

Aus dem Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung,  
Erwin-Baur-Institut, Voldagsen.

## ÜBER MEIOTISCHE FRAGMENT- UND BRÜCKENBILDUNG DER BASTARDE *SECALE* UND *TRITICUM* × *AGROPYRUM*.

Von

HORST GAUL.

Mit 9 Textabbildungen.

(Eingegangen am 29. November 1953.)

### A. Einleitung.

Anlässlich der genomanalytischen Untersuchungen bei Bastarden von *Triticum aestivum*, *durum* und *dicoccum* × *Agropyrum intermedium* sowie *Secale cereale* × *A. intermedium* (GAUL 1953a) wurde in der Meiosis der F<sub>1</sub>-Bastarde eine Reihe von spontan auftretenden Unregelmäßigkeiten festgestellt, von denen die starken Fragment- und Brückenbildungen vielleicht die interessantesten sind. Da in absehbarer Zeit eine gründliche Analyse dieser Anomalien nicht vorgesehen ist, sollen im folgenden die wichtigsten Beobachtungen kurz mitgeteilt und interpretiert werden, auch wenn sie bisher nur am Rande verfolgt werden konnten.

Die bei *S. cereale* × *A. intermedium* und bei 4n *Triticum* × *A. intermedium* in der Anaphase I und II beobachteten Fragmente und Brücken können zumindest zum größten Teil kaum auf der Grundlage heterozygoter Inversionspaarung erklärt werden. Mit erheblicher Wahrscheinlichkeit sind sie vielmehr das Ergebnis spontaner Chromosomenbrüche und der gegenseitigen Fusion so entstandener Bruchflächen.

PLOTNIKOWA (1932) hatte schon früh Beobachtungen über spontane Brückenbildungen und Fragmentierungen in Wurzelspitzen von Weizen-Roggenbastarden mitgeteilt. Besonders seit dieser Zeit sind öfters Beobachtungen über ähnliche Erscheinungen in somatischen Mitosen und gelegentlich auch in der Meiosis publiziert worden. Solche Meiosis-Beobachtungen liegen aus jüngster Zeit besonders von WALTERS (1950, dort auch weitere Literatur) und MARQUARDT (1952) vor.

Die in der folgenden Mitteilung zu beschreibenden Brücken- und Fragmentbildungen unterscheiden sich jedoch von der Mehrheit der bisher beschriebenen dadurch, daß sie gemeinsam mit einer Reihe anderer Anomalien auftreten, die deshalb in den folgenden Ausführungen ebenfalls näher dargestellt werden. Vor allem sind sie verbunden mit Verklebungen und Verklumpungen der Chromosomen, mit Spiralisationsdefekten, mit zum Teil extremem Mangel an Synchronisation der Pollen-

mutterzellen einer Anthere und schließlich auch mit dem Degenerieren der Antheren vor und während der Meiosis. Gerade das gemeinsame Auftreten dieser Erscheinungen mit Chromosomenmutationen schafft das Bild einer auffallenden Ähnlichkeit mit den Wirkungen von künstlich mutagenen Agentien (z. B. Röntgenstrahlen, Chemikalien). Daß die Faktoren, welche die Ursache dieser spontanen Erscheinungen bilden, keine relativ spezifische, sondern solch eine ausgeprägte Komplexwirkung zeigen, läßt vielleicht die folgenden Ausführungen trotz ihrer nicht sehr eingehenden Analyse von Bedeutung erscheinen.

Allgemein besteht der Eindruck, daß die Meiosis bei *Secale*  $\times$  *A. intermedium* am stärksten von dem „normalen“ Verlauf abweicht und bei *T. aestivum*  $\times$  *A. intermedium* am wenigsten. Aber solche allgemeinen Feststellungen haben nur begrenzten Wert, da die einzelnen Bastardpflanzen in jeder Kombination erhebliche Unterschiede aufweisen. Während jedoch bei *S. cereale*  $\times$  *A. intermedium* alle untersuchten Bastardpflanzen stärkere Abweichungen im obigen Sinne vom normalen Meiosisablauf zeigten, fanden sich bei *Triticum*  $\times$  *A. intermedium* die meisten Pflanzen mit (in dieser Hinsicht) relativ normalem Verlauf. Es muß in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen werden, daß sich die verschiedenen Bastardpflanzen innerhalb der Kreuzungskombinationen genetisch und auch morphologisch unterscheiden, da sowohl *Agropyrum* als auch *Secale* als Fremdbestäuber heterozygot sind.

Angewandt wurde die Karmin-Essig-Quetschmethode; nähere Angaben finden sich bei GAUL (1953a).

## B. Beobachtungen.

### 1. *Secale cereale* $\times$ *Agropyrum intermedium* ( $2n = 28$ ).

In der Metaphase I dieser Bastarde wurden durchschnittlich rund  $7_{II}$  einschließlich einiger Multivalente beobachtet, die als Autosyndese von *A. intermedium* angesehen werden (GAUL 1953a). Etwa die knappe Hälfte aller Chromosomen bleibt in der Metaphase I univalent und wird so entweder (1) zufällig auf die Pole verteilt oder (2) diese Univalente teilen sich bereits in der ersten Reifeteilung mitotisch, um dann mit ihren Tochterchromosomen ordnungsmäßig zu den beiden entgegengesetzten Polen zu wandern (vgl. GAUL 1953a, Abb. 8).

*Degenerieren von Pollenmutterzellen, Kümmerantheren.* Nicht selten stagniert bei den PMZ die Entwicklung, sie degenerieren. Insbesondere können wohl Chromatinschleier und -gerinnsel, oft auch klecksartige Gebilde, die zum Teil fädig ausgezogen sind, als solch eine Zellauflösung angesehen werden. Auch als Folge von Totalfragmentation der Chromosomen findet wahrscheinlich eine Kernauflösung statt. Soweit die bisherigen Beobachtungen reichen, kann dieses „Hängenbleiben“ der PMZ von der frühen Prophase an bis zu den Pollenkörnern stattfinden.

Schließlich gibt es alle Übergänge bis zu solchen Antheren, bei denen das Archespor schon vor dem Eintritt in die Meiosis degeneriert. Diese ganze Erscheinung hat vermutlich ihre makroskopische Parallele in den häufig auftretenden Stummelantheren, die auch schon wiederholt bei anderen Objekten gefunden wurden (z. B. OEHLKERS 1930, PETO 1934, STEBBINS und WALTERS 1949). Bei 2 Pflanzen waren sogar mit dem Auge überhaupt keine Staubgefäße sichtbar. Die Antherenlänge, bei der die  $M_I$  durchschritten wurde, variiert von etwa 2,0—4,8 mm bei verschiedenen Pflanzen. Meist sind die Schwankungen dieser Länge bei unterschiedlichen Ähren einer Pflanze nur 0,5—1,0 mm. Aber zuweilen haben die später gebildeten Ähren, obwohl sie sich in der Größe nicht oder kaum von den erst gebildeten unterscheiden, nur noch Kümmerantheren. Einige Pflanzen bildeten von Anfang an nur degenerierte Staubgefäße aus.

*Zytomixis.* Zytomixis und/oder verwandte Erscheinungen kamen häufig vor (McCLINTOCK 1929; KATTERMANN 1933, 1934, 1937, 1938a, b; KIHARA und LILLENFELD 1934; PETO 1934; YAMASHITA 1937; DARLINGTON 1937, S. 65; LEVAN 1941; MÜNTZING und PRAKKEN 1941; JOHNSON 1944 u. a.). Im Leptotän und Pachytän wurden nicht selten bis zu 4—5 oder auch noch mehr Chromatinfäden außerhalb des Kernes beobachtet, die oft Kleinkerne bildeten. Vermutlich stellen sie Kernausstößungen dar und zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit den von McCLINTOCK beim triploiden Mais gefundenen Verhältnissen. Eigentliche Kernübertritte oder dergleichen wurden nicht beobachtet, aber es wurde auch nicht danach gesucht. Indessen kamen in der  $M_I$  syndiploide (vgl. Abb. 5), hyper- und hypoploide Zellen vor, die z. B. an KATTERMANN'S Bilder von Weizen-Roggenbastarden erinnerten. In einem Präparat wurden große Synzytien gefunden, ähnlich, wie sie z. B. von LEVAN für haploides *Phleum pratense* beschrieben worden sind. In diesen Plasmodien fanden sich einige hundert Chromosomen, fast nur als Bivalente oder als Univalente.

*Synchronisation.* Eine durchgehende Erscheinung (aber auch graduell recht unterschiedlich ausgeprägt) ist der Mangel an Synchronisation. Im Extrem wurden in einer Anthere Stadien vom Pachytän bis zu Tetraden gefunden. Nicht selten findet man Pachytän und  $M_I$  in einer Anthere.

*Verklebungen und Deformierungen von Chromosomen.* Ausreichende Prophasenuntersuchungen wurden nicht unternommen. In der Metaphase I fallen die stets mehr oder weniger stark verklebten (sticky) Chromosomen auf. Diese Verklebungen gehen nicht selten bis zur totalen Verklumpung aller Chromosomen (vgl. Abb. 3). Mit diesem vermutlichen Nukleinsäureüberschuß verbunden ist fast immer eine Deformierung der Chromosomen. Sie sind kürzer und dicker und gelegentlich sogar

beinahe kugelförmig. Diese Verkürzung und gleichzeitige Verdickung der Chromosomen kann vielleicht als Überspiralisierung angesehen werden bei gleichzeitigem Nukleinsäureüberschuß. Solche im Extrem zu nahezu sphärischen Chromatinkörpern deformierten Chromosomen haben große Ähnlichkeit mit den von LILJEFORS (1936) bei einem ähnlichen Bastard, *T. turgidum*  $\times$  *S. cereale* gefundenen. Übrigens erlaubten Präparate bzw. Zellen mit derartigen Chromosomen keine Unterscheidung von Bi-, Multi- und Univalenten.

Klebrige Chromosomen sind bei Gräsern keine Seltenheit. Sie treten gelegentlich offenbar als Folge gewisser physiologischer Bedingungen bei der Fixierung auf. Die bei *S. cereale*  $\times$  *A. intermedium* gefundenen Erscheinungen sind aber so häufig und extrem in ihrer Ausprägung, daß sie als recht ungewöhnlich betrachtet werden müssen. In einem Zeitraum von 6 Wochen wurden von zahlreichen Bastardpflanzen (9 davon wurden genauer analysiert) unter den verschiedensten Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen viele Fixierungen gesammelt, von denen nahezu 100 durchgesehen wurden. Stets waren entweder die Chromosomen aller Metaphasen des ganzen Präparates oder eines erheblichen Teiles der Zellen mehr oder weniger klebrig. Aber es gab deutliche Unterschiede von Pflanze zu Pflanze bzw. Fixierung zu Fixierung.

Merkwürdig ist, daß diese vermutliche Nukleinsäure-Überladung und Superspiralisierung der Chromosomen mit einer gegensinnigen Erscheinung verbunden sein kann. Häufig kommen nämlich nicht oder nur schwach gefärbte Einschnürungen stärker kontrahierter Chromosomen vor (vgl. GAUL 1953a, Abb. 9), die als Nukleinsäure-„starvation“ gedeutet werden können<sup>1</sup>. Auch werden vermutlich die Schrumpfarme der Univalente (s. GAUL 1953a, Abb. 8: Laggards, die in der Teilung begriffen sind) durch Nukleinsäuremangel zu erklären sein (vgl. Abb. 4:  $A_1$  ohne Schrumpfarme von verzögerten Chromosomen, die sich teilen).

*Fragment- und Brückenbildung.* Umfang und Stärke der spontanen Fragmentierungen sind besonders eindrucksvoll. Fragmente (freie und mit dem Ausgangschromosom verbundene) wurden in folgenden Stadien gesehen: Diplotän, Diakinese, Metaphase I, Anaphase I (GAUL 1953a, Abb. 8, Mitte), Interphase (Abb. 2) und Anaphase II (Abb. 1). Es finden sich erhebliche Unterschiede, (1) von Pflanze zu Pflanze bzw. Fixierung zu Fixierung und (2) innerhalb eines Präparates von Zelle zu Zelle. Angefangen bei schwächerer Fragmentierung gab es alle Übergänge (Abb. 1) zu sehr starker Fragmentierung und es fanden sich Präparate, in denen ein kleiner und auch der größte Teil der PMZ in  $M_1$  totale Fragmentation (vgl. Abb. 9) in zum Teil kleine und kleinste Bruchstücke

<sup>1</sup> Herrn Dr. DARLINGTON bin ich für diese briefliche Interpretation zu Dank verbunden.

zeigte. Auch in der Interphase wurden oft Fragmente beobachtet, wie Abb. 2 zeigt, die von einer Fixierung mit weniger extremen Verhältnissen stammt.

Bei einer Pflanze wurden Auszählungen über den Umfang der Fragmentbildung in den beiden meiotischen Anaphasen durchgeführt (Tabelle 1). Es wurden nur freie Fragmente gezählt. Deshalb kommen für die absolute Anzahl noch zahlreiche Fragmente hinzu, die mit den Chromosomen verbunden sind. Aber auch allein in bezug auf die freien

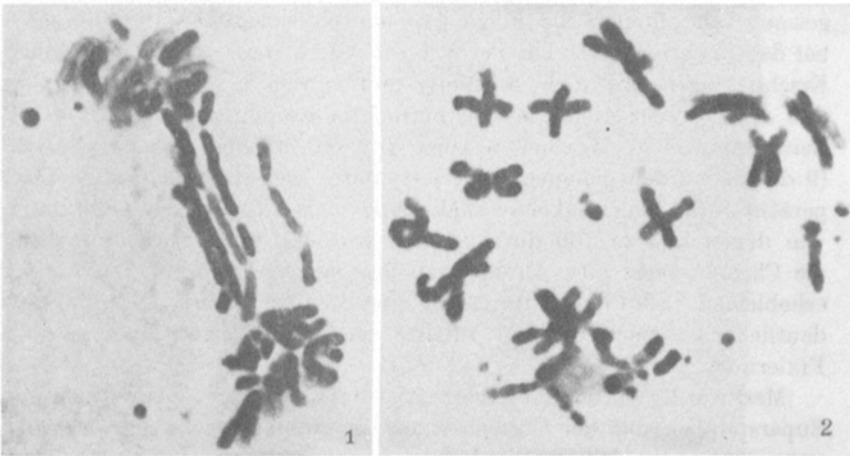


Abb. 1 u. 2. *S. cereale* × *A. intermedium*, etwa 950 ×. Abb. 1. AII, 5 dizentrische Chromatidbrücken, 3 freie, kugelförmige Fragmente. Abb. 2. Interphase mit Fragmenten.

Fragmente handelt es sich in Tabelle 1 um ausgesprochene Minimalwerte, da anzunehmen ist, daß weitere, durch Chromosomen verdeckte Fragmente nicht erfaßt wurden. Durchschnittlich wurden bei der Pflanze K 573/24 in 50 Zellen der frühen bis mittleren Anaphase I 4,8 freie Fragmente je Zelle gezählt und in der frühen bis mittleren Anaphase II 5,7. Aber aus den oben genannten Gründen und auch deshalb, weil keine genauen qualitativen Erhebungen der Fragmentierungen gemacht wurden, haben diese Zahlen nur begrenzte Bedeutung. Bemerkenswerter ist schon, daß in der Anaphase II bis zu 18 freie Fragmente in einer Halbdyade gefunden wurden (Tabelle 1). Diese Pflanze (K 573/24) und Fixierung gehört aber keineswegs zu denen mit stärkster Fragmentierung. Die Mehrheit der Fragmente besteht aus kleinen und kleinsten Bruchstücken bzw. „Chromatintropfen“ (s. Abb. 1).

In der untersuchten Bastardpflanze (Tabelle 1) wurden in der Anaphase II bis zu 7 Brücken je Halbdyade gesehen (s. Abb. 1). Bei den Auszählungen der Brücken ist von Bedeutung, daß in der Anaphase II mit 1,38 Brücken je Halbdyade über  $2\frac{1}{2}$ mal mehr Brücken als in der

Anaphase I beobachtet wurden, d. h. je Dyade kamen in A<sub>II</sub> über 5mal mehr Brücken vor als in A<sub>I</sub> je Pollenmutterzelle.

**2. *T. durum* und *dicoccum* × *A. intermedium* (2n = 25).**

Bei 28 untersuchten Bastardpflanzen wurden in der Metaphase I durchschnittlich von etwa 3—8 Bivalente (einschließlich der Multivalente) je PMZ gezählt (GAUL 1953a). Der Mechanismus der Teilung und Verteilung der Univalente ist ähnlich wie bei *S. cereale* × *A. intermedium*.

Einige wenige Hybridpflanzen zeigten prinzipiell ähnliche Aberrationen, wie sie bei *S. cereale* × *A. intermedium* oben beschrieben worden sind, während die große Mehrheit der Pflanzen, zumindest in bezug auf derartig komplexe Anomalien, einen relativ „normalen“ Eindruck machte. Bei den wenigen, in diesem Sinne aberranten Bastardpflanzen waren die Anomalien nicht so extrem ausgeprägt wie bei *S. cereale* × *A. intermedium*.

**Kümmerantheren.** Typische Kümmerantheren, die denen von *S. cereale* × *A. intermedium* vergleichbar wären, wurden nicht gefunden.

**Syndiploide Zellen.** Vereinzelt wurden syndiploide Zellen gefunden. Der linke Kern in Abb. 5 ist bereits in M<sub>I</sub> (stark verklebt, aber rechts am linken Kern ein Stabbivalent zu erkennen, unterhalb des Kernes 2 Univalente), der rechte Kern noch in der

Tabelle I. *Brücken und Fragmente.*

(Wenn nicht anders vermerkt, Auszählungen von 50 Zellen.)

Bastard	Brücken in A <sub>I</sub> je PMZ		Maximale Beobachtung freier Fragmente je PMZ in A <sub>I</sub>		Brücken in A <sub>II</sub> je Halbdyade			Maximale Beobachtung freier Fragmente je Halbdyade in A <sub>II</sub>	
	frühe bis mittlere A <sub>I</sub>	mittlere A <sub>I</sub> bis Teloph. I	frühe bis mittlere	mittlere A <sub>I</sub> bis späte Teloph. I	frühe bis mittlere A <sub>II</sub>	Mittlere A <sub>II</sub> bis Teloph. II	Ø	frühe bis mittlere	mittlere A <sub>II</sub> bis späte Teloph. II
	Ø	Ø	Ø	Ø	Ø	Ø	Ø	Ø	Ø
<i>S. cereale</i> × <i>A. interm.</i> K 573/24 . . .	0,52	0,30	13	12	1,38	0—7	0,98	18	10
4 n <i>Trit.</i> × <i>A. interm.</i> K 529/3 . . .	1,90	1,10	7	16	2,41*	0—8*	1,74*	9*	5*
4 n <i>Trit.</i> × <i>A. interm.</i> K 536/1** . . .	0,46	—	1	—	0,50	0—2	—	3	—
6 n <i>Trit.</i> × <i>A. interm.</i> K 1/27 . . .	1,26	1,14	4	6	0,50	0—2	0,28	3	0

\* Auszählungen an 100 Halbdyaden. \*\* Nur frühe bis mittlere A<sub>I</sub> ausgezählt.

frühen Prophase. (Die Abbildung zeigt diese tatsächlichen Verhältnisse nicht so deutlich.) Abb. 6 zeigt solch eine Zelle in vorgerücktem Stadium, ein Kern ist bereits in der  $A_1$  (6 Brücken), rechts daneben befindet

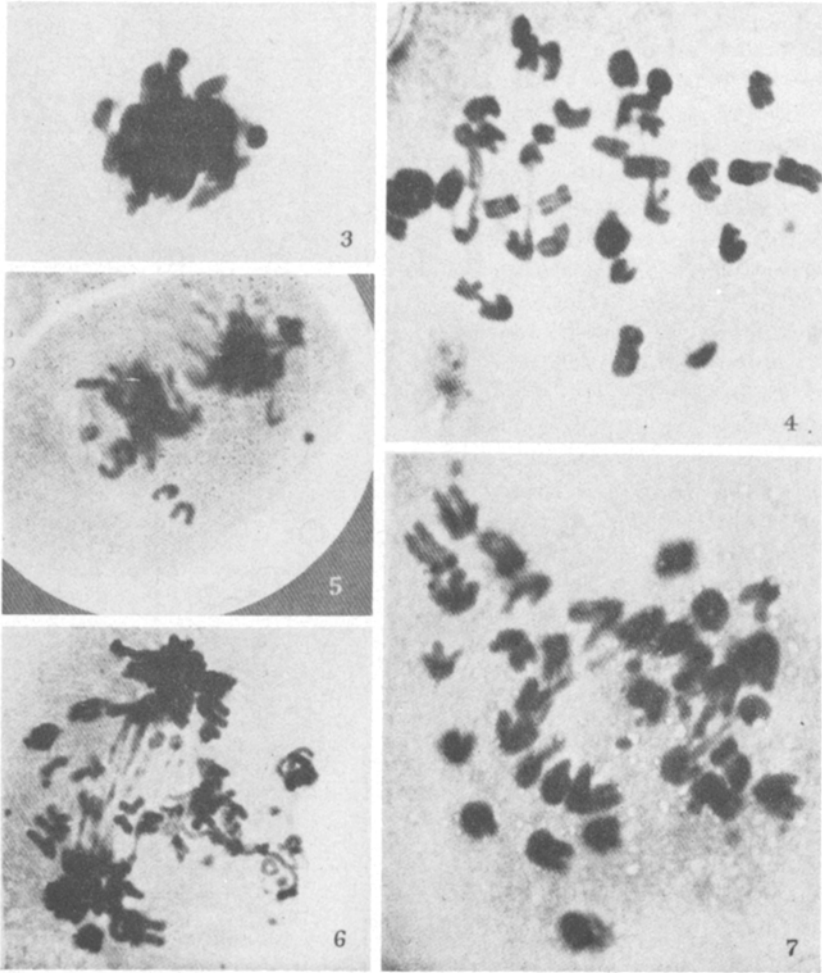


Abb. 3—7. *T. durum*  $\times$  *A. intermedium*, Abb. 3 etwa 1050  $\times$ , Abb. 4, 7 etwa 950  $\times$ , Abb. 5 etwa 550  $\times$ , Abb. 6 etwa 1100  $\times$ . Abb. 3.  $M_1$ , klebrige Chromosomen. Abb. 4.  $A_1$ , 3 Bivalentbrücken. Abb. 5. Syndiploide Zelle mit klebrigen Chromosomen, linker Kern in  $M_1$ , rechter Kern in Prophase. Abb. 6. Zelle mit 2 Kernen, von denen der linke in  $A_1$  (6 Brücken), rechts prophasisches Chromatinmaterial (Zytomixis?). Abb. 7.  $A_1$ , rechts eine trianguläre Konfiguration, bei der 3 Chromosomen mit 2 Brücken verbunden sind, links außerdem 2 Bivalentbrücken, ferner Fragmente.

sich noch prophasisches Chromatinmaterial. Es kann nicht entschieden werden, ob der rechte Kern vollständig war und dann möglicherweise

aus einer prämeiotischen Mitosestörung hervorgegangen ist, oder ob es sich um einen Teil eines Kernes handelt, der dann vielleicht die Folge echter Zytomixis ist.

*Verklebungen von Chromosomen.* Die gleiche Pflanze (K 529/3) bei der gelegentlich solche syndiploiden Zellen gefunden wurden, die außerdem zum Teil klebrige Chromosomen hatten, zeigte auch in anderen Pollenmutterzellen Chromosomenverklebungen in unterschiedlichem Grade. Bei dieser Pflanze wurden 2 Fixierungen von unterschiedlichen Tagen miteinander verglichen. Beide zeigten die klebrigen Zellen in  $M_I$ , aber bei der einen waren etwa 50% der Zellen so stark verklumpt, wie es Abb. 3, zeigt und bei der anderen nur etwa 5—10%. Bei dieser letzteren waren viele Zellen etwas aufgelockerter, und es konnten gerade noch 50 Zellen gefunden werden, die für die üblichen Paarungszählungen (GAUL 1953a) analysierbar waren.

*Synchronisation.* Mangelhafte Synchronisation der Pollenmutterzellen fand sich zwar gelegentlich auch bei  $4n$  *Triticum*  $\times$  *A. intermedium*, aber diese war bei weitem nicht so extrem wie bei *S. cereale*  $\times$  *A. intermedium*.

*Fragment- und Brückenbildung.* Die gleiche Pflanze (K 529/3), die bei der Durchsicht des Materials schon wegen der syndiploiden Zellen und der Chromosomenverklumpungen aufgefallen war, zeigte stärkere Brückenbildung und Fragmentierung als die meisten anderen Bastarde der gleichen Kombination (Tabelle 1). Auffallend ist wiederum die große Zahl von freien Fragmenten (maximal 16 je PMZ) sowie die größere Häufigkeit von Brücken in Anaphase II gegenüber solchen in Anaphase I. In  $A_{II}$  wurden durchschnittlich fast 5 dizentrische Chromatidbrücken je Dyade gesehen und vereinzelt bis zu 8 je Halbdyade. Die  $A_I$ -Brücken (Abb. 4, 7) waren zum größten Teil „Bivalentbrücken“ (WALTERS 1950), d. h. die Chromosomen an beiden Enden der Brücke bestanden aus je 2 Tochterchromatiden und die Brücke verband nur einen der 4 Arme des einen Chromosoms mit einem der 4 des anderen. „Doppel-Bivalentbrücken“, bei denen entsprechend je 2 Arme der beiden Chromosomen miteinander verbunden sind, wurden, wie bei WALTERS (1950), nicht mit Sicherheit beobachtet.

Abb. 7 zeigt neben 2 Bivalentbrücken eine (selten vorkommende) trianguläre Konfiguration (rechts im Bild), die ebenfalls von WALTERS gefunden wurde. Hier sind 3 Chromosomen durch 2 Brücken verbunden, nämlich 2 Arme eines Chromosoms mit je einem Arm von 2 anderen Chromosomen.

*Freilegung der Spiralisierung in Verbindung mit starker Fragmentierung.* Bei einer anderen Pflanze (K 532/2) fiel der hohe Grad der Fragmentierungen auf, die in den meisten Fällen vorhanden waren. Klebrige Chromosomen gab es hier nicht oder nur schwächer ausgeprägt. Statt dessen



war die Spiralisierung stets mehr oder weniger deutlich freigelegt. Abb. 8 zeigt etwa 8 Großspiralen (major spirales) je Chromosom (in der Mitte ein Stab-II, ein Teil der Chromosomen außerhalb der Scharfeinstellung). Wieder zeigen sich alle Übergänge bis zur totalen Fragmentation, die hier mit Spiralisationsdefekten verbunden ist (Abb. 9).

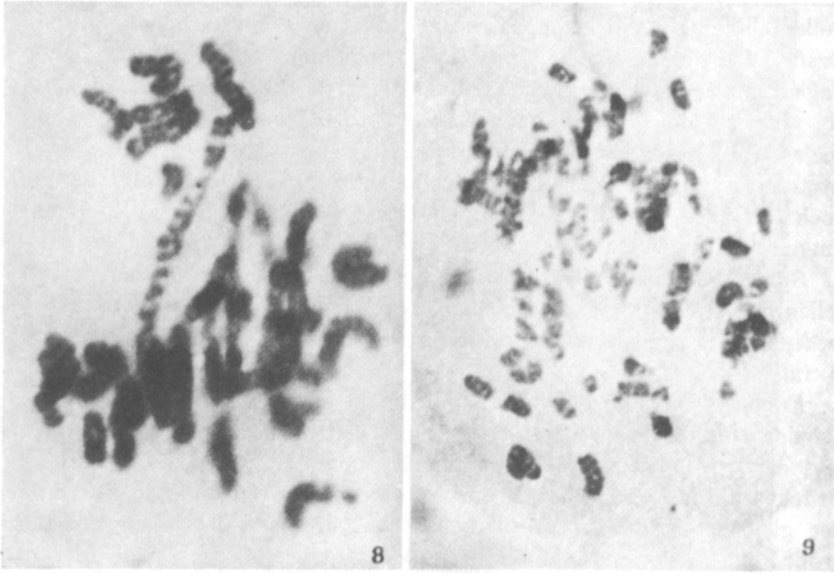


Abb. 8 u. 9. *T. durum*  $\times$  *A. intermedium*, M<sub>I</sub>, Abb. 8 etwa 1300  $\times$ , Abb. 9 etwa 950  $\times$ . Abb. 8. Sichtbarwerden der Spiralisierung, wahrscheinlich als Folge von Nukleinsäuremangel. Abb. 9. Spiralisationsdefekte in Verbindung mit weitgehender Fragmentation.

### 3. *T. aestivum* $\times$ *A. intermedium* ( $2n = 42$ ).

40 untersuchte Bastardpflanzen dieser Kombination hatten durchschnittlich von etwa 2—14 Bivalente, einschließlich von Multivalenten, in der Metaphase I (GAUL 1953a).

Kümmerantheren, Zytomixiserscheinungen und stärkere Verklebungen von Chromosomen wurden nicht gefunden. Auch Spiralisationsfehler waren nicht besonders ausgeprägt.

Im Gegensatz zu den Bastarden der anderen Kombinationen war hier bei einer näher untersuchten Pflanze (Tabelle 1) der Anteil der A<sub>I</sub>-Brücken größer als derjenige der A<sub>II</sub>-Brücken. Auch ist die Fragmentbildung wesentlich geringer als in den anderen Kombinationen, obgleich bei *T. aestivum*  $\times$  *A. intermedium* die höchste Chromosomenzahl vorhanden ist. Dies weist auf eine grundsätzlich andere Entstehungsursache der Brücken und Fragmente als in den anderen Bastard-Kombinationen hin, nämlich auf heterozygote Inversionspaarung. Typische

Brücken-Fragmentkonfigurationen wurden jedoch seltener gesehen. Schließlich muß darauf hingewiesen werden, daß gelegentlich bei verzögerten Univalenten dizentrische Chromatidbrücken in der Anaphase I beobachtet wurden.

### C. Diskussion.

Wenn auch keine eingehenden qualitativen Untersuchungen über die Fragment- und Brückenbildung unternommen wurden, so lassen die vorliegenden Beobachtungen doch eine interessante Folgerung zu.

Es ist recht unwahrscheinlich, daß die bei *S. cereale* und  $4n$  *Triticum*  $\times$  *A. intermedium* beobachtete Fragment- und Brückenbildung das Ergebnis heterozygoter Inversionspaarung ist. Viel eher handelt es sich hier, zumindest vorwiegend, um das Resultat von spontanen Bruch- und Fusionsvorgängen der Chromosomen.

Hierfür spricht (1) das ungewöhnlich häufige Auftreten von Fragmenten (Tabelle 1), das bis zur totalen Fragmentation des Zellkernes führen kann; auch werden zum Teil Fragmente schon im Diplotän und in der Diakinese beobachtet. Weiterhin spricht (2) gegen die Annahme von Inversionsbrücken die viel größere Häufigkeit von  $A_{II}$ -Brücken gegenüber  $A_I$ -Brücken (Tabelle 1). Heterozygote Inversionspaarung hat meistens nur Brücken in der Anaphase I zur Folge. Zwar können als Folge von crossing-over in heterozygoten Inversionen auch in der Anaphase II Brücken aus Ringchromatiden (loop-chromatids) der ersten meiotischen Teilung entstehen; diese Ringchromatiden haben aber mindestens 2 Chiasmen auf den gepaarten Armen mit Inversion zur Voraussetzung (RICHARDSON 1936, DARLINGTON 1937). Bei den Bastarden aus *Secale* und *Triticum*  $\times$  *Agropyrum* wurden jedoch nur in ausgesprochenen Ausnahmefällen 2 Chiasmen je Paar von Chromosomenarmen gezählt (GAUL 1953a). So wurden z.B. bei den hier besonders zur Diskussion stehenden Pflanzen K 573/24, K 529/3, K 536/1 in jeweils 50 bzw. 40 ausgezählten Metaphasen nur ein einziges Mal oder sogar nullmal 2 Chiasmen je Paar von Chromosomenarmen gesehen; überdies waren sie hier in Trivalenten vorhanden. Heterozygote Inversionspaarung kann also nicht die Ursache der Brücken in der zweiten Reifeteilung sein. — Die Annahme, daß es sich um spontane Bruch- und Fusionsvorgänge der Chromosomen handelt, wird (3) weiterhin durch den Charakter der gleichzeitig mit ihnen auftretenden, anderen Anomalien unterstrichen. Hierauf soll in der zweiten Hälfte der Diskussion näher eingegangen werden.

Die zahlreichen „einfachen Bivalentbrücken“ (Abb. 4, 7) in der ersten Reifeteilung können als Folge von je einem Chromatidbruch zweier Chromosomen mit anschließender Fusion der beiden zentromertragenden Fragmente angesehen werden. Hieraus entsteht ein dizentrisches Chromosom, bei dem die beiden Zentromere nur durch einen

einfachen Chromatidstrang miteinander verbunden sind. „Doppel-Bivalentbrücken“ besitzen 2 Chromatidstränge. Sie haben entsprechend den Bruch zweier Chromosomen (2 Bruchflächen) bzw. zweier Isochromatidbrüche (4 Bruchflächen) zur Voraussetzung und eine anschließende Fusion der 2 bzw. 4 Bruchflächen der zentromertragenden Fragmente. Solche Doppelbivalentbrücken wurden nicht mit Sicherheit gesehen.

Die dizentrischen Chromatidbrücken (Abb. 1) in der Anaphase der zweiten Teilung werden in der Literatur über strahlen- oder chemikalien-induzierte Chromosomenmutationen gewöhnlich als Ergebnis der Fusion von gebrochenen Schwesterchromatiden (*sister chromatid reunion*) oder als Folge von Ausbleiben der Genreproduktion und Chromatid-trennung (Nukleinsäure-„starvation“) angesehen. Hat in der meiotischen Prophase oder in dem davorliegenden Ruhekernstadium ein spontaner Isochromatid- bzw. Chromosomenbruch eines Univalenten mit anschließender Schwesterchromatidvereinigung stattgefunden, so braucht dieses erst in der Anaphase II als Brücke sichtbar zu werden, da die Univalente sich hier oft erstmals teilen und in  $A_I$  nur ungeteilt von den Polkernen eingeschlossen werden. Auch ist es außerdem möglich, daß durchgerissene  $A_I$ -Brücken, entsprechend dem von McCLINTOCK (1941) gefundenen Bruch-Fusion-Brücke-Zyklus, in  $A_{II}$  zu neuen Brücken führen. Die große Häufigkeit von  $A_{II}$ -Brücken kann so durch erstmalig auftretende und durch zyklisch wiederkehrende hinreichend erklärt werden.

Ähnliche Verhältnisse der Fragment- und Brückenbildung, wie sie hier für Gattungsbastarde von *Secale*, *Triticum* und *Agropyrum* gezeigt wurden, hat kürzlich WALTERS (1950) bei *Bromus*-Artbastarden eingehender beschrieben. WALTERS untersuchte hier die Frage der spontanen Chromosomenbrüche, sowie besonders ihrer Fusion (*reunion*) und Rekombination (*interchange*) in meiotischen Zellen. Sie stellt die Hypothese auf, daß in der Prophase Isochromatid- oder Chromatidbrüche stattfinden, die zur Rekombination zwischen nicht homologen Univalenten führen können. Solche asymmetrischen Chromatidaustausche können zu scheinbaren „Bivalenten“ und „Trivalenten“ in der Metaphase führen, die von echten nicht unterscheidbar sind (s. WALTERS 1950, Fig. 2). Erst die „Bivalentbrücken“ bzw. die triangularen Konfigurationen in  $A_I$  legen ihren Pseudocharakter frei. Schon vor WALTERS hatte aber LEVAN (1942), vor allem auf Grund der anaphasischen Brückenbildung, eine ähnliche Anschauung für die Bivalente des haploiden Roggens entwickelt. „Thus it is possible that some of the terminal chiasmata observed at metaphase I actually constitute chromatid reunions“ (S. 191). Der Unterschied der Auffassungen zwischen WALTERS und LEVAN liegt im wesentlichen nur darin, daß LEVAN einen Bruch der

heterochromatischen Chromosomenenden in den mitotischen Teilungen annimmt, WALTERS dagegen die meiotische Prophase als den Zeitpunkt für das Brechen der Chromosomen ansieht; beide Autoren nehmen aber die Fusion in der meiotischen Prophase an. Neuerdings deuten auch STEBBINS und SINGH (1950) bei *Agropyrum inerme*  $\times$  *Elymus glaucus* ihre Brücken und Fragmente im Sinne von WALTERS.

Wie oben dargestellt, sind gute Anzeichen vorhanden, auch die bei *S. cereale*  $\times$  *A. intermedium* gefundenen  $A_1$ -Brücken zumindest teilweise als eine Folge von asymmetrischem Chromatidaustausch zwischen nicht homologen Chromosomen anzusehen. Die Befunde können wahrscheinlich als eine Stütze der Hypothese von WALTERS (1950) angesehen werden.

Führt der Chromatidbruch und die anschließende Rekombination zwischen nicht homologen Univalenten zu Pseudobivalenten in der Metaphase I, so ist ein Zusammenhang zwischen der Anzahl der „überzähligen“ Bivalenten in den Bastarden und der Anzahl der ausgezählten Brücken in der Anaphase I zu erwarten; denn jedes zusätzliche „Bivalent“, das nicht auf der Grundlage normaler, homologer Paarung gebildet ist, wird seinen Pseudocharakter etwas später in einer Bivalentbrücke offenbaren. Die *Bromus*-Artbastarde von WALTERS (1950) lassen einen solchen Vergleich von überzähligen Bivalenten und  $A_1$ -Brücken nicht zu, da die genaue Anzahl (partiell) homologer Chromosomen nicht feststeht. Bei *Triticum*  $\times$  *A. intermedium* verschleiert die Asynapsis diese Verhältnisse (GAUL 1953 b). Bei *S. cereale*  $\times$  *A. intermedium* dagegen ist ein solcher Vergleich eher möglich. In dieser Kreuzung  $\frac{Sec}{I_1 I_2 X_m}$  (jedes der 4 Genome hat 7 Chromosomen) wurden meist 7 oder etwas mehr Bindungen<sup>1</sup> beobachtet, die auf Autosyndese der beiden *A. intermedium*-Genome  $I_1 I_2$  zurückgeführt wurden (GAUL 1953 a). Bei der auf Brücken näher untersuchten Pflanze K 573/24 wurden nun in der frühen bis mittleren Anaphase I 0,52 Brücken je Zelle gezählt (Tabelle 1) und in der vorausgegangenen Metaphase 7,40 Bindungen je Zelle (GAUL 1953 a, Tabelle 6). Die über 7 hinausgehenden Bivalente sind also vermutlich keine echten Bivalente auf homologer Paarungsgrundlage, sondern Pseudobivalente. Ihr Wert (+ 0,40 Bindungen) korrespondiert mit dem der  $A_1$ -Brücken (0,52). Es ist denkbar, daß der etwas höhere Wert der Brücken auf zusätzlichen Univalentbrücken und Inversionsbrücken beruht.

Es liegt nahe, zu vermuten, daß auch bei der problematischen Paarung der Monohaploiden die Möglichkeit der Bildung solcher Schein-

<sup>1</sup> Unter „Bindungen“ sind nach KIHARA Bivalente und Multivalente zusammengefaßt, wobei Bi- und Trivalente als eine Bindung gelten, Quadriivalente als zwei (GAUL 1953 a, Einleitung, Fußnote). Die bei *S. cereale*  $\times$  *A. intermedium* beobachteten „Bindungen“ bestehen zum stark überwiegenden Teil aus Bivalenten.

bivalente nicht immer genügend berücksichtigt wurde. LEVAN (1942) diskutiert diese Möglichkeit für haploiden Roggen. SMITH (1946) fand bei haploidem *Triticum monococcum* 3,2% Zellen mit Bivalenten in Metaphase I und 2,9% Zellen mit Brücken in Telophase I (8 oder 9 Brücken hatten ein Fragment).

Schließlich liefern für die Anschauung, daß es sich bei der Fragment- und Brückenbildung von den Bastarden *S. cereale* und  $4n$  *Triticum*  $\times$  *A. intermedium* in erster Linie um spontane Bruch- und Fusionsvorgänge handelt, die hiermit verbundenen Begleiterscheinungen eine Stütze. Vor allem treten nämlich oft gleichzeitig folgende Anomalien auf: Chromosomenverklebungen; übermäßige Chromosomenkontraktion (wahrscheinlich Superspiralisation); schmale achromatische Einschnürungen in den Chromosomen (wahrscheinlich lokaler Nukleinsäuremangel im Heterochromatin); schwächer gefärbte, etwas länger erscheinende (unterspiralisierte?) Schrumpfarme; Freilegung der Spiralisation, zum Teil verbunden mit Totalfragmentation; Fehler in der Synchronisation der Pollenmutterzellen.

Seit BEADLE (1933) bei seinem „sticky“ Mais die Erscheinung der Klebrigkeit von Chromosomen zum erstenmal beschrieb und sie durch ein rezessiv mendelndes Gen kontrolliert fand, sind Fälle von spontan auftretenden klebrigen Chromosomen oft beobachtet worden (z. B. LILJEFORS 1936, EMSWELLER und JONES 1938, KLINGSTEDT 1939, JOHNSON 1944, SMITH 1947). Fast immer wurde gleichzeitig über Fragment- und Brückenbildung, vor allem in der Meiosis dieser Pflanzen berichtet. Besonders typisch sind vielleicht BEADLES (1933, 1937) Mais und JOHNSONS (1944) Inzuchtlinien von *Alopecurus myosuroides*. Diese beiden eingehend beschriebenen Fälle zeigen beträchtliche Ähnlichkeit mit den in diesem Bericht dargestellten Verhältnissen.

Solche recht ähnlichen Zellen mit klebrigen Chromosomen sind nun nach Behandlung mit mutagenen Agentien wie Röntgenstrahlen, UV-Licht, zahlreichen Chemikalien eine allgemeine Erscheinung und können auch nach Behandlung mit Hitzeschock (EMSWELLER und BRIERLY 1943) auftreten. Stets sind sie auch hier mit Chromosomenbrüchen und Rekombinationen verbunden.

DARLINGTON (1942) führt die Klebrigkeit der Chromosomen auf eine Überladung von Nukleinsäure zurück, die eine flüssige oder unpolymerisierte Chromosomenoberfläche zur Folge hat. Störungen des Nukleinsäurestoffwechsels können nach dieser Theorie nicht nur zur Überladung führen, sondern gleichzeitig auch zur gegenteiligen Erscheinung, zum Nukleinsäuremangel (nucleic acid starvation) (DARLINGTON und LA COUR 1940). Sie gehen ferner oft parallel mit Spiralisationsdefekten und mit Störungen der Genreproduktion, besonders der Endgene, sowie

Fehlern der Synchronisation und schließlich vor allem mit Chromosomenbrüchen und Zentromerdefekten (DARLINGTON und KOLLER 1947).

Auch in den Bastarden von *S. cereale* und  $4n$  *Triticum*  $\times$  *A. intermedium* wurde nahezu der ganze Komplex dieser Anomalien gefunden. Hierdurch unterscheiden sie sich von den *Bromus*-Artbastarden (WALTERS 1950), bei denen nur über Bruch- und Rekombinationsvorgänge berichtet wird. Die Anomalien sind bei den in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Bastarden mehr komplexer Natur, bei jenen von WALTERS mehr spezifischer. Die Ähnlichkeit der komplexen zellphysiologischen Anomalien, welche durch die bisher wenig spezifisch wirkenden Agentien künstlich induziert werden mit den spontan bei *S. cereale* und  $4n$  *Triticum*  $\times$  *A. intermedium* auftretenden ist groß.

Bei den Bastarden der Kreuzung *T. aestivum*  $\times$  *A. intermedium* liegen die Verhältnisse wahrscheinlich anders als in den anderen beiden Kombinationen. Hier sind die Anomalien nicht komplex, sondern spezifisch. Die Brücken von *T. aestivum*  $\times$  *A. intermedium* können vermutlich zum größten Teil als Ergebnis von Inversionspaarung angesehen werden (Tabelle 1), obwohl typische Brücken-Fragmentkonfigurationen seltener gesehen wurden. Besonders der Anteil an  $A_{II}$ -Brücken und an Fragmenten ist hier nämlich geringer. Aber in den  $A_I$  kamen gelegentlich bei verzögerten Univalenten dizentrische Chromatidbrücken vor, was darauf hinweist, daß ähnliche Vorgänge, wie sie oben beschrieben wurden, auch eine gewisse Rolle spielen.

Auch bei den untersuchten Bastardpflanzen von *S. cereale* und  $4n$  *Triticum*  $\times$  *A. intermedium* mögen Inversionsbrücken und -fragmente mit eingeschlossen sein. Aber mit großer Wahrscheinlichkeit spielen sie nur eine stark untergeordnete Rolle.

Wenig kann über die physiologische Entstehungsursache der beobachteten Chromosomenmutationen gesagt werden. Die Ähnlichkeit der komplexen Erscheinungen mit den nach Röntgenstrahlen usw. erzeugten macht einen Zusammenhang zwischen den spontanen und induzierten Chromosomenmutationen deutlich. Vermutlich werden die beobachteten Anomalien genetisch kontrolliert, wie dieses mit der Asynapsis bei  $4n$  und  $6n$  *Triticum*  $\times$  *A. intermedium* (GAUL 1953 b), der Fall ist. Es besteht hier vor allem die Möglichkeit, daß (1) Komplementärwirkung der differentiellen Bastardgene bestimmte Störungen im zellphysiologischen Ablauf verursacht; oder es können (2) solche Störungen auch die Folge davon sein, daß der genetische Zustand in den Bastarden dem vollständiger Inzucht ähnelt, da beide bzw. einer der Eltern heterozygot ist. In den Bastarden ist also jeder Elter sozusagen im haploiden Zustand vorhanden und deshalb dem der (homozygoten) Inzucht ähnlich. Veränderungen des normalen zellphysiologischen Ablaufs mögen

indirekt den Komplex der Störungen des Nukleinsäurestoffwechsels und der Chromosomenmutationen bewirken.

### Zusammenfassung.

Bei *Secale cereale*  $\times$  *Agropyrum intermedium* sowie bei  $4n$  und  $6n$  *Triticum*  $\times$  *A. intermedium* konnten in der Meiosis eine Reihe von Anomalien festgestellt werden. So wurde bei *S. cereale*  $\times$  *A. intermedium* beobachtet: frühzeitige Degeneration der Pollenmutterzellen und des Archespors in Verbindung mit Kümmerantheren, Zytomixis oder verwandte Erscheinungen, extremer Mangel an Synchronisation, klebrige Chromosomen, übermäßige Chromosomenkontraktion, achromatische Einschnürungen in den Chromosomen, Schrumpparme und vor allem starke Brückenbildung in  $A_I$  und  $A_{II}$  und Fragmentierungen, die bis zum totalen Zusammenbruch der Zelle führen können.  $A_{II}$ -Brücken treten wesentlich häufiger als  $A_I$ -Brücken auf. Die spontane Fragment- und Brückenbildung, verbunden mit dem Komplex der Chromosomenverklebungen und -verklumpungen, hat Ähnlichkeit mit den nach Röntgenbestrahlung usw. auftretenden Erscheinungen. Die Brücken in  $A_I$  können zum Teil im Sinne von WALTERS als Folge von Bruch und Rekombination nicht homologer Univalenter in der meiotischen Prophase angesehen werden, was zu Scheinbivalenten in  $M_I$  führt. Die dizentrischen Chromatidbrücken in  $A_{II}$  mögen das Ergebnis der Fusion von gebrochenen Schwesterchromatiden sein. Während bei *S. cereale*  $\times$  *A. intermedium* diese Erscheinungen extrem stark und häufig vorkamen, wurden die meisten auch bei  $4n$  *Triticum*  $\times$  *A. intermedium* gefunden, hier aber nur vereinzelt und im allgemeinen weniger extrem. Die Brückenbildung bei  $6n$  *Triticum*  $\times$  *A. intermedium* kann in erster Linie als Folge von heterozygoter Inversionspaarung angesehen werden.

### Literatur.

BEADLE, G. W.: A gene for sticky chromosomes in *Zea mays*. Vererbungslehre **63**, 195—217 (1933). — Chromosome aberration and gene mutation in sticky chromosome plants of *Zea mays*. Cytologia, Fujii Jub.-Bd. **1937**, 43—56. — DARLINGTON, C. D.: Recent advances in cytology, 2. Aufl. London 1937. — Chromosome chemistry and gene action. Nature **149**, 66—69 (1942). — DARLINGTON, C. D., and P. C. KOLLER: The chemical breakage of chromosomes. Heredity **1**, 187—221 (1947). — DARLINGTON, C. D., and L. LA COUR: Nucleic acid starvation of chromosomes in *Trillium*. J. Genet. **40**, 185—213 (1940). — EMSWELLER, S. L., and P. BRIERLEY: Effects of high temperature on metaphase pairing in *Lilium longiflorum*. Bot. Gaz. **105**, 49—57 (1943). — EMSWELLER, S. L., and H. A. JONES: Crossing over, fragmentation and formation of new chromosomes in an *Allium* species hybrid. Bot. Gaz. **99**, 729—772 (1938). — GAUL, H.: Genomanalytische Untersuchungen bei *Triticum*  $\times$  *Agropyrum intermedium* unter Berücksichtigung von *Secale cereale*  $\times$  *A. intermedium*. Z. Vererbungslehre **85**, 505—546 (1953a). — Asynapsis und ihre Bedeutung für die Genomanalyse. Z. Vererbungs-

lehre 86, 69—100 (1953 b). — JOHNSON, H.: Meiotic aberrations and sterility in *Alopecurus myosuroides* Huds. *Hereditas* 30, 469—566 (1944). — KATTERMANN, G.: Ein Beitrag zur Frage der Dualität der Bestandteile des Bastardkernes. *Planta* 18, 751—785 (1933). — Die cytologischen Verhältnisse einiger Weizen-Roggenbastarde und ihrer Nachkommenschaft („F<sub>2</sub>“). *Züchter* 6, 97—107 (1934). — Chromosomenuntersuchungen bei halmbehaarten Stämmen aus Weizen-Roggenbastardierung. *Vererbungslehre* 73, 1—48 (1937). — Das Verhalten des Chromosoms für Behaarung roggenbehaarter Nachkommen aus Weizen-Roggenbastardierung in neuen Kreuzungen mit Roggen und Weizen. *Vererbungslehre* 74, 1—16 (1938 a). — Über konstante, halmbehaarte Stämme aus Weizen-Roggenbastardierung mit  $2n=42$  Chromosomen. *Vererbungslehre* 74, 354—375 (1938 b). — KIHARA, H., u. F. LILJENFELD: Kerneinwanderung und Bildung syndiploider Pollen-Mutterzellen bei dem F<sub>1</sub>-Bastard *Triticum aegilopoides* × *Aegilops squarrosa*. *Jap. J. Genet.* 10, 1—28 (1934). — KLINGSTEDT, H.: Taxonomic and cytological studies on grasshopper hybrids. I. Morphology and spermatogenesis of *Chortippus bicolor* Charp × *Ch. biguttulus*. *L. J. Genet.* 37, 389—420 (1939). — LEVAN, A.: Syncyte formation in the pollen mother cells of haploid *Phleum pratense*. *Hereditas* 27, 243—252 (1941). — Studies on the meiotic mechanism of haploid rye. *Hereditas* 28, 177—211 (1942). — LILJEFORS, A.: Zytologische Untersuchungen über den F<sub>1</sub>-Bastard *Triticum turgidum* × *Secale cereale*. *Hereditas* 21, 240—262 (1936). — MARQUAEDT, H.: Über die spontanen Aberrationen in der Anaphase der Meiosis von *Paeonia tenuifolia*. *Chromosoma* 5, 81—112 (1952). — MCCLINTOCK, B.: A cytological and genetical study of triploid maize. *Genet.* 14, 180—222 (1929). — The stability of broken ends of chromosomes in *Zea mays*. *Genetics* 26, 234—282 (1941). — MÜNTZING, A., u. R. PRAKKE: Chromosome aberrations in rye populations. *Hereditas* 27, 273—308 (1941). — OEHLKERS, F.: Entwicklung und Erbllichkeit der Sterilität bei den Pflanzen. Ber. über 7. Jahresverslg der Dtsch. Bot. Ges. für Vererbungswiss. in Tübingen. 8.—12. Sept. 1929. *Vererbungslehre* 54, 51—75 (1930). — PETO, F. H.: The cytology of certain intergeneric hybrids between *Festuca* and *Lolium*. *J. Genet.* 28, 113—156 (1934). — PLOTNIKOWA, T. W.: Zytologische Untersuchung der Weizen-Roggenbastarde. I. Abnormale Kernteilung in somatischen Zellen. *Planta* 16, 174—177 (1932). — RICHARDSON, M.: Structural hybridity in *Lilium Martagon album* L. *Hansonii*. *J. Genet.* 32, 411—450 (1936). — SMITH, L.: Haploidy in Einkorn. *J. Agricult. Res.* 73, 291 bis 301 (1946). — Irregularities in a hybrid between *Triticum durum* and *T. persicum*. *J. Agricult. Res.* 75, 301—305 (1947). — STEBBINS jr., G. L., and R. SINGH: Artificial and natural hybrids in the Gramineae, tribe Hordeae. IV. Two triploid hybrids of *Agropyron* and *Elymus*. *Amer. J. Bot.* 37, 388—393 (1950). — STEBBINS jr., G. L., and M. S. WALTERS: Artificial and natural hybrids in the Gramineae, tribe Hordeae. III. Hybrids involvong *Elymus condensatus* and *E. triticoides*. *Amer. J. Bot.* 36, 291—301 (1949). — WALTERS, M. S.: Spontaneous breakage and reunion of meiotic chromosomes in the hybrid *Bromus Trinii* × *B. maritimus*. *Genet.* 35, 11—37 (1950). — YAMASHITA, K.: Über eine diplo-tetraploide Chimäre bei *Triticum*. *Cytologia, Fujii Jub.-Bd. II*, 1937, 1062—1069.

Dr. HORST GAUL, Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung,  
(20a) Voldagsen über Elze (Hann.)