3,2	2,0/2,6	1,8/2,3
LSD 5%	0,7	0,6	4,4	3,6	3,2

1) 1 = kein Befall, 9 = sehr starker Befall

2) Grenzdifferenz für Vergleiche zweier Mittelwerte (t-Test): \*, \*\* bei P=0,05 bzw. P=0,01 signifikant außerhalb der Variation der beiden Eltern

3) Kleinste gesicherte Differenz für den Vergleich von DH- und Elternmittel (Tukey-Test): \* das DH-Mittel ist vom Elternmittel signifikant verschieden (P=0,05).

Tabelle 20 b

Mittelwerte agronomischer Merkmale doppelhaploider Linien (DH) aus F<sub>1</sub> und ihrer Eltern (P); Orte: Grünbach, Roggenstein; Jahre: 1982, 1983; Versuchsanlage: 7x7 Dreisatzgitter. (Versuch 1)

Eltern bzw. Linien	Mehltau (1-9) <sup>1)</sup>	Zwerg- rost (1-9)	Halm- länge (cm)	Korn- gewicht (mg)	Korn- ertrag (dt/ha)
<b>Kreuzung 3</b>					
P5 E 1388	1,6	2,7	94,5	38,8	39,8
P6 1506c6434	4,1	5,8	78,9	42,3	53,0
P $\bar{x}$	2,9	4,3	86,7	40,6	46,4
DH 1	5,7**	2,7	81,0	42,9	45,8
DH 2	3,0	2,4	82,1	39,0	44,4
DH 3	6,1**	5,4	94,4	40,4	45,5
DH 4	1,4	2,0	80,6	38,9	41,8
DH 5	2,3	3,6	86,8	42,9	46,1
DH 6	1,9	6,6	83,7	39,8	43,9
DH 7	1,8	6,1	82,7	40,2	44,3
DH 8	1,7	4,8	89,8	38,9	50,3
DH 9	6,7**	2,1	85,3	39,8	38,9
DH 10	1,8	2,1	83,7	40,3	47,7
DH 11	2,4	2,4	88,5	40,4	46,9
DH 12	2,1	4,0	84,7	35,1**	40,1
DH 13	2,0	3,6	85,8	35,5**	39,0
DH 14	2,4	2,5	81,4	38,3	42,4
DH $\bar{x}$	3,0	3,6*	85,0	39,5	44,1
<b>Kreuzung 4</b>					
P7 1289/73	3,2	6,7	87,5	37,7	45,9
P8 1506c6434	4,1	5,8	78,9	42,3	53,0
P $\bar{x}$	3,7	6,3	83,2	40,0	49,5
DH 1	4,9	6,6	71,1**	35,8	46,8
DH 2	7,7**	5,8	67,8**	34,0**	43,1**
DH 3	6,4**	6,5	82,6	37,6	45,4
DH 4	2,8	4,5*	80,8	40,0	49,1
DH 5	1,9*	5,2	73,8**	33,7**	45,3
DH 6	3,4	6,0	87,5	41,4	54,5
DH 7	2,4	6,1	58,4**	33,1**	42,2**
DH 8	3,1	8,1**	61,5**	34,4**	40,2**
DH 9	3,6	6,3	62,4**	34,9**	44,0**
DH $\bar{x}$	4,0	6,1	71,8*	36,1*	45,6*
GD 5%/1% <sup>2)</sup>	1,1/1,5	1,0/1,4	2,4/3,2	2,0/2,6	1,8/2,3
LSD 5% <sup>3)</sup>	0,7	0,6	4,4	3,6	3,2

<sup>1)2)3)</sup> wie in Tabelle 20 a

gesicherter Teil der Variation auf Unterschiede zwischen den geprüften Sorten und Linien zurück. Darüberhinaus lassen sich bei den verschiedenen Merkmalen unterschiedliche Anteile der Varianz auf die verschiedenen Wechselwirkungen zurückführen. Insbesondere beim Kornertrag, dem Merkmal mit der ausgeprägtesten quantitativen Vererbung, zeigt sich, daß die geprüften Muster auf die Orte und Jahre unterschiedlich reagieren.

Aufgrund der signifikanten Varianzen zwischen DH-Linien und Eltern (Genotypen) ist es formalstatistisch zulässig, Mittelwertvergleiche anzustellen. Als wesentliches Ergebnis ist dabei festzustellen, daß die Mittelwerte der quantitativ vererbten Merkmale Halmlänge, Korngewicht und Kornertrag der DH-Linien ( $DH \bar{x}$ ) aus den Kreuzungen 1-3 von den jeweiligen Elternmittelwerten ( $P \bar{x}$ ) nicht signifikant abweichen. Lediglich bei der Kreuzung 4 sind in allen drei Merkmalen signifikante Abweichungen feststellbar, wobei die DH-Linien kürzer im Wuchs und daher auch weniger leistungsfähig sind (Tab. 20 a,b). Hinsichtlich der Krankheitsmerkmale weichen die DH-Mittel der Kreuzungen 1-3 signifikant aber nicht erheblich vom jeweiligen Elternmittel ab.

Die Gegenüberstellung einzelner Doppelhaploider mit dem jeweils "niedrigeren" oder "höheren" Elter ergibt dagegen häufiger signifikante Unterschiede, da in diesen Fällen die kleinsten gesicherten Differenzen (Grenzdifferenzen) kleiner sind. Dabei liegen die DH-Werte für den Kornertrag und das Korngewicht (neben Bestandesdichte und Kornzahl pro Ähre eine der primären Ertragskomponenten) mit einer Ausnahme immer unter dem jeweiligen niedrigeren Elternwert (Abb. 13). Es sind jedoch deutliche Unterschiede zwischen den Kreuzungen in der Häufigkeit abweichender Linien festzustellen. Aus Kreuzung 1, der Kombination zweier relativ ertragreicher Eltern, wurden 10 androgenetische DH-Linien regeneriert, von denen 7 dem schwächeren Elter ertraglich noch unterlegen sind. Kreuzung 2, die Kombination zweier hocheertragreicher Eltern, brachte 8 DH-Linien hervor, von denen lediglich 3 dem schwächeren Elter unterlegen sind (Tab. 20 a, Abb. 13). Die Kreuzung 3 entstand aus der Bastardierung eines Hochleistungselters mit einem leistungsschwachen Resistenzelter, und es ist bemerkenswert, daß keiner der 14 Doppelhaploiden dem letztgenannten Elter ertraglich unterlegen ist. Anders verhält es sich bei Kreuzung 4, in der ebenfalls ein leistungsschwächerer mit dem leistungsstärkeren Elter von Kreuzung 3 kombiniert ist. In diesem Fall sind 3 der 9 DH-Linien dem schwächeren Elter noch unterlegen (Abb. 13). Die Einzelergebnisse der Tabelle 20 b machen jedoch deutlich, daß diese erheblichen Ertragsabfälle ihre Ursache in der drastischen Reduktion der Wuchshöhe bei den betreffenden DH-Linien haben. Sie steht in unmittelbarem Zusammenhang

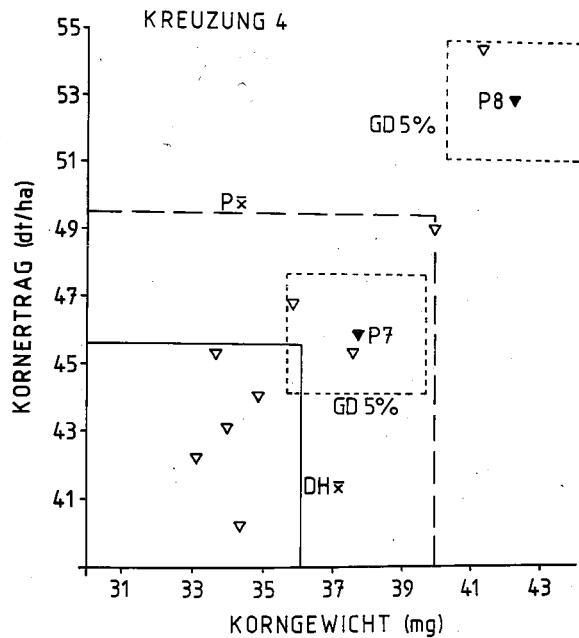
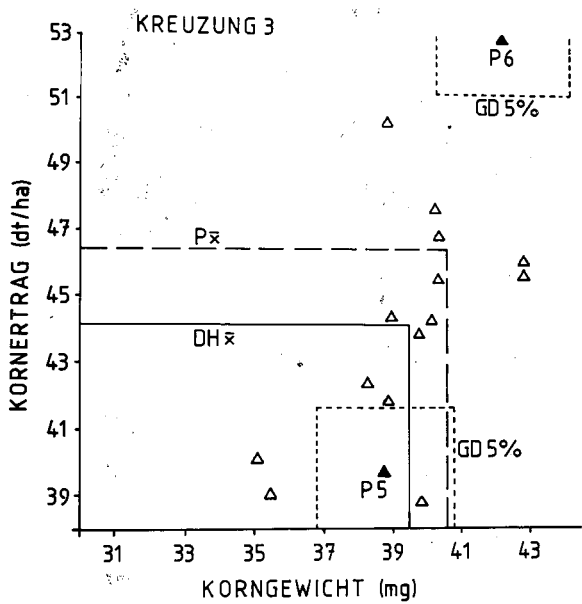
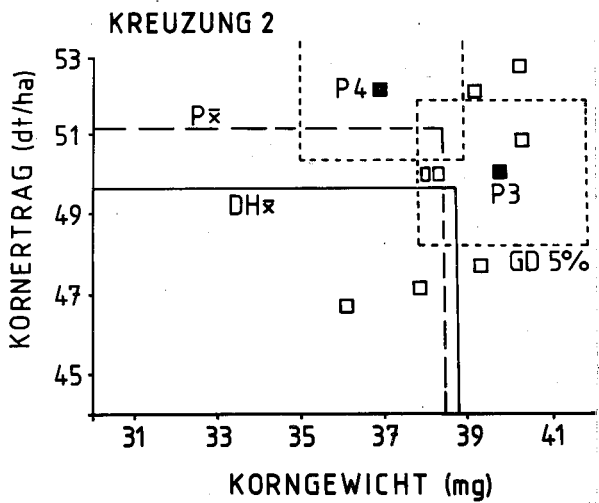
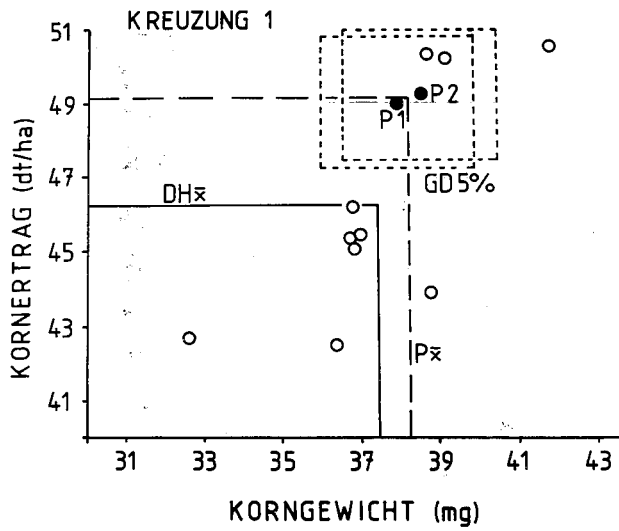


Abb. 13. Kornertrag und Korngewicht von androgenetischen doppelhaploiden Linien (DH) aus den Kreuzungen 1-4 im Vergleich zu den Eltern (P);  $P \bar{x}$  = Elternmittel,  $DH \bar{x}$  = Mittel der Doppelhaploiden, GD5% = Grenzdifferenz 5% (kleinste statistisch gesicherte Differenz).

mit dem stark verringerten Korngewicht als einer der drei Komponenten des Flächenertrages. Die Ursache der geringeren Leistungsfähigkeit der Kurzstrolinien liegt in dem analog zum sproß reduzierten Wurzelsystem und der dadurch beeinträchtigten Nährstoffaufnahme der Pflanzen. Die Ergebnisse der Kreuzung 4 stellen somit eine Ausnahme dar und lassen sich nicht verallgemeinern.

Eine Reihe von DH-Linien ist dem jeweils besseren Elter im Kornertrag ebenbürtig oder überlegen. In Kreuzung 1 sind 3 und in Kreuzung 4 eine DH-Linie ertragreicher (nicht signifikant) als der ertragshöhere Elter, während in Kreuzung 2 zwei Linien dem besseren Elter (P4) mindestens ebenbürtig sind. Dagegen erreicht keine der Linien von Kreuzung 3 den ertragreicheren Elter P6 (Abb. 13). Die Ergebnisse lassen folgende allgemeinen Zusammenhänge erkennen: vergleichsweise überlegene DH-Linien entstehen, wenn zwei hochertragreiche Eltern miteinander gekreuzt werden (Kreuzung 2). Dagegen entstehen aus der Kombination zweier relativ ertragreichen Eltern neben positiven auch zahlreiche negative DH-Linien (Kreuzung 1). Schließlich finden sich in den DH-Populationen aus Kreuzungen eines ertragreichen mit einem schwachen Elter überwiegend intermediäre oder ertragsschwächere Linien (Kreuzungen 3 und 4, Abb.13 und 14).

Zusammenfassend ist festzustellen, daß unter 41 DH-Linien aus 4 Kreuzungen sieben, d.h. 17%, dem jeweils besseren Elter ertraglich ebenbürtig sind. Insgesamt 9, d.s. 22% übertreffen das jeweilige Elternmittel im Kornertrag, während 11 DH-Linien (27%) ein höheres Korngewicht als das Elternmittel aufweisen. Schließlich kombinieren 6 Linien (15%) im Vergleich zum Mittel der Eltern ein verbessertes Korngewicht mit einem erhöhten Kornertrag. Die Tatsache, daß keine der geprüften DH-Linien dem jeweils besseren Elter ertraglich signifikant überlegen ist, kann auf die relativ kleine Stichprobe zurückgeführt werden.

Unter der Voraussetzung, daß keine Selektion stattfindet und daß Kopplungsgleichgewicht herrscht, sind die theoretisch erwarteten Mittelwerte doppelhaploider Kreuzungsnachkommenschaften identisch mit dem Elternmittel. Sobald Kopplungsungleichgewicht ("linkage disequilibrium") und nicht-allelische Wechselwirkungen (Epistasie) vorliegen, sind Abweichungen zwischen diesen beiden Mittelwerten zu erwarten. Die Abweichungen sind positiv, wenn die Kopplungsphase überwiegt, und sie sind negativ bei einem Nettoübergewicht der Repulsionsphase. Für  $F_1$ -Doppelhaploide ergeben sich folgende theoretischen Erwartungswerte (JINKS und POONI 1981):

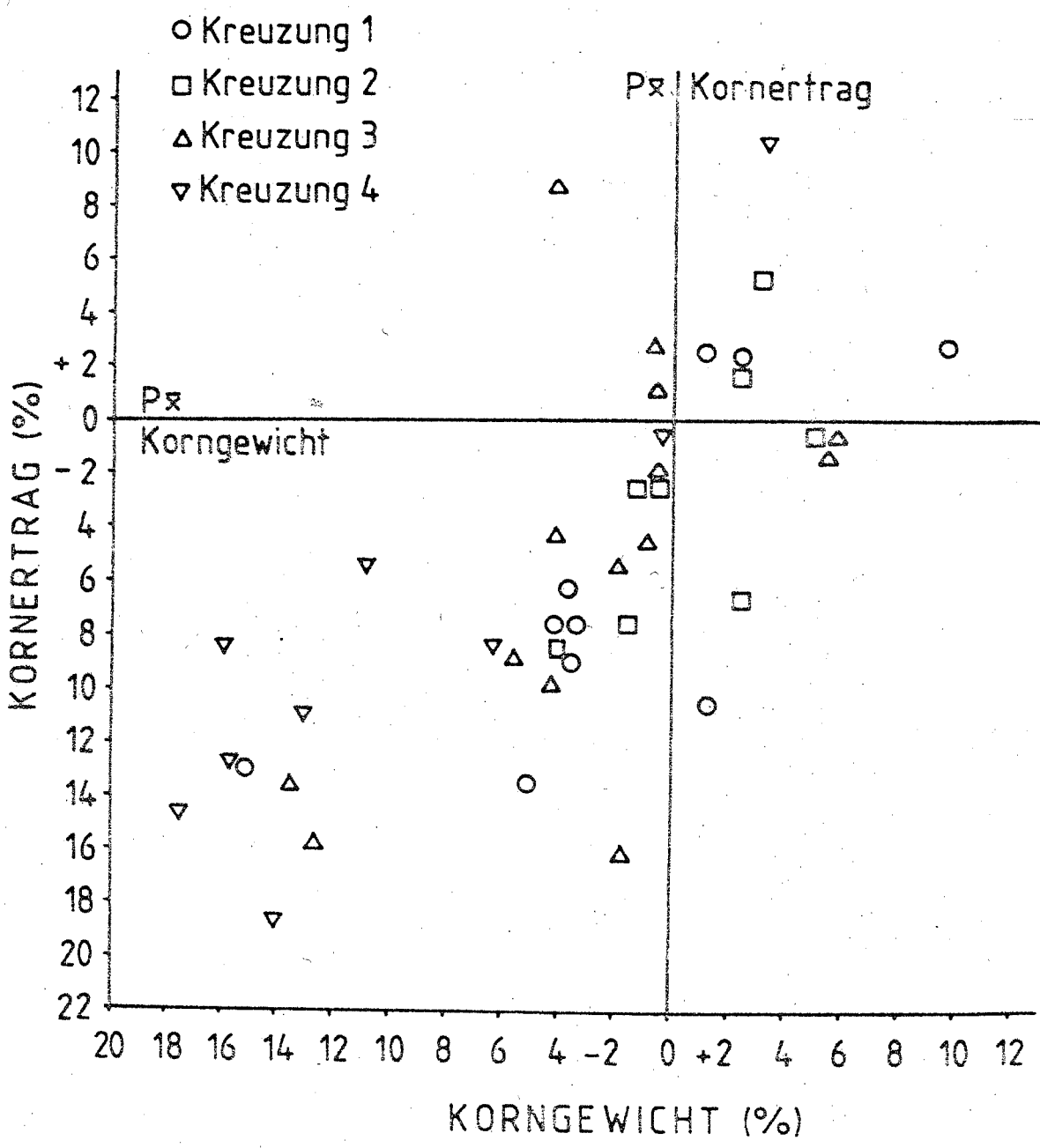


Abb. 14. Relative Leistung der Doppelhaploiden aus den Kreuzungen 1-4 im Vergleich zum jeweiligen Elternmittel ( $P\bar{x}$ ), das gleich 0 gesetzt ist.

- (1) Netto-Kopplungsphase:  $DH\text{-Mittel} = P\text{-Mittel} + \sum (1-2p)i$   
(2) Netto-Repulsionsphase:  $DH\text{-Mittel} = P\text{-Mittel} - \sum (1-2p)i$ ,

wobei  $p$  die Rekombinationsrate zwischen zwei betreffenden Loci angibt und  $i$  den homozygot x homozygot Epistasie-Effekt zwischen Paaren gekoppelter Loci kennzeichnet. Neben dem Ausmaß des Kopplungsungleichgewichtes bestimmen demnach der Grad der Kopplung (d.h. die Höhe der Rekombinationsrate) und der epistatischen Effekte die Größenordnung der Abweichungen nach beiden Seiten. Darüberhinaus spielt die Art der Epistasie, d.h. komplementär ("complementary") oder doppelt ("duplicate") eine Rolle (RIGGS und SNAPE 1977, SNAPE und SIMPSON 1981).

Die hier berichteten Ergebnisse (Tab. 20, Abb. 13, 14) deuten für den Kornertrag das Vorliegen von Kopplungsungleichgewicht mit gekoppelten epistatischen Effekten an, wenn man die Größenordnung der Abweichungen zwischen DH- und Elternmittel berücksichtigt. Dagegen scheinen solche Effekte beim Korngewicht keine wesentliche Rolle zu spielen, oder entgegengesetzte Effekte heben sich auf. Die Ergebnisse der Kreuzung 4 nehmen wie erwähnt eine Sonderstellung ein; wenn man den geschilderten theoretischen Erklärungsversuchen folgt, so liegen hier vermutlich eng in Repulsionsphase gekoppelte Loci mit epistatischen Effekten vor.

#### 3.2.3.4.3. Vergleiche Doppelhaploider mit konventionell selektierten Linien (Versuch 2)

Die Tabelle 22 gibt eine Übersicht der Ergebnisse des Feldversuchs 1983 in Grünbach. Die relativen Leistungen der DH- und PD-Kreuzungsnachkommenschaften fallen für jede Kreuzung unterschiedlich aus. Auch hier zeigt sich die Tendenz von Versuch 1, daß aus Kreuzungen ertraglich schwächerer Linien ebenfalls schwächere DH-Linien entstehen (siehe Kreuzung 1 und 5). Umgekehrt werden aus Kreuzungen hoch oder sehr hoch ertragreicher Eltern genauso ertragreiche oder noch überlegene DH-Linien regeneriert (Kreuzung 6 und 7). In der letztgenannten Situation fällt der Vergleich der DH- mit den PD-Linien eher zugunsten der Doppelhaploiden aus, während im erstgenannten Fall die Stammbaum-Auslese deutlich überlegene Linien (PD) hervorgebracht hat. Die extremen Witterungsverhältnisse des Versuchsjahres 1983 mit langanhaltender Trockenheit verursachten - vor allem bei den ertragsschwächeren Linien - eine Reduktion der Anzahl ährentragender Halme. Da weniger Ähren besser ausgebildete Körner haben, ist es

Tabelle 22 a

Mittelwerte agronomischer Merkmale ausgewählter doppelhaploider Linien (DH) im Vergleich zu positiv selektierten Linien (PD) und den Eltern (P); Grünbach 1983. (Versuch 2)

Eltern bzw. Linien	Mehltau (1-9) <sup>1)</sup>	Zwergrost (1-9)	Halm- länge (1-9)	Korn- gewicht (mg)	Korn- ertrag (dt/ha)
<u>Kreuzung 1</u>					
P1 Villame	1,0	5,0	7,7	31,0	45,8
P2 9738/3204	3,3	6,7	3,7	33,8	44,3
P $\bar{x}$	2,2	5,9	5,7	32,4	45,1
DH min.	1,0	5,3	<u>3,0</u> <sup>2)</sup>	28,7	<u>35,2</u> **
DH max.	7,7**	6,3	6,0	43,6**	50,2**
DH $\bar{x}$ (n=5)	2,6	5,6	<u>4,5</u>	<u>33,2</u>	<u>42,4</u>
PD min.	1,3	4,0	5,3	26,7**	44,0
PD max.	6,3**	7,7	7,7	32,3	51,1**
PD $\bar{x}$ (n=5)	4,0	6,1	6,4	29,0	47,9
<u>Kreuzung 5</u>					
P 9 Trumpf	2,0	5,3	4,0	29,9	47,6
P10 1289/73	3,7	7,7	8,0	34,2	39,4
P $\bar{x}$	2,9	6,5	6,0	32,1	43,5
DH min.	1,3	6,0	3,7	30,7	<u>38,6</u>
DH max.	3,7	8,7	<u>5,3</u>	<u>36,2</u>	<u>41,9</u>
DH $\bar{x}$ (n=5)	2,3	7,6	<u>4,2</u>	<u>34,6</u>	<u>39,9</u>
PD min.	1,0	5,7	3,0	29,6	45,7**
PD max.	2,7	7,7	4,3	33,4	52,3**
PD $\bar{x}$ (n=5)	1,8	6,6	3,9	30,7	48,2
<u>Kreuzung 6</u>					
P11 Trumpf	2,0	5,3	4,0	29,9	47,6
P12 9541/2916	7,3	8,0	4,7	26,3	49,4
P $\bar{x}$	4,7	6,7	4,4	28,1	48,5
DH min.	2,0	6,0	<u>3,0</u> *	<u>27,0</u> *	<u>51,1</u> **
DH max.	2,0	<u>7,7</u>	<u>6,0</u> *	<u>31,5</u>	<u>54,0</u> **
DH $\bar{x}$ (n=2)	2,0	<u>6,9</u>	<u>4,5</u>	<u>29,3</u>	<u>52,6</u>
PD min.	2,7	5,0	4,0	31,2	46,9
PD max.	3,3	6,0	4,0	32,3	49,6
PD $\bar{x}$ (n=2)	3,0	5,5	4,0	31,8	48,3

1)2) wie in Tabelle 22 b

Tabelle 22 b

Mittelwerte agronomischer Merkmale ausgewählter doppelhaploider Linien (DH) im Vergleich zu positiv selektierten Linien (PD) und den Eltern (P); Grünbach 1983. (Versuch 2)

Eltern bzw. Linien	Mehltau (1-9) <sup>1)</sup>	Zwerg- rost (1-9)	Halm- länge (1-9)	Korn- gewicht (mg)	Korn- ertrag (dt/ha)
<u>Kreuzung 7</u>					
P14 Trumpf	2,0	5,3	4,0	29,9	47,6
P13 2056b124	2,7	2,0	6,3	24,7	56,9
P $\bar{x}$	2,4	3,7	5,2	27,3	52,2
DH min.	3,0	4,3	3,0*	26,3	45,2*
DH max.	4,3	6,7	7,0	28,7	50,4
DH $\bar{x}$ (n=5)	3,5	5,5	5,1	27,3	48,5
PD min.	<u>1,0</u>	<u>1,7</u>	3,3	25,6	44,6**
PD max.	<u>2,7</u>	<u>2,3</u>	7,3*	<u>31,3</u>	<u>53,4</u>
PD $\bar{x}$ (n=5)	<u>1,6</u>	<u>1,9</u>	5,3	<u>27,6</u>	<u>50,4</u>
<u>Kreuzung 8</u>					
P15 1505c6434	4,7	5,0	5,0	26,2	51,6
P16 1984e224	1,0	2,0	6,3	24,9	55,9
P $\bar{x}$	2,9	3,5	5,7	26,6	53,7
DH min.	1,0	2,0	4,3	22,6	48,4**
DH max.	<u>1,0</u>	7,3**	6,0	<u>27,3</u>	60,4**
DH $\bar{x}$ (n=5)	<u>1,0</u>	3,9	5,5	<u>24,5</u>	55,0
PD min.	1,0	2,0	4,3	22,9	49,7
PD max.	5,0	6,7*	6,3	30,4**	60,1**
PD $\bar{x}$ (n=5)	2,8	3,6	5,2	25,5	54,1
GD 5% (t-Test)	1,7	1,7	0,8	2,5	2,0

1) 1=sehr geringe, 9=sehr starke Merkmalsausprägung

2) unterstrichene DH-Werte kennzeichnen signifikante Abweichungen (P=0,05) von den entsprechenden PD-Werten; \*, \*\* bei P=0,05 bzw. P=0,01 signifikant vom niedrigeren bzw. höheren Elter abweichend (über die Variation der Eltern hinausgehende Werte).

nicht überraschend, daß gerade die ertragsschwächeren Typen ein erhöhtes Korngewicht aufweisen (Tab. 22, Abb. 15). Anders formuliert lassen sich die Ergebnisse so interpretieren, daß durchschnittlich leistungsfähigere Sorten oder Linien auf extreme Verhältnisse weniger stark reagieren, z.B. mit einer Reduktion der Ährenzahl (Bestandesdichte). Infolgedessen bewegt sich auch das Korngewicht der besten DH-Linien etwa im Bereich der elterlichen Werte (vgl. Kreuzung 8, Abb. 15)). Zusammenfassend läßt sich aus den Ergebnissen ableiten, daß die Kombinationszüchtung mit aktuellen, adaptierten Sorten oder Zuchtstämmen auf hohem Ertragsniveau mit Hilfe eines Haploid-Schritt zu vergleichbaren Ergebnissen führt wie die Pedigree-Selektion (Kreuzung 6, 7 und 8, Tab. 22 und Abb. 15). Dagegen scheint die in  $F_1$  einsetzende Haploiden-Methode bei relativ "weiten" Kreuzungen, die also relativ unadaptiertes (extensives) Material einschließen (z.B. P10 in Kreuzung 5) weniger geeignet für die Züchtung hocheertragreichen Materials zu sein. In diesem Fall sind bessere Resultate mit einem Haploid-Schritt in  $F_2$  oder  $F_3$  zu erwarten.

Diese Befunde zeigen gute Übereinstimmung mit den zahlreichen Ergebnissen, die in Kanada mit  $F_1$ -Doppelhaploiden über die Bulbosum-Methode gewonnen wurden. Für eine Reihe von Kreuzungen erwiesen sich dort die DH-Linien als im wesentlichen ebenso leistungsfähig wie parallel über die Pedigree-, Ramsch- oder Einkornramsch-Methode gezüchtete Linien (REINBERGS et al. 1976, PARK et al. 1976, SONG et al. 1978, TURCOTTE et al. 1980).

#### 3.2.3.4.4. Zur Frage der in vitro Selektion

Die Frage einer gametophytischen Selektion im Verlauf der Androgenese, die möglicherweise nicht gleichgerichtet ist mit den Zuchtzielen, wird bis heute lebhaft diskutiert. Bei verschiedenem Ausgangsmaterial werden diesbezüglich gelegentlich unterschiedliche Ergebnisse erzielt. So verglichen SCHNELL et al. (1980) androgenetische Doppelhaploide aus  $F_1$  einer Rauchtobak-Kreuzung ("flue-cured" Nicotiana tabacum L.) mit  $F_8$ -Linien, die über die Einkornramsch-Methode ("Single Seed Descent", SSD) erstellt worden waren. Dabei wiesen die Doppelhaploiden deutlich ungünstigere agronomische Merkmale als die SSD-Linien auf, wie z.B. geringeren Blattertrag und niedrigeren Alkaloid-Gehalt. Im Gegensatz dazu stehen die Befunde von DEATON et al. (1982), die für die verschiedensten agronomischen Merkmale keine Unterschiede zwischen DH-Linien aus 7 Tabaksorten ("Burley", Nicotiana tabacum) und den Sorten selbst feststellen konnten.

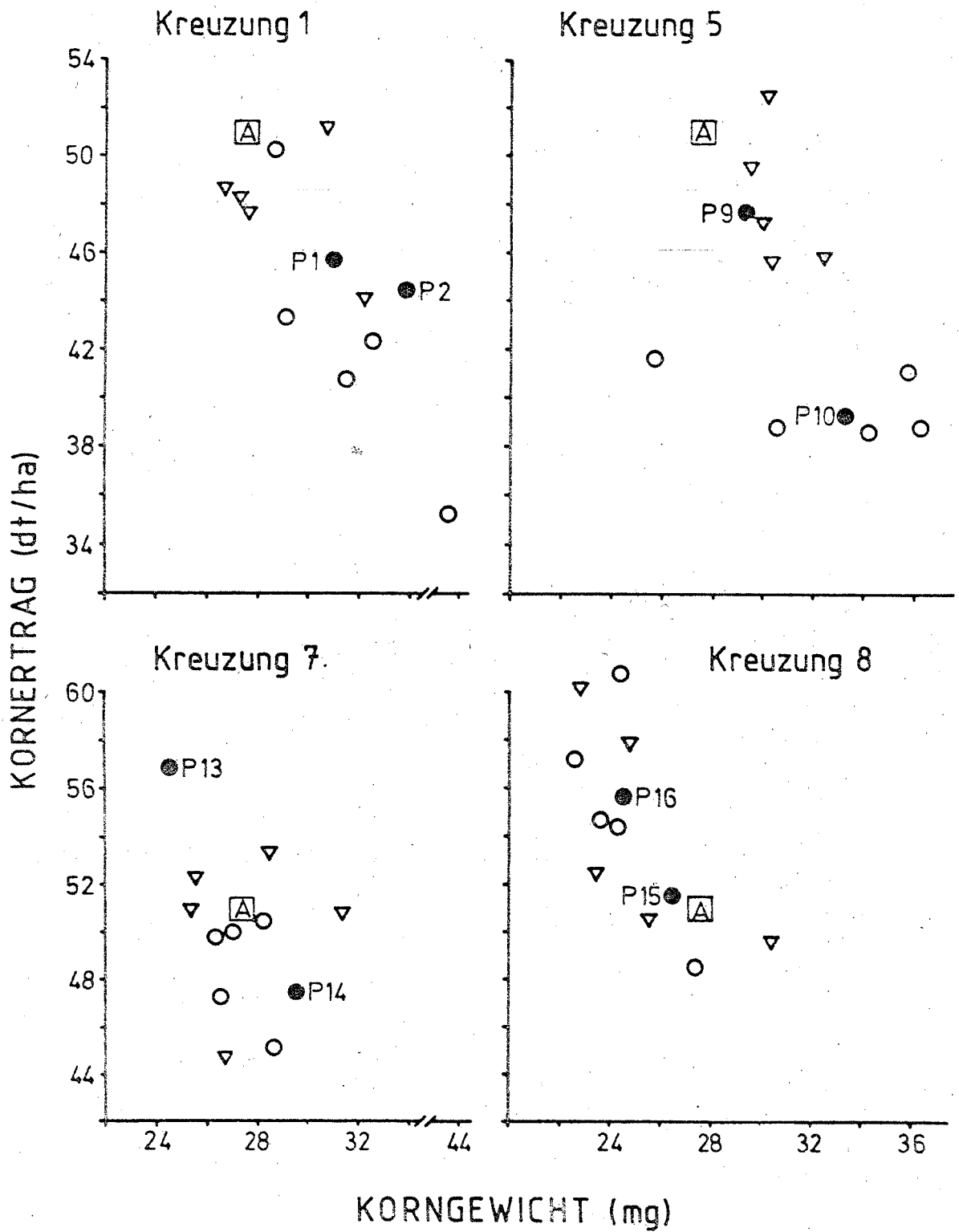


Abb. 15. Kornertrag und Korngewicht doppelhaploider Linien (o) der Kreuzungen 1, 5, 7 und 8 im Vergleich zu selektierten Pedigree-Linien (Dreiecke) und den Eltern (Versuch 2, A = Standardsorte 'Aramir').

Solche direkten Vergleiche von androgenetischen DH- und konventionell erzeugten Populationen liegen beim Getreide bisher noch nicht vor, sie sind mit dem beschriebenen Sommergerste Material in Grünbach für die nächste Zukunft vorgesehen. Eine Reihe von Untersuchungen verschiedener Merkmale von doppelhaploiden Kreuzungspopulationen der Gerste, die über die "Bulbosum-Methode" erstellt worden waren, deuten aber an, daß es sich dabei um Nachkommen zufällig ausgewählter Gameten handelt (PARK et al. 1976, PICKERING 1980). Auf besonders anschauliche Weise haben CHOO et al. (1982) bei zwei Gerstenkreuzungen an Hand der quantitativen Merkmale Halmlänge, Reifezeit und Kornertrag gezeigt, daß die homozygoten Populationen, die über Kreuzungen mit Hordeum bulbosum hergestellt wurden mit solchen, die durch SSD erzeugt wurden völlig identisch sind. Auch für androgenetische Doppelhaploide lassen eine Reihe von Untersuchungen qualitativer, monogenisch vererbter Merkmale keine gerichtete Auswahl einer bestimmten Klasse von Mikrosporen erkennen. In den schon erwähnten Arbeiten von CHEN et al. (1982, 1983) wurden F<sub>1</sub>-Pflanzen als Antherenspender verwendet, die in bezug auf jeweils ein oder zwei rezessive Markierungsgene heterozygot waren. Erwartungsgemäß wiesen 50% der androgenetischen Doppelhaploiden aus den monohybriden Bastarden das Markergen auf und 50% nicht. Auch im dihybriden Fall wurden die erwarteten Häufigkeiten in den 4 Phänotypenklassen mit jeweils 25% wiedergefunden. Vergleichbare Resultate berichtete JUNZHI (1983) beim Weizen (Triticum aestivum); ein dominantes Gen für rote Samenfarbe verursachte in der F<sub>2</sub> ein klares Spaltungsverhältnis von 3 rotsamigen zu 1 weißsamigen Pflanzen, während die vergleichbare DH-Population jeweils zur Hälfte rot- bzw. weißsamige Individuen enthielt. In diesen Fällen wurden demnach aus genetisch verschiedenen Mikrosporen mit gleicher Wahrscheinlichkeit androgenetische Pflanzen regeneriert.

Die in den eigenen Experimenten auch untersuchte Kreuzung 7 stellt eine Kombination der gelbrostresistenten Sorte 'Trumpf' mit dem braunrostresistenten Stamm '2056b124' dar. Dieser Zuchtstamm enthält das Resistenzgen Pa 3 von <Rika x (Baladi x Rika)> (PARLEVIET 1976). Unter den 11 regenerierten DH-Linien sind 5 gelbrostresistent und zwergrostanfällig wie 'Trumpf' und 3 zwergrostresistent und gelbrostanfällig wie '2056b124'. Daneben finden sich 3 neukombinierte Linien, von denen eine anfällig gegen beide Krankheiten ist, während die beiden anderen sowohl gegen Gelbrost als auch gegen Braunrost resistent sind (Abb. 16). Unter der Annahme unabhängiger Vererbung der beiden Resistenzen wären theoretisch für jeden der 4 Phänotypen 2,75 Individuen zu erwarten; Elterntypen und Rekombinanten sollten in gleichen Häufigkeiten von jeweils

5,5 Nachkommen vorkommen. Die tatsächlichen Zahlen (5:3:1:2) weichen davon ab, wobei die untersuchte Stichprobe jedoch für eine sichere Aussage zu klein ist. Immerhin entspricht die Häufigkeit rekombinierter, doppelt resistenter Linien etwa der Erwartung (2 vs. 2,75). Damit werden die vorher beschriebenen theoretischen Vorteile, insbesondere die verbesserte Selektionseffizienz der Haploiden-Methode auch praktisch bestätigt.

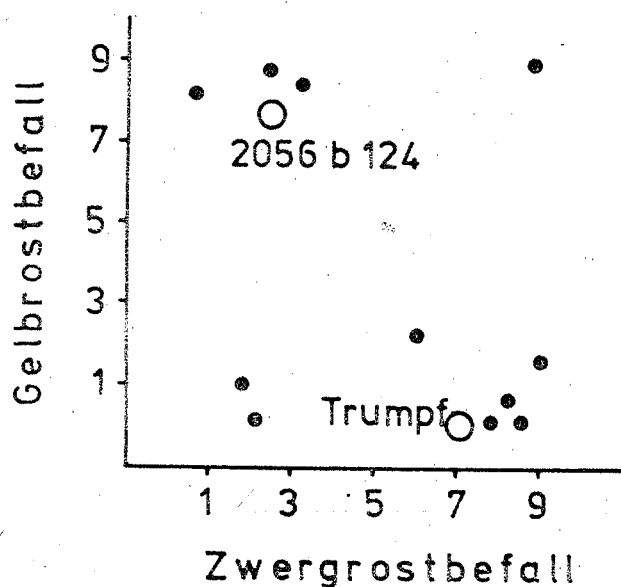


Abb. 16.

Reaktion auf Gelb- und Zwergrostbefall von DH-Linien (●) aus Kreuzung 7 im Vergleich zu den Eltern (○); Befallsgrad 1-9: 1 = befallsfrei, 9 = sehr starker Rostbefall.

Im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Teilergebnissen deutet sich bei anderen einfach vererbten Merkmalen in einigen Fällen an, daß die androgene Linien keine zufällige Stichprobe aus der gesamten Population von Mikrosporen darstellen. Beispielsweise besitzen DH-Linien aus Kreuzungen zweier unterschiedlich mehltaresistenter Eltern häufig die Eigenschaften des resistenteren Teils, wie es vor allem in Kreuzung 1 der Fall ist (Tab. 23). Hier besitzt P1 ('Villame') das rezessive, vollwirksame Resistenzgen ml o, während P2 ('W9738/3204') kein vollwirksames, bekanntes Hauptgen enthält. Unter natürlichen Freilandbedingungen sind von insgesamt 10 DH-Linien 9 wie 'Villame' weitgehend frei von Mehltaubefall, nur eine Linie ist dagegen voll anfällig (Abb. 17). Nach künstlicher Infektion mit zwei Mehltauklonen, VA-4 (von Prof. G. Fischbeck zur Verfügung gestellt) und 'Duplikation' (von P.M. Franzone, Castelar, Argentinien überlassen) unter kontrollierten Bedingungen zeigten 6 Doppelhaploide die Reaktion (Infektionstyp) von 'Villame', während die 4 übrigen offensichtlich Rekombinanten darstellen, die eher die Resistenz von 'Villame' aufweisen (Tab. 23). Theoretisch sollten hier die beiden elterlichen Typen in etwa gleichen Häufigkeiten wiederzufinden sein, und die Tatsache, daß offen-

Tabelle 23

Reaktion doppelhaploider Linien aus der Kreuzung P1 x P2 auf natürliche und künstliche Infektion mit Mehltau (*Erysiphe graminis* f.sp. *hordei*) im Vergleich zu den Eltern

Material	Natürliche Infekt., Feld			Künstliche Infektion,	
	H'aurach 1981	Grünbach 1981	Grünbach 1983	Kulturraum Klon VA-4	Klon'Dupl.'
	Befallstärke (1-9) §)			Infektionstyp §§)	
P 1	1,0	1,0	1,7	0;	0; NN
P 2	7,0	3,9	3,4	4	1 NN
DDDDH 1	1,5	1,2	1,3	0;	0-1N
DDDDH 2	1,5	1,1	1,4	0;	0;
DDDDH 3	1,0	1,5	1,3	0;	0;
DDDDH 4	1,5	1,5	1,3	0;	0;
DDDDH 5	1,5	1,1	1,5	0;	0-1N
DDDDH 6	1,5	1,3	2,0	0;	0;
DDDDH 7	7,0	2,6	4,9	0;	0;
DDDDH 8	1,5	2,5	2,0	0;	0-1N
DDDDH 9	1,5	1,9	1,3	0;	0;
DDDDH 10	1,0	1,9	1,5	0;	0;

§) 1 = ohne Mehltau, 9 = sehr starker Befall §§) 0; = ohne Mehltau-myzel mit chlorotischen Flecken (resistente Reaktion), 0-1 sehr wenig, 1 = wenig Myzel, 4 = stark entwickelte Mehltaukolonien (anfällige Reaktion), NN = viel, N = wenig Nekrosis.

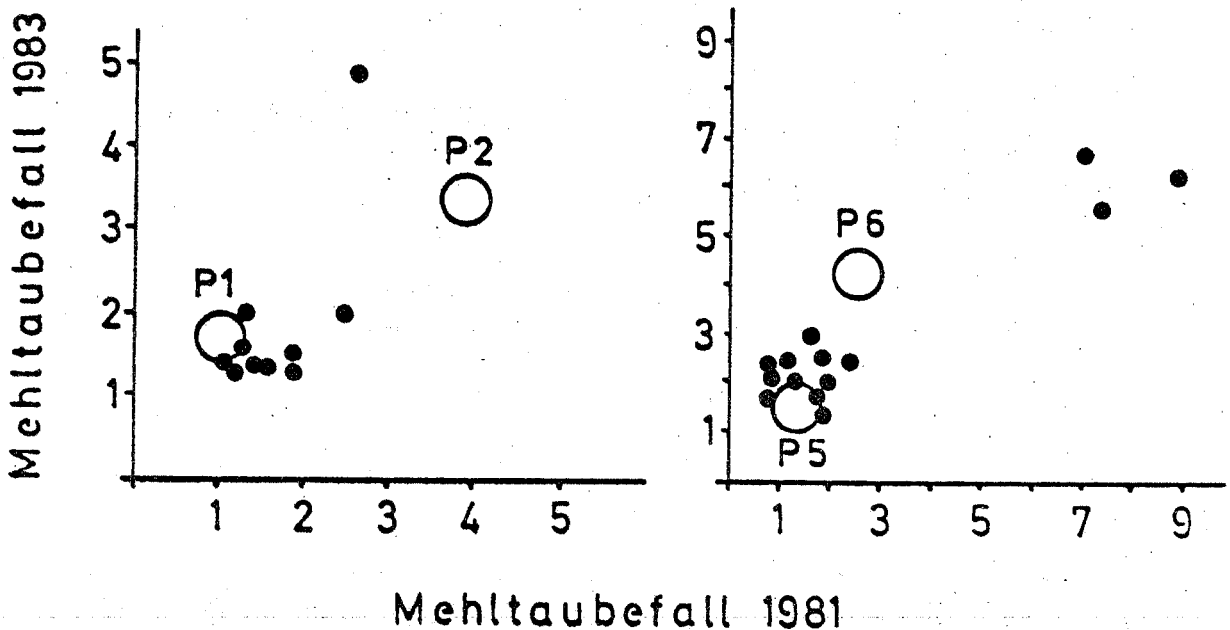


Abb. 17. Natürlicher Mehltaubefall doppelhaploider Linien (●) aus den Kreuzungen 1 und 3 im Feld in Grünbach in den Jahre 1981 und 1983 im Vergleich zu den Eltern (○).

sichtlich keine der Doppelhaploiden hinsichtlich der Mehltareaktion mit P2 übereinstimmt, deutet auf eine bevorzugte Regeneration von Mikrosporen mit dem ml o Gen hin.

Eine ähnliche Situation deutet sich in Kreuzung 3 an. Es handelt sich hier um die Kombination eines weniger adaptierten Stammes 'E 1388' (P5) mit einem Zuchtstamm (P6). Während die weitgehende Mehltaresistenz von P5 durch das Gen MI a9 auf Chromosom 5 vererbt ist (BRÜCKNER pers. Mitt.), beruht die Resistenz von P6 hauptsächlich auf dem Gen MI a12 von 'Emir' (BREUN pers. Mitt., SCHWARZBACH und FISCHBECK 1981). Beide Gene sind eng gekoppelt oder allelisch (GIESE 1981), so daß Rekombinanten sehr selten oder garnicht zu erwarten sind. Das beobachtete Herausspalten von 3 anfälligen unter 14 Doppelhaploiden wäre daher nur durch die Annahme eines weiteren vollwirksamen, von MI a9/12 unabhängigen Resistenzgenes in P5 erklärbar, da P6 nicht vollresistent ist. In diesem Falle wäre ein Verhältnis von 3 resistenten zu 1 anfälligen Doppelhaploiden zu erwarten, und das tatsächliche Ergebnis von 11:3 kommt diesen Erwartungswerten sehr nahe. Da aber wie erwähnt ein weiteres Gen in P5 nicht bekannt ist, müßte das zusätzliche Gen von P6 kommen. In diesem Fall wären auch P6-ähnliche DH-Linien zu erwarten, die jedoch in den Ergebnissen nicht erkennbar sind (Abb. 17). Unter der Annahme, daß die geschilderten Voraussetzungen zutreffen, ist daher auch bei der Kreuzung 3 die vorzugsweise Selektion einer betreffenden Fraktion von Mikrosporen in der Antherenkultur anzunehmen.

In einem von den bisher dargestellten Sommergerste-Versuchen unabhängigen Experiment mit Wintergerste-Kreuzungen wurde ebenfalls eine bevorzugte Regeneration resistenter Doppelhaploider festgestellt. Es handelt sich dabei um Kreuzungen der mehrzeiligen Sorte 'Franka', die gegen das Gelbmosaikvirus der Gerste (Barley Yellow Mosaic Virus, BaYMV) resistent ist (HUTH 1982), mit zweizeiligen, BaYMV-anfälligen Sorten. Aufgrund der rezessiven Vererbung der Resistenz von 'Franka' (FRIEDT und FROUGHI-WEHR 1984, FRIEDT et al. 1983a, 1983b, 1984) wurden in der konventionellen F<sub>2</sub> 25% resistente Pflanzen erwartet und etwa diese Häufigkeit auch tatsächlich beobachtet (Tab. 24). Dementsprechend ließen die DH-Populationen etwa 50% resistente Linien erwarten. Tatsächlich wurden jedoch bei einer Kreuzung 59% und bei einer anderen 70% Resistente festgestellt (Tab. 24). Diese statistisch hoch signifikanten Abweichungen deuten auf eine bevorzugte in vitro Stimulation und Regeneration von solchen Mikrosporen hin, die das Resistenzgen gegen BaYMV enthalten. Wie solche Selektionsprozesse wirksam werden, d.h. welche Eigenschaften der Pflanze oder

Tabelle 24

Reaktion auf mechanische Inokulation mit BaYMV in zwei Wintergerste-Kreuzungen: Verhältnisse BaYMV-anfälliger und resistenter Pflanzen in den F<sub>2</sub>- bzw. DH-Populationen; Gewächshausversuch 1983

Kreuzung	Anzahl untersuchte Pflanzen			χ <sup>2</sup>	P			
	Gesamt	anfällig	resistent (%)					
Franka x LP 8.34218	F <sub>2</sub>	B §)	128	100	28	(22)	0,67	0,3-0,5
		E		96	32	(25)		
	DH	B	64	19	45	(70)	10,56	0,01
		E		32	32	(50)		
Franka x Igri	F <sub>2</sub>	B	129	95	34	(26)	0,12	0,7-0,8
		E		96,75	32,25	(25)		
	DH	B	129	53	76	(59)	4,10	0,05
		E		64,5	64,5	(50)		

§) B = Beobachtungswert, E = Erwartungswert (3:1 für F<sub>2</sub>, 1:1 für DH)

der einzelnen Mikrospore dabei eine Rolle spielen, ist bisher unbekannt. Die Tatsache, daß die gute Regenerationsfähigkeit einer Sorte, wie z.B. der hochertragreichen Wintergerste 'Igri', i.d.R. auch in der F<sub>1</sub> ihrer Kreuzungen exprimiert wird (FOROUGH-WEHR und FRIEDT 1984) weist jedoch darauf hin, daß diese Eigenschaft eher vom Genotyp der diploiden Pflanze als von dem der haploiden Mikrospore bestimmt wird. Die sich in den Ergebnissen andeutende Selektion zwischen Mikrosporen wäre demnach als ein weiterer, von der eigentlichen Antherenkulturtauglichkeit einer Pflanze unabhängiger Prozeß anzusehen.

### 3.2.3.4.5. Derzeitiger Stand der Haploidie-Züchtung beim Getreide

Es stehen derzeit vor allem zwei Methoden zur Erzeugung haploider Getreide zur Verfügung: (1) die Antheren- oder Mikrosporenkultur und (2) die "Bulbosum-Methode" (insbesondere bei der Gerste, mit Einschränkung beim Weizen). Bei der Gerste kommt man mit der zweiten Methode derzeit noch mit weniger Aufwand und größerer Reproduzierbarkeit zu haploiden Pflanzen. Der potentielle Nutzen der Androgenese-Methode ist jedoch um mehrere Zehnerpotenzen größer als der der

"Bulbosum-Methode", denn jede Getreideblüte enthält nur eine Eizelle, dagegen aber drei Antheren mit Tausenden von Pollenkörnern. Diese großen potentiellen Möglichkeiten können jedoch bisher - wie geschildert - nicht voll ausgeschöpft werden, da die prozentuale Ausbeute grüner Pflanzen noch nicht bei allen Getreidearten und Genotypen befriedigend ist (FOROUGH-WEHR et al. 1982a, FOROUGH-WEHR und FRIEDT 1984, DE BUYSER und HENRY 1979, RINES 1983, WENZEL et al. 1977). In Kreuzungen zweier unterschiedlich antherenkulturtauglicher Eltern dominiert im allgemeinen die Tauglichkeit vollständig oder partiell, während in wenigen Fällen die Kreuzungen eine noch bessere Regenerationsfähigkeit zeigen als der bessere Elter. Daher besteht kein Zweifel, daß es möglich ist, diese Eigenschaft in beliebiges Ausgangsmaterial zu übertragen. Damit können die genotypischen Unterschiede auf höherem Niveau ausgeglichen werden, womit eine entscheidende Voraussetzung für den breiten Einsatz der androgenetischen Haploidinduktion als effizienter Zwischenschritt im Zucht-gang beim Getreide gegeben wäre. Eine weitere Voraussetzung dafür ist jedoch, daß die Mikrosporen während der in vitro-Kultur keiner negativen Selektion hinsichtlich der Zuchtziele ausgesetzt sind. Es würde den Wert eines Haploid-schrittes dagegen noch steigern, wenn sich weiter bestätigen sollte, daß die in vitro Passage eher eine positive Selektion "vitaler" Mikrosporen erzwingt und damit in gleicher Richtung wie die züchterische Auslese leistungsfähigerer Genotypen wirksame wäre.

Eine zunehmende Zahl von Berichten aus der Praxis belegt den Nutzen von Haploiden bzw. Doppelhaploiden für die angewandte Getreidezüchtung. Nachdem die erste doppelhaploide Gerstensorte 'Mingo' über die Bulbosum-Methode nur fünf Jahre nach der Kreuzung in Kanada lizenziert worden war (HO und JONES 1980), wurde kürzlich von der englischen Zuchtfirma Miln Marsters eine standfeste, ertragreiche Doppelhaploide (MMG7732H2) aus Bulbosum-Kreuzung drei Jahre vor konventionell gezogenen Geschwisterlinien in die nationalen Tests gebracht (ANONYMUS 1983).

Vergleichbare Fortschritte macht die Gerstenzüchtung hier in Deutschland über die Androgenese. Eine in Grünbach erstellte Doppelhaploide erreichte die offiziellen Prüfungen des Bundessortenamtes mehrere Jahre vor üblichen Pedigree-Linien (vgl. Abb. 12), fiel jedoch im Trockenjahr 1982 wegen ihrer extremen Kurzstrohigkeit ertraglich ab. Einen noch breiteren Eingang in die praktische Sortenzüchtung hat die Androgenese in Frankreich beim Weizen gefunden. Dort stellten DE BUYSER et al. (1981) in Zusammenarbeit mit verschiedenen Zuchtfirmen eine Reihe von Doppelhaploiden her, die bereits drei Jahre nach Beginn

des Programmes in überregionalen Versuchen geprüft werden konnten und sich dabei den besten französischen Sorten als ertraglich ebenbürtig erwiesen.

Darüberhinaus haben androgenetische Haploide in den verschiedensten Teilen der Welt Eingang in praktische Zuchtprogramme gefunden. So z.B. neben Tabak, Kartoffel und Raps, die man als "Pionierpflanzen der Zellkulturtechniken" bezeichnen kann, auch bei Getreidearten wie Roggen, Mais, Weizen und Reis (MAHESHWARI et al. 1982). Mit dem größten Einsatz wird die Androgenese nach den vorliegenden Berichten in China betrieben, wo eine Reihe von Zuchtstämmen und Sorten bei Tabak und Reis (eine Sorte mit 100000 ha Anbaufläche), sowie Weizen, Mais, Zuckerrohr und Gummibaum auf androgenetischem Wege erzeugt wurden (JUNZHI 1983).

Die Vielzahl der Berichte des erfolgreichen Einsatzes von Hapliden in der Züchtung bestätigen ebenso wie die eigenen Versuchsergebnisse, daß ein Haploidschritt den Zuchtgang beim Getreide wesentlich beschleunigen kann und darüberhinaus eine raschere und effizientere Selektion und Prüfung des Zuchtmaterials zuläßt.

#### 4. SCHLUSSFOLGERUNGEN UND AUSBLICK

Seitdem im Jahre 1876 zum ersten Mal über die Herstellung eines Weizen-Roggen Bastards berichtet wurde, sind unzählige Kreuzungen nicht nur dieser beiden Arten, sondern der verschiedensten Gramineen untereinander durchgeführt worden. Die Verfeinerung der Kreuzungs- und Embryokulturtechniken erlaubt heute die Produktion von Bastarden, deren Herstellung man früher für grundsätzlich unmöglich hielt. Dabei haben sich aus den morphologischen, cytogenetischen und physiologischen Eigenschaften der Art- und Gattungskreuzungen zahlreiche Hinweise zur Abstammung unserer Getreidearten ergeben. So wissen wir heute beispielsweise, daß Weizen, Roggen, Gerste und Hafer ähnliche (homoeologe) Genome besitzen, deren Differenzierungsgrad Rückschlüsse auf die Evolution dieser Arten erlaubt. Es läßt sich damit nachweisen, daß der Weizen dem Roggen verwandtschaftlich nähersteht als der Gerste, während der Hafer deutlich von den übrigen Arten abweicht.

Aber auch für die praktische Getreidezüchtung stellen Art- und Gattungsbastarde eine wesentliche Bereicherung dar. Das zeigen nicht allein die Gattungskreuzungen von Weizen und Roggen, die zur erfolgreichen Synthese der neuen Kultur-

pflanze Triticale geführt haben, sondern auch die vielen züchterisch bearbeiteten Artkreuzungen, etwa in den Gattungen Triticum, Secale und Hordeum. Gerade das Beispiel Triticale mit seiner hundertjährigen Geschichte macht jedoch deutlich, welche großen Hindernisse der Züchtung einer neuen, leistungsfähigen amphidiploiden Kulturpflanze auf dem Wege der weiten Kreuzung entgegenstehen. Unsere heutigen Kulturpflanzen sind im Laufe von Jahrtausenden durch natürliche Selektion und bewußte Auswahl durch den Menschen entstanden. Sie sind an die derzeit gegebenen pflanzenbaulichen Bedingungen angepaßt und werden den Ansprüchen des Menschen in qualitativer und quantitativer Hinsicht weitgehend gerecht. Der agronomische Wert adaptierter Getreidesorten resultiert dabei aus einer günstigen Kombination verschiedener physiologischer Eigenschaften. Dieser ausgewogene physiologische Zustand wird durch eine künstliche Zusammenführung verschiedener Genome, z.B. verschiedener Arten, zunächst völlig verändert, d.h. in der Regel gestört. Erst durch langjährige Auslese können neue, an die veränderte Situation angepaßte, ertragreiche Genotypen entstehen. Beim Triticale stehen solche leistungsfähigen Linien heute zur Verfügung, wie auch eigene Feldversuchsergebnisse zeigen. Die Probleme bei der Synthese einer neuen amphidiploiden Pflanzenart resultieren also hauptsächlich aus der fehlenden Harmonie des Zusammenwirkens vollständiger, fremder Genome. Daher sind die kurzfristigen Erfolgsaussichten wesentlich günstiger, wenn es statt der Zusammenfügung ganzer Genome nur um die Übertragung einzelner Gene, z.B. aus einer Wildart in eine Kulturform, geht.

Bei relativ nahe verwandten Arten verschiedener Gattungen wie Weizen und Roggen ist eine Genübertragung mit klassischen Techniken auf dem Wege der sexuellen Kreuzung möglich, da die Chromosomen der beiden Arten in den Reifungsteilungen der Bastarde grundsätzlich miteinander paaren können, womit die Voraussetzungen für genetisches Crossover gegeben sind. Damit können einzelne Gene aus dem Roggen durch normale Rekombination in ein Weizenchromosom überführt werden. Auf diese Weise ist es schon wiederholt gelungen, züchterisch wertvolle Genkomplexe nicht nur aus dem Roggen, sondern auch aus Quecken (Agropyron sp.) oder Aegilops-Arten in das Weizengenom zu inkorporieren, und dem Weizen damit Widerstandsfähigkeit gegen pilzparasitäre Krankheiten wie Mehltau, Gelb-, Braun- oder Schwarzrost zu verleihen. Die vorliegende Arbeit hat erneut gezeigt, daß die genetische Information einzelner addierter Roggenchromosomen im Weizen voll zur Expression kommt, so daß beispielsweise die Resistenz des Weizens gegen Mehltau mit Hilfe von Roggenenen erweitert und stabilisiert werden kann. Der erhebliche Aufwand, der mit einer Extraktion von geeigneten Genen aus solchen Gattungskreuzungen verbunden ist, erscheint daher nach wie

vor sinnvoll, insbesondere dann, wenn in einer Getreideart für ein bestimmtes Zuchtziel keine ausreichende Variation vorhanden ist, wie es z.B. beim Weizen bezüglich der Resistenz gegen den parasitären Halmbruch (Pseudocercospora herpotrichoides) der Fall ist.

Da die Aussichten weiter Kreuzungen umso günstiger sind, je näher die kombinierten Arten miteinander verwandt sind, werden kurzfristige Zuchterfolge am ehesten bei Artkreuzungen innerhalb einer Gattung erzielt. Die vorliegende Arbeit zeigt, daß verschiedene Secale-Wildarten züchterisch wertvolle Merkmale, wie Krankheitsresistenzen oder Selbstfertilität, aufweisen. Darüberhinaus demonstrieren die Ergebnisse, daß beispielsweise die Mehлтаuresistenz von S. montanum oder die Selbstfertilität von S. vavilovii mit den übrigen agronomischen Merkmalen des Kulturroggens, wie seinem hohen Korngewicht, kombiniert werden können. Damit wird der Nutzen von Secale-Artbastarden für die züchterische Verbesserung des Kulturroggens verdeutlicht.

Im Gegensatz zur züchterischen Nutzung von Art- oder Gattungsbastarden dürfte die Züchtung autotetraploider Sorten über die einfache Verdopplung der Chromosomenzahl unserer normalerweise diploiden Getreidearten Gerste und Roggen in näherer Zukunft wenig Aussichten für eine Steigerung oder Verbesserung der Getreideproduktion eröffnen. Wie die vorliegenden Untersuchungen erneut belegen, sind Autotetraploide sowohl cytologisch als auch physiologisch instabil. Neben der partiellen Sterilität ist es daher vor allem die drastische Reduktion der Anzahl ährentragender Halme, die maximale Kornerträge nicht zuläßt. Dabei ist der derzeitige Stand hinsichtlich der agronomischen Leistung beim Roggen günstiger als bei der Gerste. Theoretisch ließen sich hier mit Hilfe der Hybridzüchtung noch Verbesserungen erzielen, da in Tetraploiden vier Allele jedes Gens vorliegen und damit ein höheres Maß an Heterosis realisierbar ist als bei Diploiden. Die wenigen darüber vorliegenden experimentellen Ergebnisse zeigen aber, daß tetraploide Bastarde trotz einer höheren Heterosis vergleichbaren diploiden Hybriden unterlegen sind (LUNDQUIST 1966). Die Ursache dafür liegt in der zu niedrigen Eigenleistung der tetraploiden Inzuchtlinien.

Der umgekehrte Schritt, nämlich die Reduktion der Chromosomenzahl eröffnet dagegen neue Möglichkeiten und Wege zur Vereinfachung und Effizienzsteigerung eingeführter Zuchtmethoden. Einerseits kann der Zuchtgang bei Selbstbefruchtern und in der Hybridzüchtung bei Fremdbefruchtern mit Hilfe eines Haploidschrittes um mehrere Jahre verkürzt werden, und andererseits erlauben homozygote Doppelhaploide eine sichere Auslese nicht nur auf qualitative, sondern

auch auf quantitative agronomische Merkmale, da diese Linien zumindest bei Selbstbefruchtern bereits das reinerbige Endprodukt darstellen.

Gerade bei der Gerste steht mit der "Bulbosum-Methode" eine reproduzierbare und leistungsfähige Technik der Haploideninduktion zur Verfügung (KASHA und REINBERGS 1981). Sowohl bei der Gerste, als auch bei den übrigen Getreidearten ist die Antherenkultur eine einsatzfähige Alternative. Die Androgenese liefert zwar noch nicht für alle genetischen Materialien gleich gute Resultate, vielfach zeigen jedoch gerade Sorten mit besonders günstigen agronomischen Eigenschaften, wie z.B. die Wintergerste 'Igri', eine auffallend gute Antherenkulturtauglichkeit (FOROUGH-WEHR und FRIEDT 1984). Für dieses Merkmal deuten die hier berichteten Ergebnisse in einigen Fällen eine (partiell) dominante Vererbung an, während in anderen Fällen offensichtlich additive genetische Effekte überwiegen. Auch beim Weizen haben kürzlich LAZAR et al. (1984) mit Hilfe dialleler Kreuzungen eine relativ hohe Erblichkeit der Antherenkulturtauglichkeit nachgewiesen (Heritabilität:  $h^2 = 0,6-0,7$ ). Für den praktischen Einsatz von androgenetischen Haploiden ist vor allem wichtig, daß die gute Regenerierbarkeit eines Elters i.d.R. auch in der  $F_1$  exprimiert wird, wie sowohl für die Gerste (FOROUGH-WEHR et al. 1982a), als auch für Weizen (BULLOCK et al. 1982) und Hafer (RINES 1983) gezeigt wurde. So könnte sich gerade die genotypische Prägung der Antherenkulturtauglichkeit letztlich als Vorteil erweisen, wenn sich weiter bestätigen sollte, daß diese Eigenschaft mit der allgemeinen Vitalität und agronomischen Leistungsfähigkeit korreliert oder gekoppelt ist, und damit eine Auslese im Hinblick auf die praktischen Zuchtziele schon in vitro möglich würde. Schon die bisher vorliegenden Ergebnisse zeigen, daß mit Hilfe eines Haploidschrittes in kürzerer Zeit und mit weniger Aufwand gleichgute Linien erstellt werden können, wie mit konventionellen Auslesemethoden.

Über die bisher besprochenen, mehr oder weniger etablierten Techniken und Methoden hinaus können sich durch die Entwicklung praktikabler Techniken des "genetic engineering" bei Pflanzen für die Züchtung neue Möglichkeiten eröffnen (MIFLIN et al. 1981). Hierbei ist insbesondere an die Übertragung spezifischer Gene, d.h. DNA-Sequenzen z.B. für Krankheitsresistenz, aus beliebigen Spenderarten gedacht. Bisher steht jedoch noch unsere lückenhafte Kenntnis der Genetik und Physiologie der Gramineen einer gezielten Transformation von Zellen entgegen. Darüberhinaus scheitert die praktische Verwendung transformierter Zellen bis dato noch daran, daß aus Einzelzellen oder Protoplasten einkeimblättriger

Pflanzen keine intakten Pflanzen regeneriert werden können. Sobald es jedoch gelingt, diesen Engpaß zu umgehen, werden viel gezieltere Eingriffe in die DNA möglich, als sie mit Hilfe der hier behandelten Manipulationen des Erbgutes bisher realisierbar waren. Für die praktische Züchtung könnten damit die Voraussetzungen geschaffen werden, bei der Herstellung neuer, verbesserter Sorten gezielter und planmäßiger vorzugehen als bisher und damit die züchterische Arbeit noch effektiver und kalkulierbarer zu machen.

LITERATURVERZEICHNIS

- ANONYMUS, 1983: Di-haploid barley in trials. *Brewer* 69, 246-247 (Zit.: *Plant Breed. Abstr.* 53, 876).
- BARCLAY, I.R., 1975: High frequencies of haploid production in wheat (*Triticum aestivum*) by chromosome elimination. *Nature* 256, 410-411.
- BENDER, K. und H. GAUL, 1966: Zur Frage der Diploidisierung autotetraploider Gerste. *Z. Pflanzenzüchtg.* 5
- BHATTACHARYYA, N.K., L.E. EVANS and B.C. JENKINS, 1961: Karyotype analysis of the individual Dakold fall rye chromosome additions to Kharkov winter wheat. *Nucleus* 4, 25-38.
- BLAKESLEE, A.F. and A.G. AVERY, 1937: Methods of inducing doubling of chromosomes in plants by treatment with colchicine. *J. Hered.* 28, 393-411.
- BLÜTHNER, W.-D. und D. METTIN, 1977: Chromosomensubstitutionen und -translokationen zwischen Weizen und Roggen und deren Bedeutung für die Züchtung. *Arch. Züchtungsforsch.* 7, 15-27.
- BULLOCK, W.P., P.S. BAENZIGER, G.W. SCHAEFFER and P.J. BOTTINO, 1982: Anther culture of wheat (*Triticum aestivum* L.) F<sub>1</sub>'s and their reciprocal crosses. *Theor. Appl. Genet.* 62, 155-159.
- CHEN, C.M., C.C. CHEN and M.H. LIN, 1982: Genetic analysis of anther-derived plants of rice. *J. Hered.* 73, 49-52.
- CHEN, C.C., W.L. CHIU, L.J. YU, S.S. REN, W.J. YU and M.H. LIN, 1983: Genetic analysis of anther-derived plants of rice: independent assortment of unlinked genes. *Can J. Genet. Cytol.* 25, 324-328.
- CHOO, T.M., 1981: Doubled haploids for studying the inheritance of quantitative characters. *Genetics* 99, 525-540.
- CHOO, T.M. and E. REINBERGS, 1979: Doubled haploids for estimating genetic variances in presence of linkage and gene association. *Theor. Appl. Genet.* 55, 129-132.
- CHOO, T.M., E. REINBERGS and S.J. PARK, 1982: Comparison of frequency distributions of doubled haploid and single seed descent lines in barley. *Theor. Appl. Genet.* 61, 215-218.
- CLAPHAM D., 1971: In vitro development of callus from the pollen of *Lolium* and *Hordeum*. *Z. Pflanzenzüchtg.* 65, 285-292.
- CLAPHAM, D., 1973: Haploid *Hordeum* plants from anthers in vitro. *Z. Pflanzenzüchtg.* 69, 142-155.
- COCHRAN, W.G. and G.M. COX, 1957: *Experimental Designs* (2nd ed.). J. Wiley & Sons, New York London Sydney.
- COE, E.H.jr., 1959: A line of maize with high haploid frequency. *Amer. Nat.*

93, 381-382.

- DEATON, W.R., P.D. LEGG and G.B. COLLINS, 1982: A comparison of Burley tobacco doubled-haploid lines with their source inbred cultivars. *Theor. Appl. Genet.* 62, 69-74.
- DE BUYSER, J. in Zusammenarbeit mit Y. HENRY, 1983: Androgenese chez le ble tendre - analyse theoretique et utilisation en selection. Diss. Univ. Paris-Sud, Orsay.
- DE BUYSER, J. et Y. HENRY, 1979: Androgenese sur des bles tendres en cours de selection. I. L'Obtention des plantes in vitro. *Z. Pflanzenzüchtg.* 83, 49-56.
- DE BUYSER, J., Y. HENRY, R. LAUR et P. LONNET, 1981: Utilisation de l'androgenese in vitro dans des programmes de selection du ble tendre (Triticum aestivum L.). *Z. Pflanzenzüchtg.* 87, 290-299.
- DOUSSINAULT, G., A. DELIBES, R. SANCHEZ-MONGE and F. GARCIA-OLMEDO, 1983: Transfer of a dominant gene for resistance to eyespot disease from a wild grass to hexaploid wheat. *Nature* 303, 698-700.
- EVANS, L.E. and B.C. JENKINS, 1960: Individual Secale cereale chromosome additions to Triticum aestivum. I. The addition of individual 'Dakold' fall rye chromosomes to 'Kharkov' winter wheat and their subsequent identification. *Can. J. Genet. Cytol.* 2, 205-215.
- FLOR, H.H., 1942: Inheritance of pathogenicity of Melampsora lini. *Phytopathology* 32, 653-669.
- FOROUGHI-WEHR, B. and W. FRIEDT, 1981: Responsiveness to anther culture of Hordeum vulgare cv. Dissa and its parents. *Barley Genet. Newsl.* 11, 50-53.
- FOROUGHI-WEHR, B. und W. FRIEDT, 1982: Agronomic performance of androgenetic doubled haploid lines of Hordeum vulgare. In: A. Fujiwara (ed.), *Proc. 5th Int. Congr. Plant Tissue & Cell Culture, Tokyo*, 557-558.
- FOROUGHI-WEHR, B. and W. FRIEDT, 1984: Rapid production of recombinant barley yellow mosaic virus resistant Hordeum vulgare lines by anther culture. *Theor. Appl. Genet.* 67, 377-382.
- FOROUGHI-WEHR, B., R. PICKERING and W. FRIEDT, 1981: Related response of barley cultivars to the "bulbosum"- and anther culture techniques of haploid production. *Barley Genet. Newsl.* 11, 54-59.
- FOROUGHI-WEHR, B., W. FRIEDT and G. WENZEL, 1982a: On the genetic improvement of androgenetic haploid formation in Hordeum vulgare L. *Theor. Appl. Genet.* 62, 233-239.
- FOROUGHI-WEHR, B., W. FRIEDT and G. WENZEL, 1982b: Field experiments with anther derived lines of barley (Hordeum vulgare) and rye (Secale

- ceréale). In: K.L. Giles & S.K. Sen (eds.), Plant Cell Culture in Crop Improvement, 475-483, Plenum Publ. Co.
- FRANZONE, P.M., G. FISCHBECK, B. FOROUGH-WEHR and W. FRIEDT, 1984: Analysis of origin of androgenetic plants of Hordeum vulgare L. by the use of balanced lethal systems. Z. Pflanzenzüchtg. (im Druck).
- FRIEDT, W., 1978: Untersuchungen an autotetraploiden Gersten unter besonderer Berücksichtigung der Diploidisierung. I. Fertilität, Vitalität und Kornertrag. Z. Pflanzenzüchtg. 81, 118-139.
- FRIEDT, W., 1979a: The use of Secale vavilovii in rye breeding. Proc. Conf. Broadening Genet. Base Crops, Wageningen, 1978. Pudoc, Wageningen, 221-224.
- FRIEDT, W., 1979b: Untersuchungen an autotetraploiden Gersten unter besonderer Berücksichtigung der Diploidisierung. II. Meiosemerkmale. Z. Pflanzenzüchtg. 82, 311-339.
- FRIEDT, W., 1981: Cytogenetik und Getreidezüchtung. In: W.Klingmüller (Hrsg.), Erbforschung heute, 73-86, Verl.Chemie, Weinheim.
- FRIEDT, W., 1983a: Mechanical transmission of soil-borne barley yellow mosaic virus. Phytopath. Z. 106, 16-22.
- FRIEDT, W., 1984: The genetic basis of breeding winter barley for resistance to barley yellow mosaic virus. In: Rep. Meeting EUCARPIA Cereal Sect., Freising 1984 (im Druck).
- FRIEDT, W. and B. FOROUGH-WEHR, 1980a: Microspore derived chromosome number and structural variants of barley (Hordeum vulgare L.). Barley Genet. Newsl. 10, 16-20.
- FRIEDT, W. und B. FOROUGH-WEHR, 1980b: Möglichkeiten und Grenzen des Einsatzes von Zellkulturen in der Resistenzzüchtung. In: Ber. Arbeitstag. Saatzuchtleiter, Gumpenstein 1980, 35-50, Bundesanst. f. Alpenländ. Landw., Gumpenstein, Österreich.
- FRIEDT, W. and B. FOROUGH-WEHR, 1981: Anther culture of barley (Hordeum vulgare L.): Plant regeneration and agronomic performance of homozygous diploid progenies. In: Barley Genetics IV, Proc. 4th Int. Barley Gen. Symp., Edinburgh 1981, 690-698, Edinburgh Univ. Press.
- FRIEDT, W. and B. FOROUGH-WEHR, 1983: Field performance of androgenetic doubled haploid spring barley from F<sub>1</sub>-hybrids. Z. Pflanzenzüchtg. 90, 177-184.
- FRIEDT, W. und B. FOROUGH-WEHR, 1984: Zur Genetik der Resistenz gegen Barley Yellow Mosaic Virus in europäischen und asiatischen Gersten und deren Eignung für die Wintergerstenzüchtung. In: Ber. 34. Arbeitstag. Saatzuchtleiter, Gumpenstein 1983, Bundesversuchsanst. f. Alpenländ.

- Landw., Gumpenstein, Österreich (im Druck).
- FRIEDT, W., B. FOROUGH-WEHR and G. MIX, 1980: Microspore derived chromosome number and structural variants of barley (Hordeum vulgare L.). In: D.R. Davies & D.A. Hopwood (eds.), The Plant Genome, Proc. 4th John Innes Symp. & 2nd Int. Hapl. Conf. Norwich, 1979, 256-257.
- FRIEDT, W., B. FOROUGH-WEHR, E. FUCHS und S. ZÜCHNER, 1981: Resistenz- und Ertragsmerkmale doppelhaploider Linien aus Antherenkultur von Sommergerstenkreuzungen. In: Ber. Arbeitstagg. Saatzuchtleiter, Gumpenstein 1981, 83-101, Bundesanst. f. Alpenländ. Landw., Gumpenstein.
- FRIEDT, W., B. FOROUGH-WEHR und W. HUTH, 1983a: Züchtung auf Gelbmosaikvirus-Resistenz der Wintergerste. In: Populationsverbesserung bei Selbstbefruchtern. Vorträge f. Pflanzenzüchtg. Heft 3, 169-179. Arbeitsgem. Pflanzenzüchtg., Ges. Pflanzenbauwiss.
- FRIEDT, W., V. LIND, H. WALTHER, B. FOROUGH-WEHR, S. ZÜCHNER and G. WENZEL, 1983b: The value of inbred lines derived from Secale cereale x S.vavilovii via classical inbreeding and androgenetic haploids. Z. Pflanzenzüchtg. 91, 89-103.
- FRIEDT, W., H. YAMAGATA and H. OKAMASA, 1984: Adaptability to Japanese culture conditions of self-fertile tetraploid rye derived from a Secale cereale x S.vavilovii hybrid. (In Vorbereitg.).
- GEIGER, H.H. und K. MORGENSTERN, 1979: Stand der Hybridzüchtung beim Roggen. Getreide, Mehl u. Brot 33, 225-231.
- GIESE, H., 1981: Powdery mildew resistance genes in the M1-a and M1-k regions of barley chromosome 5. Hereditas 95, 51-62.
- GUSTAFSON, J.P. and M.D. BENNETT, 1982: The effect of telomeric heterochromatin from Secale cereale L. on triticale (X Triticosecale Wittmack). Can. J. Genet. Cytol. 24, 83-92.
- GUSTAFSON, J.P., A.J. LUKASZEWSKI and B. SKOVMAND, 1984. Heterochromatin content and early endosperm development in 42-chromosome spring triticale. Can. J. Genet. Cytol. 26, 85-90.
- HAGBERG, A. and G. HAGBERG, 1980: High frequency of spontaneous haploids in the progeny of an induced mutation in barley. Hereditas 93, 341-343.
- HAGBERG, G. and A. HAGBERG, 1981: Haploidy initiator gene in barley. In: Barley Genetics IV, Proc. 4th In. Barley Genet. Symp., Edinburgh, 686-689.
- HEEMERT, C. van, and J. SYBENGA, 1972: Identification of the three chromosomes involved in the translocations which structurally differentiate the genome of Secale cereale L. from those of Secale montanum and Secale vavilovii Grossh. Genetica (den Haag) 43, 453-464.

- HENEEN, W.K., 1962: Chromosome morphology in inbred rye. *Hereditas* 48, 182-200.
- HENRY, Y., J. DE BUYSER, T. GUENEGOU and C. ORY, 1984: Wheat microspore embryogenesis during in vitro anther culture. *Theor Appl. Genet.* 67, 439-442.
- HO, K.M. and G.E. JONES, 1980: Mingo barley. *Can. J. Plant Sci.* 60, 279-280.
- HONDELMANN, W. und J. SNEJD, 1973: Perennierender Kulturroggen. I. Gegenwärtiger Stand der Züchtung. *Z. Pflanzenzüchtg.* 69, 89-101.
- HUTH, W., 1982: Evaluation of sources of resistance to barley yellow mosaic virus in winter barley. *Z. Pflanzenzüchtg.* 89, 158-164.
- JENSEN, C.J., 1974: Chromosome doubling techniques in haploids. In: K.J. Kasha (ed.), *Haploids in Higher Plants*, Proc. 1st Int. Symp., Guelph, Canada, 153-190.
- JINKS, J.L. and H.S. POONI, 1981: Properties of pure-breeding lines produced by dihaploidy, single seed descent and pedigree breeding. *Heredity* 46, 391-395.
- JUNZHI, Zeng, 1983: Application of anther culture technique to crop improvement in China. In: S.K. Sen & K.L. Giles (eds.), *Plant Cell Culture in Crop Improvement*, Proc. Int. Symp., Calcutta, 351-363, Plenum Press.
- KAPPERT, H., 1953. *Die vererbungswissenschaftlichen Grundlagen der Züchtung* (2. Aufl.). P.Parey, Berlin Hamburg.
- KASHA, K.J. (ed.), 1974: *Haploids in Higher Plants*. Proc. 1st Int. Symp., Guelph, Canada.
- KASHA, K.J. and K.N. KAO, 1970: High frequency haploid production in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Nature* 225, 874-876.
- KASHA, K.J. and E. REINBERGS, 1981: Recent developments in the production and utilization of haploids in barley. In: *Barley Genetics IV*, Proc. 4th Int. Barley Genet. Symp., Edinburgh, 655-665.
- KERMICLE, J.L., 1969: Androgenesis conditioned by mutation in maize. *Science* 166, 1422-1424.
- KOLLER, O.L. and F.J. ZELLER, 1976: The homoeologous relationships of rye chromosomes 4R and 7R with wheat chromosomes. *Genet. Res.* 28, 177-188.
- KUCKUCK, H. und R. PETERS, 1967: Genetische Untersuchungen über die Selbstfertilität bei *Secale vavilovii* Grossh. und *Secale cereale* L. var. Dakold im Hinblick auf Probleme der Züchtung und Phylogenie. *Z. Pflanzenzüchtg.* 57, 167-188.
- KUCKUCK, H. und R. PETERS, 1970: Weitere genetisch-züchterische Untersuchungen an *Secale vavilovii* Grossh. *Z. Pflanzenzüchtg.* 64, 182-200.
- LAIBACH, F., 1925: Das Taubwerden von Bastardsamen und die künstliche Aufzucht früh absterbender Bastardembryonen. *Z. Bot.* 17, 417-459.

- LAZAR, M.D., P.S. BAENZIGER and G.W. SCHAEFFER, 1984: Combining abilities and heritability of callus formation and plantlet regeneration in wheat (Triticum aestivum L.) anther cultures. *Theor. Appl. Genet.* 68, 131-134.
- LEIN, A., 1943: Die genetische Grundlage der Kreuzbarkeit zwischen Weizen und Roggen. *Z. induct. Abstamm.- u. VererbLehre* 81, 28-61.
- LIMA-DE-FARIA, A., 1952: Chromomere analysis of the chromosome complement of rye. *Chromosoma* 5, 1-68.
- LIND, V., 1982: Analysis of the resistance of wheat-rye addition lines to powdery mildew of wheat (Erysiphe graminis f.sp. tritici). In: Aufgaben und Entwicklungstendenzen der Roggenzüchtung, Symp. Sekt. Getreide, EUCARPIA. Tag.-Ber., Akad. Landwirtsch.-Wiss. DDR, Berlin 198, 509-520.
- LUNDQUIST, A., 1966: Heterosis and inbreeding depression in autotetraploid rye. *Hereditas* 56, 317-366.
- MAHESHWARI, S.C., A. RASHID and A.K. TYAGI, 1982: Haploids from pollen grains - retrospect and prospect. *Amer. J. Bot.* 69, 865-879.
- MERKER, A., 1973: A Giemsa technique for rapid identification of chromosomes in Triticale. *Hereditas* 75, 280-282.
- MIFLIN, B.J., S.W.J. BRIGHT and E THOMAS, 1981: Towards the genetic manipulation of barley. In: Barley Genetics IV, Proc. 4th Int. Barley Gen. Symp., Edinburgh, 919-926.
- MÜNTZING, A., 1979: Triticale - results and problems. *Fortschritte der Pflanzenzüchtung* Heft 10. Parey, Berlin u. Hamburg.
- OUYANG, T.-W., HU, H., CHUANG, C.-C. and C.-C. TENG, 1973: Induction of pollen plants from anthers of Triticum aestivum cultured in vitro. *Sci. Sin. (engl. Übers.)* 16, 79-95.
- PARK, S.J., K.J. WALSH, E. REINBERGS, L.S.P. SONG and K.J. KASHA, 1976: Field performance of doubled haploid barley lines in comparison with lines developed by the pedigree and single seed descent methods. *Can. J. Plant Sci.* 56, 467-474.
- PARLEVIET, J.E., 1976: The genetics of seedling resistance to leaf rust, Puccinia hordei Otth in some spring barley cultivars. *Euphytica* 25, 249-254.
- PARLEVIET, J.E., 1983: Race-specific resistance and cultivar-specific virulence in the barley-leaf rust pathosystem and their consequences for the breeding of leaf rust resistant barley. *Euphytica* 32, 367-375.
- PICARD, E. and J. DE BUYSER, 1973: De plantules haploïds de Triticum aestivum L. a partir de culture d'antheres in vitro. *C.R. Hebd. Seances Acad. Sci., Ser.D* 277, 1463-1466.

- PICKERING, R.A., 1980: Use of the doubled haploid technique in barley breeding at the Welsh Plant Breeding Station. In: Welsh Pl. Breed. Stn. Rep. for 1979, 208-226. Aberystwyth, Wales.
- PICKERING, R.A. and P.W. MORGAN, 1983: Plant regeneration from cultured embryos derived from Hordeum vulgare L. pollinated with H.bulbosum L. *Euphytica* 32, 585-591.
- PILCH, J., 1981a: Rye chromosome constitution and the amount of telomeric heterochromatin of the widely and narrowly adapted CIMMYT hexaploid triticales. *Z. Pflanzenzüchtg.* 87, 58-68.
- PILCH, J., 1981b: Analysis of the rye chromosome constitution and the amount of telomeric heterochromatin in the widely and narrowly adapted hexaploid triticales. *Theor. Appl. Genet.* 60, 145-149.
- REINBERGS, E., S.J. PARK, and K.J. KASHA, 1976: The haploid technique in comparison with conventional methods in barley breeding. In: *Barley Genetics III, Proc. 3rd Int. Barley Genet. Symp.*, 346-350. Thiernig, München.
- RIGGS, T.J. and J.W. SNAPE, 1977: Effects of linkage and interaction in a comparison of theoretical populations derived by diploidized haploid and single seed descent methods. *Theor. Appl. Genet.* 49, 111-115.
- RILEY, R. and V. CHAPMAN, 1967: The inheritance in wheat of crossability with rye. *Genet. Res.* 9, 259-267.
- RILEY, R. and R.C.F. MACER, 1966: The chromosomal distribution of genetic resistance of rye to wheat pathogens. *Can. J. Genet. Cytol.* 8, 640-653.
- RINES, H.W., 1983: Oat anther culture: genotype effects on callus initiation and the production of a haploid plant. *Crop Sci.* 23, 268-272.
- SCHAEFFER, G.W., P.S. BAENZIGER and S. WORLEY, 1979: Haploid plant development from anthers and in vitro embryo culture of wheat. *Crop Sci.* 19, 697-702.
- SCHNELL II, R.J., E.A. WERNSMAN and L.G. BURK, 1980: Efficiency of single-seed-descent vs. anther-derived dihaploid breeding methods in tobacco. *Crop Sci.* 20, 619-622.
- SCHWARZBACH, E. und G. FISCHBECK, 1981: Die Mehlauresistenzfaktoren von Sommer- und Wintergerstensorten in der Bundesrepublik Deutschland. *Z. Pflanzenzüchtg.* 87, 309-318.
- SINGH, R.J. and G. RÖBBELEN, 1975: Comparison of somatic Giemsa banding pattern in several species of rye. *Z. Pflanzenzüchtg.* 75, 270-285.
- SINGH, R.J. and G. RÖBBELEN, 1977: Identification by Giemsa technique of the translocations separating cultivated rye from three wild species of Secale. *Chromosoma* 59, 217-225.

- SNAPE, J.W. and E. SIMPSON, 1981: The genetical expectations of doubled haploid lines derived from different filial generations. *Theor. Appl. Genet.* 60, 123-128.
- SNAPE, J.W., V. CHAPMAN, J. MOSS, C.E. BLANCHARD and T.E. MILLER, 1979: The crossabilities of wheat varieties with Hordeum bulbosum. *Heredity* 42, 291-298.
- SNAPE, J.W., A.J. WRIGHT and E. SIMPSON, 1984: Methods for estimating gene numbers for quantitative characters using doubled haploid lines. *Theor. Appl. Genet.* 67, 143-148.
- SONG, L.S.P., S.J. PARK, E. REINBERGS, T.M. CHOO and K.J. KASHA, 1978: Doubled haploid vs. the bulk plot method for production of homozygous lines in barley. *Z. Pflanzenzüchtg.* 81, 271-280.
- SUNDERLAND, N., G.B. COLLINS and J.M. DUNWELL, 1974: The role of nuclear fusion in pollen embryogenesis of Datura innoxia Mill. *Planta* 117, 227-241.
- SYBENGA, J., 1972: *General Cytogenetics*. North-Holland/American Elsevier, Amsterdam London / New York.
- SYBENGA, J., 1983: Chromosome nomenclature and homoeology relationships - workshop report. *Z. Pflanzenzüchtg.* 90, 297-304.
- SYMKO, S., 1969: Haploid barley from crosses of Hordeum bulbosum (2x) X H. vulgare (2x). *Can. J. Genet. Cytol.* 11, 602-608.
- TURCOTTE, P., C.A. ST PIERRE and K.M. HO, 1980: Comparison entre des lignes pedigrees et des lignes haploides doubles chez l'orge (Hordeum vulgare L.). *Can. J. Plant Sci.* 60, 79-85.
- VARGHESE, J.P., T. LELLEY and G. RÖBBELEN, 1984: Cell division rate, cell number and nuclear aberrations in relation to seed shrivelling in Triticale. *Z. Pflanzenzüchtg.* 92, 102-116.
- VARGHESE, J.P. and T. LELLEY, 1983: Origin of nuclear aberrations and seed shrivelling in triticale: a re-evaluation of the role of C-heterochromatin. *Theor. Appl. Genet.* 66, 159-167.
- VRIES, J.M. de and J. SYBENGA, 1976: Identification of rye chromosomes: the Giemsa banding pattern and the translocation tester set. *Theor. Appl. Genet.* 48, 35-43.
- WANG, C.-C., CHU, C.-C., SUN, C.-S., WU, S.-H., YIN, K.-C. and HSÜ, C., 1973: The androgenesis in wheat (Triticum aestivum) anthers cultured in vitro. *Sci. Sin. (engl. Übers.)* 16, 218-222.
- WEBER, E., 1980: *Grundriß der biologischen Statistik* (8. Aufl.). G. Fischer, Stuttgart New York.

- WENZEL, G. and E. THOMAS, 1974: Observations on the growth in culture of anthers of Secale cereale. Z. Pflanzenzüchtg. 72, 89-94.
- WENZEL, G., F. HOFFMANN and E. THOMAS, 1977: Increased induction and chromosome doubling of androgenetic haploid rye. Theor. Appl. Genet. 51, 81-86.
- WENZEL, G., O SCHIEDER, T. PRZEWOZNY, S.K. SOPORY and G. MELCHERS, 1979: Comparison of single cell culture derived Solanum tuberosum L. plants and a model fro their application in breeding programs. Theor. Appl. Genet. 55, 49-55.
- WENZEL, G., B. FOROUGHI-WEHR, W. FRIEDT, F. KÖHLER and Th. OO, 1984: Cell and tissue culture as supplementary tool in plant breeding: exemplified in potato, rape seed and barley. Hereditas, Suppl.(Im Druck).
- WILSON, A.S., 1876: On wheat and rye hybrids. Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh 12, 286-288.
- WU, L. and Y.T. KIANG, 1979: Using an isozyme marker to detect pollen-derived plants from anther culture of wild rice. Bot. Bull. Acad. Sinica 20, 97-102.
- ZELLER, F.J., 1973: 1B/1R wheat-rye chromosome substitutions and translocations. In: E.R. Sears and L.M.S. Sears (eds.), Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp., Columbia, Missouri, USA, 209-221.
- ZELLER, F.J. und G. FISCHBECK, 1974: Chromosomenadditionen, -substitutionen und -translokationen als Grundlagen für die Übertragung artfremden Erbmaterials in den Saatweizen (Triticum aestivum L.). Fortschritte der Pflanzenzüchtung Heft 4, P. Parey, Berlin Hamburg.
- ZELLER, F.J. und E. FUCHS, 1983: Cytologie und Krankheitsresistenz einer 1A/1R- und mehrerer 1B/1R-Weizen-Roggen-Translokationsorten. Z. Pflanzenzüchtg. 90, 285-296.
- ZELLER, F.J., G. KIMBER and B.S. GILL, 1977: The identification of rye trisomics by translocations and Giemsa staining. Chromosoma 62, 279-289.

### Danksagung

Allen, die bei der Anstellung und Auswertung der hier berichteten Versuche mitgeholfen haben, insbesondere Herrn Josef Brandlmeier, Frau Anna Huber und Herrn Eberhard Dietzmann, sei an dieser Stelle herzlich gedankt; für seine Hilfe bei der EDV-Auswertung von Leistungsprüfungen bin ich Herrn Dipl. Ing. agr. S. Züchner zu besonderem Dank verpflichtet.

Den Herren Professoren H. Kuckuck, G. Fischbeck und G. Wenzel danke ich für vielfältige Anregung und Unterstützung bei der Durchführung der Experimente und der Anfertigung des Manuskriptes. Für seine Ermunterung zu dieser Arbeit und die kritische Durchsicht der Niederschrift danke ich besonders Herrn Professor W. Klingmüller. Schließlich gilt mein herzlicher Dank Frau Dr. Bärbel Foroughi-Wehr für ihre unschätzbare Hilfe bei der Durchführung der Versuche und der Abfassung der vorliegenden Arbeit.