

Bot. Ges. 70, 436 (1957). — 21. KISSER, J. G.: Wasserumsatz und Salzstoffwechsel. Handbuch der Pflanzenphysiologie. Bd. III, S. 669. Berlin/Göttingen/Heidelberg: Springer 1956. — 22. KOCH, W.: Der Tagesgang der „Produktivität der Transpiration“. Planta 48, 418 (1957). — 23. LUNDEGÅRDH, H.: Klima und Boden, Jena 1957. — 24. MAXIMOW, N. A.: Kurzes Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin: Kultur und Fortschritt 1951. — 25. MÜLLER, JOH.: Über die Verwendung von Magnosauerstoffschreibern für Gaswechselregistrierungen in der Biologie. Ber. dtsch. Bot. Ges. 71, 205 (1958). — 26. PETRISCHEK, K.: Über die Beziehungen zwischen Geschwindigkeit und Elektrolytgehalt des aufsteigenden Saftstroms. Flora 140, 345 (1953). — 27. PISEK, A., u. W. TRANQUILLINI: Transpiration und Wasserhaushalt der Fichte (*Picea exelsa*) bei zunehmender Luft- und Bodentrockenheit. Physiol. Plant. 4, 1 (1951). — 28. POLSTER, H.: Die physiologischen Grundlagen der Stoffherzeugung im Walde. München 1950. — 29. POLSTER, H.: Transpirationsintensität und Wasserbedarf von Pappelklonen. Wiss. Abh. Dt. Akad. Wiss. Berlin, 27, Beiträge zur Pappelforschung II, 99 (1957). — 30. POLSTER, H. u. G. NEUWIRTH: Assimilationsökologische Studien an einem fünfjährigen Pappelbestand. Arch. Forstwes. 7, 749 (1958). — 31. ROHMEDER, E.: Das Problem der Alterung

langfristig vegetativ vermehrter Pappelklone. Forstwiss. Cbl. 75, 380 (1956). — 32. RÜSCH, J.: Der CO<sub>2</sub>-Gehalt bodennaher Luftschichten unter Einfluß des Windschutzes. Z. Pfl. Ern., Düngg. Bodenkunde 71 (116), 113 (1955). — 33. RÜSCH, J., u. J. MÜLLER: Die Verwendung der Xenon-Hochdrucklampe zu Assimilationsversuchen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 70, 489 (1958). — 34. SCHMIDT, O.: Die Mineralstoffaufnahme der höheren Pflanze als Funktion einer Wechselbeziehung zwischen inneren und äußeren Faktoren. Z. Bot. 30, 289 (1936). — 35. SEBALD, O.: Ergebnisse von Pappelsorten-Vergleichsversuchen. Mitt. d. Vereins f. Forstl. Standortsk. u. Pfl. Züchtung 8, 3 (1959). — 36. SIMONIS, W.: CO<sub>2</sub>-Assimilation und Stoffproduktion trocken gezogener Pflanzen. Planta 35, 188 (1947). — 37. STÖCKER, O.: Über die Beziehungen zwischen Wasser- und Assimilationshaushalt. Ber. dtsch. Bot. Ges. 55, 370 (1937). — 38. STÖCKER, O.: Experimentelle Ökologie der Pflanzen. Tabulae Biologicae 5, 510 (1954). — 39. STÖCKER, O.: Die Abhängigkeit der Transpiration von Umweltfaktoren. Handbuch der Pflanzenphysiologie. Bd. III, S. 436. Berlin/Göttingen/Heidelberg: Springer 1956. — 40. VIRGIN, H. L.: Light Induced Stomatal Movements in Wheat Leaves Recorded as Transpiration. Physiol. Plant. 9, 280 (1956). — 41. WEBER, E.: Grundriß der Biologischen Statistik. Jena 1957.

Aus dem Institut für Genetik der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg und dem Institut für Kulturpflanzenforschung der Deutschen Akademie der Wissenschaften, Gatersleben, Kr. Aschersleben

## Strukturheterozygotie bei *Vicia faba*

Von A. MICHAELIS und R. RIEGER

Mit 15 Abbildungen

Durch Chromosomenmutationen hervorgerufene Strukturveränderungen des Karyotyps sind in einzelnen Pflanzengattungen weit verbreitet und seit langem bekannt (zusammenfassende Darstellung für Translokationen bei BURNHAM 1956). Bei *Vicia faba* sind derartige Strukturumbauten bisher kaum gefunden worden, obwohl sich der Karyotyp dieser Species, bedingt durch die Größe und Struktur der Chromosomen, gut für die Erfassung von Chromosomenmutationen in der Mitose eignet und in den letzten Jahren umfangreiche Experimente auf dem Gebiet der Mutationsforschung mit diesem Objekt durchgeführt worden sind. Es scheint sich also hier um einen relativ stabilen Karyotyp zu handeln, der in Kombination mit der Befruchtungsbiologie des Objektes chromosomale Strukturveränderungen nur in sehr engen Grenzen toleriert.

Praktische Bedeutung kommt den morphologisch erkennbaren Strukturveränderungen der Chromosomen von *Vicia faba* aus mehreren Gründen zu, die in den Schlußbemerkungen aufgeführt sind. In den folgenden Abschnitten sollen 3 verschiedene, spontan aufgetretene Chromosomenstrukturveränderungen beschrieben werden. Es handelt sich dabei um eine Translokation zwischen dem I. und III. Chromosom (T I—III), eine Translokation zwischen dem I. und dem VI. Chromosom (T I—VI) und eine perizentrische Inversion im V. Chromosom. OCKEY (1957) hat bisher als einziger für *Vicia faba* eine reziproke Translokation zwischen dem SAT-Chromosom und einem der kleinen m-Chromosomen beschrieben. Nach seiner Karyotypsymbolisierung sind die Chromosomen I und III an dem Umbau beteiligt. Der beigegebenen Abbildung nach handelt es sich bei Zugrundelegung unseres Karyogramms (Abb. 1) wahr-

scheinlich um eine Translokation zwischen dem Satellitenarm des I. Chromosoms und dem langen Arm des IV. Chromosoms.

### Material und Methoden

Die Samen mit den strukturheterozygoten Karyotypen wurden im Verlauf anderer Untersuchungen unter ca. 10000 Samen einer Samenprobe von *Vicia faba* var. *minuta* Sorte „Kleine Thüringer“ gefunden. Bei späterer Verwendung der Sorte „Dornburger“ traten keine weiteren spontanen Umbauten auf, so daß anzunehmen ist, daß die Sorte „Kleine Thüringer“ für die zu beschreibenden Umbauten „polymorph“ war. Der Typ T I—III wurde dreimal, der Typ T I—VI einmal und der Typ J V siebenmal gefunden.

Die Chromosomenuntersuchungen in Mitose und Meiose erfolgten nach Fixierung in Alkohol-Eisessig 3:1, Feulgen-Quetschpräparationen und anschließender Herstellung von Trockeneis-Eurapal-Dauerpräparaten. Zur Anreicherung von mitotischen Metaphasen und zur stärkeren Kontraktion der Chromosomen wurden die Wurzeln vor der Fixierung 100 Min. mit einer 0,05%igen Colchicininlösung behandelt.

Die Chromosomenmessungen wurden mit einem Zeiß-Okularmikrometer an jeweils 10 Metaphaseplatten strukturhomozygoter Pflanzen durchgeführt. Da zwischen den 3 verwendeten Präparaten geringfügige Unterschiede im Kontraktionsgrad der Chromosomen auftraten, erfolgte eine Korrektur der einzelnen gemessenen Mikrometerwerte durch Umrechnung auf die mittlere Gesamtlänge der 3 Karyotypen

$$\left( \frac{\text{mittlere Gesamtlänge der 3 Karyotypen} \times \text{gemessener Wert}}{\text{Gesamtlänge des Einzelkaryotyps}} \right).$$

Der Normalkaryotyp wurde aus den Mittelwerten der normalen Chromosomen der einzelnen Typen errechnet. Die Relativwerte in den Karyogrammen sind auf das normale SAT-Chromosom (= 1,00) bezogen worden.

### 1. Der normale Karyotyp

In einer vorangegangenen Publikation (MICHAELIS u. RIEGER 1958) wurde summarisch über die Kennzeichen des haploiden Chromosomensatzes von *Vicia faba* berichtet, der aus fünf kleinen, subterminal inserierten Chromosomen (m oder st) und einem großen M- oder SAT-Chromosom mit median lokali-

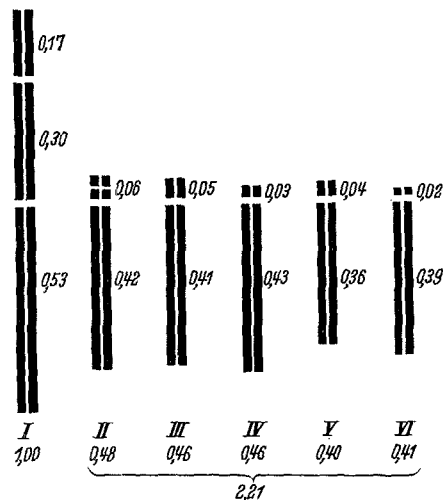


Abb. 1. Karyogramm des normalen, haploiden Chromosomensatzes von *V. faba*. Die Zahlen geben die relative Länge der betr. Chromosomenabschnitte, bezogen auf Chromosom I = 1,00, an (Mittelwerte aus 30 Metaphaseplatten).

siertem Centromer und einer einen Satelliten vom Chromosomenrestkörper abschließenden Sekundäreinschnürung besteht. Die m-Chromosomen des haploiden Chromosomensatzes konnten nach morphologischen Gesichtspunkten in 3 Gruppen unterteilt werden. Die Chromosomengruppe II—III umfaßte 2 Chromosomen mit längerem, zweigeteilten kurzen Arm, die Gruppe IV—V 2 Chromosomen mit kürzerem, nicht-zweigeteilten kurzen Arm und die Gruppe VI ein Chromosom mit sehr kleinem kurzen Arm. Durch die an verschiedenen Chromosomen erfolgten Umbauten, über die in der vorliegenden Publikation berichtet werden soll, war es möglich, alle m-Chromosomen mit Sicherheit voneinander zu unterscheiden. Nach den genauen Meßergebnissen stimmen die großen Arme der Chromosomen II, III, IV und VI längenmäßig überein. Statistisch zu sichernde Unterschiede wurden nicht gefunden (Abb. 1, Tab. 1). Dagegen ist der lange Arm von Chromosom V statistisch gesichert etwa 10% kürzer. Jeder der beiden Arme des SAT-Chromosoms ist in jedem Falle länger als die langen Arme der kurzen Chromosomen. Die Charakterisierung der kurzen Arme der 5 m-Chromosomen kann beibehalten werden. Allerdings tritt die Zweiteilung des kurzen Armes von Chromosom III nicht regelmäßig auf, so daß in den Diagrammen auf ihre Darstellung als charakteristisches Merkmal des Karyotyps verzichtet wurde.

Das Verhältnis der Länge von Chromosom I zur Gesamtlänge der 5 m-Chromosomen beträgt nach unseren Messungen 1:2,21 und steht damit in sehr guter Übereinstimmung mit den Ergebnissen von

BRAUER (1949), die ein Verhältnis von 1:2,2 angegeben hat. Die Länge des SAT-Chromosoms (ohne Colchicinbehandlung) betrug nach BRAUER 23,3  $\mu$  und beläuft sich in unserem Falle im Mittel auf 17,5  $\mu$ , d. h. die 100 Min. dauernde Einwirkung einer 0,05%igen Colchicininlösung verkürzte das Chromosom um 24,9%.

Tabelle 1. Absolute Längen der Chromosomenabschnitte in  $\mu$  nach 100 Min. Einwirkung einer 0,05%igen Colchicininlösung

	TI—III	TI—VI	IV
SAT	—	3,1 $\pm$ 0,3	2,9 $\pm$ 0,3
I SAT-Arm	7,2 $\pm$ 0,5	5,2 $\pm$ 0,6	5,1 $\pm$ 0,5
Langer Arm	9,5 $\pm$ 0,4	11,3 $\pm$ 0,8	9,2 $\pm$ 0,7
II Kurzer Arm	1,1 $\pm$ 0,1	1,1 $\pm$ 0,1	1,1 $\pm$ 0,1
Langer Arm	7,4 $\pm$ 0,3	7,4 $\pm$ 0,3	7,4 $\pm$ 0,3
Kurzer Arm	0,8 $\pm$ 0,1	0,7 $\pm$ 0,1	0,8 $\pm$ 0,1
III Langer Arm	4,9 $\pm$ 0,4	7,1 $\pm$ 0,3	7,1 $\pm$ 0,5
SAT	3,0 $\pm$ 0,3	—	—
IV Kurzer Arm	0,4 $\pm$ 0,1	0,4 $\pm$ 0,1	0,4 $\pm$ 0,1
Langer Arm	7,6 $\pm$ 0,6	7,4 $\pm$ 0,3	7,1 $\pm$ 0,5
V Kurzer Arm	0,5 $\pm$ 0,1	0,5 $\pm$ 0,1	1,9 $\pm$ 0,2
Langer Arm	6,1 $\pm$ 0,4	6,4 $\pm$ 0,4	5,1 $\pm$ 0,3
VI Kurzer Arm	0,2 $\pm$ 0,1	0,2 $\pm$ 0,1	0,3 $\pm$ 0,1
Langer Arm	6,9 $\pm$ 0,5	4,8 $\pm$ 0,3	6,9 $\pm$ 0,4

### 2. Die Strukturumbauten

#### a) Reziproke Translokation zwischen Chromosom I und Chromosom III (TI—III)

Hierbei war eine wechselseitige Segmentumlagerung zwischen dem Satelliten-Arm von Chromosom I und dem langen Arm von Chromosom III erfolgt (Abb. 2 u. 3). Eine genaue Lokalisation der Bruchpunkte war nicht möglich. Ein Bruchpunkt wird aber in etwa 1,4  $\mu$  Entfernung vom Centromer des

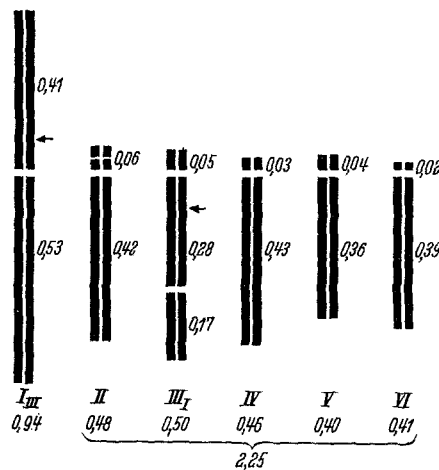


Abb. 2. Karyogramm des haploiden Chromosomensatzes nach der Translokation zwischen Chromosom I und III. Die Zahlen geben die relative Länge der betr. Chromosomenabschnitte, bezogen auf ein normales Chromosom I, an. Die Pfeile weisen auf die vermutlichen Reunionsorte hin.

III. Chromosoms vermutet, da bei der Mehrzahl dieser Chromosomen an diesem Ort eine deutlich hellere Stelle auftrat (Abb. 3), die an normalen III. Chromosomen fehlt. Sollte diese Stelle tatsächlich der Reunionsort sein, so wären etwa  $\frac{3}{4}$  des SAT-Armes und  $\frac{3}{4}$  des langen Armes von Chromosom III an der Translokation beteiligt, d. h. die translozierten Segmente wären etwa gleich groß und relativ lang, die Interstitialsegmente (IS in Abb. 4) dementsprechend relativ kurz.

Es gelang ohne Schwierigkeiten, aus dem translokationsheterozygoten Samen im Gewächshaus eine Pflanze heranzuziehen, die nach Selbstung Ansatz brachte, so daß im ersten Jahr 5 Samen geerntet werden konnten. Ein Same besaß den Normalkaryotyp, zwei waren homozygot und zwei heterozygot



Abb. 3. Der diploide Chromosomensatz einer für die Translokation I—III heterozygoten Pflanze. Der Pfeil deutet auf den vermutlichen Reunionsort (hellere Stelle) am Chromosom III hin (1500  $\times$ ).

für die Translokation I—III. Morphologische Unterschiede gegenüber dem Normalphänotyp konnten bisher weder bei Translokationsheterozygotie noch bei Translokationshomozygotie festgestellt werden.

Der Meioseablauf für reziproke Translokationen heterozygoter Formen ist durch bestimmte Eigentümlichkeiten ausgezeichnet. Die an der Translokation beteiligten Chromosomen treten in der Prophase (Zygotän-Pachytän) der ersten meiotischen Teilung in Abhängigkeit von der Länge der ausgetauschten Segmente nicht zu Bivalenten zusammen, sondern bilden als Folge der veränderten Homologieverhältnisse eine aus 4 Chromosomen bestehende Kreuzfigur, deren jeder Arm aus homologen Segmenten besteht. Diese Viererkonfiguration ist über die mittlere Prophase hinaus beständig, wenn in 3 oder allen 4 Segmentpaaren Chiasmata angelegt werden. Im ersten Falle entsteht ein Ketten-, im zweiten ein Ringverband. Echte Ketten und Ringe werden nur nach vollständiger Terminalisierung der Chias-

mata gebildet. Bei unvollständiger Terminalisierung oder lokalisierter Chiasmabildung wie im Falle von *Vicia faba* verbleiben zahlreiche Chiasmata an ihrem Anlageort und die Metaphasekonfigurationen weichen in ihrer Form mehr oder weniger von der echter Ketten bzw. Ringe ab.

Die vier Centromere der Verbände können in verschiedener Weise mit der Spindel in Kontakt treten. Bei der sogenannten alternierenden Einordnung werden die Centromere der beiden translozierten Chromosomen (in unserem Falle  $I_{III}$  und  $III_I$ ) auf den einen, die beiden nicht-translozierten Chromosomen (I und III) auf den anderen Pol ausgerichtet und die zugehörigen Chromosomen entsprechend verteilt. Bei diesem Einordnungs- und Verteilungsmodus sind die entstehenden Gonentypen funktionsfähig, wenn die Chiasmabildung auf die Endsegmente beschränkt ist, da sie das komplette Genom erhalten haben. Bei der sog. Adjacent-1-Verteilung wird I und  $III_I$  auf den einen und  $I_{III}$  und III auf den anderen Pol gelangen. Bei der Adjacent-2-Verteilung wird I und  $I_{III}$  auf den einen und III und  $III_I$  auf den anderen Pol verteilt werden. In beiden Fällen der Adjacent-Verteilung entstehen unter den oben genannten Bedingungen Gonen mit Duplikationen bzw. Defizienzen, d. h. unvollständigen Genomen, die im allgemeinen nicht funktionsfähig sind.

Nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit wäre zu erwarten, daß die Verteilungsmöglichkeiten im Verhältnis 1:1:1 auftreten. Dieses Verhältnis, das eine 66%ige Sterilität zur Folge haben würde, wurde aber bei den meisten der bisher beschriebenen strukturierten heterozygoten Pflanzen nicht realisiert. Bei bestimmten Gattungen bzw. Arten (z. B. *Oenothera*, *Triticum monococcum*, *T. durum*, wahrscheinlich Gerste und *Datura*, vgl. BURHAM 1956) werden 70—90% der Translokationsverbände so angeordnet, daß alternierende Chromosomen auf denselben Pol gelangen. Man spricht in diesem Fall von einer „gerichteten Segregation“. Pollen- und Eizellenabortionen sind dabei naturgemäß sehr niedrig. Bei anderen Arten, zu denen *Zea mays*, *Pisum sativum*, *Sorghum versicolor* und *Petunia* gehören, tritt keine

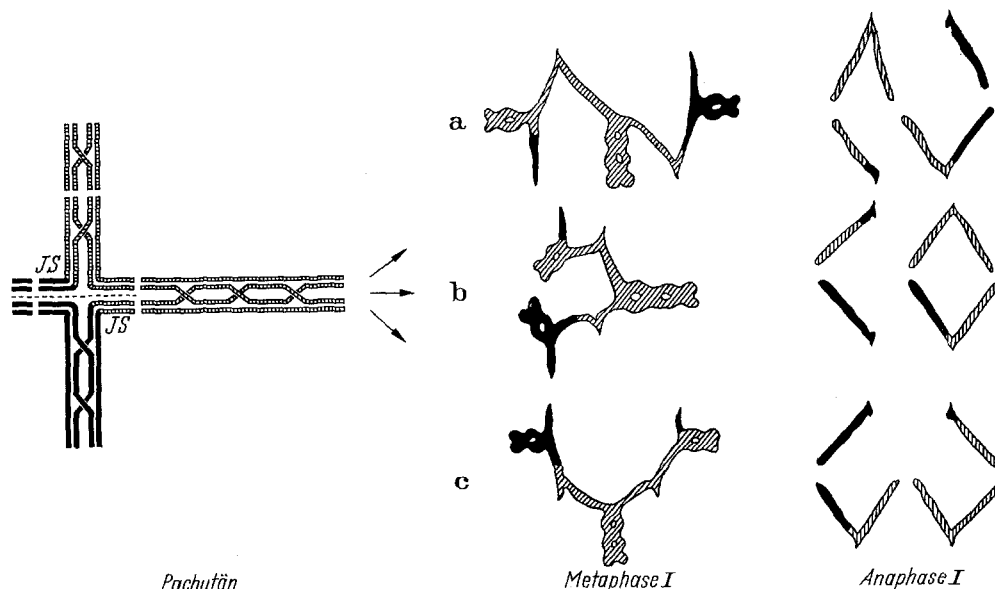


Abb. 4. Schematische Darstellung der wahrscheinlichen Pachytänpaarungskonfiguration von T I—III, der Einordnungsmodi in Metaphase I und der Verteilungsmodi in Anaphase I (a = Alternativverteilung, b = Adjacent-1-Verteilung, c = Adjacent-2-Verteilung). IS = Interstitialsegmente.

gerichtete Segregation auf. Alternierende und Adjacent-Verteilung sind ungefähr gleich häufig. Bei Fehlen einer „gerichteten Segregation“ des Viererverbandes ist es ohne weiteres verständlich, daß bei Vorliegen von Translokationsheterozygotie mit einer Fertilitätsverminderung zu rechnen ist.

In unserem Falle konnte eine Minderung des Samenansatzes nicht exakt festgestellt werden, da unter Gewächshausbedingungen auch normale Pflanzen schlecht ansetzen und Vergleichsmöglichkeiten fehlten.

Die Untersuchung der Meiose I brachte näheren Aufschluß über das Meioseverhalten der T I—III. Das Pachytänstadium ist allerdings bei *Vicia faba* schwer zugänglich, so daß sich die Untersuchungen auf die Metaphase I beschränken mußten. Rückschlüsse auf die früheren Stadien waren aber leicht möglich. In der Metaphase I wurde in allen Zellen ein „kettenförmiger“ Viererverband gefunden, dessen wahrscheinliche ungleichschenklige Pachytän-Paarungskonfiguration die Abb. 4 schematisch wiedergibt. Das ausschließliche Auftreten der Kettenverbände ist nach der Metaphase-I-Konfiguration des Translokationsverbandes auf den Ausfall der Chiasmabildung im kurzen Arm und im Interstitialsegment von Chromosom III in der Prophase zurückzuführen. Ebenso fehlt eine Chiasmabildung im Interstitialsegment (IS in Abb. 4) von Chromosom I. Das Fehlen der Chiasmabildung in den genannten Segmenten dürfte auf Paarungsausfall zurückzuführen sein (punktierter Bereich in Abb. 4).

Pollenuntersuchungen zeigten, daß bei Heterozygotie für T I—III etwa die Hälfte der Pollen (46,5%) geschrumpft oder kleiner als normal war. Dieses Ergebnis stimmt mit den Metaphaseauswertungen, bei denen das Verhältnis zwischen Alternativ- und Adjacent-1- bzw. Adjacent-2-Verteilung festgestellt werden sollte, gut überein (vgl. Tab. 2). Da 49% der

Tabelle 2

Pflanze	Präparat (Anthere)	Alternativ-Verteilung	Adjacent-1-Verteilung	Adjacent-2-Verteilung
U 59/3/5	A	18	1	18
	B	34	3	30
	C	9	1	9
	D	28	0	27
U 59/3/2	A	70	3	75
	B	30	1	29
Insgesamt:		189	9	188
Prozent:		49,0	2,3	48,7

Viererkonfigurationen mit alternierender Centromerenfolge in die Metaphaseplatte eingeordnet waren und 51% den Adjacent-Verteilungen folgten, ist eine Pollenabortion von ca. 50% zu erwarten. Schwer erklärbar ist die Tatsache, daß nur sehr wenig (2,3%) Viererkonfigurationen der Adjacent-2-Verteilung folgten. Es soll darauf noch einmal in der Diskussion zurückgekommen werden. Die Abb. 5—7 zeigen Aufnahmen der verschiedenen Einordnungstypen, wie sie schematisch in Abb. 4 dargestellt wurden. Bei Translokationshomozygotie war der Meioseablauf unter Bildung von 6 Bivalenten erwartungsgemäß vollständig normal.

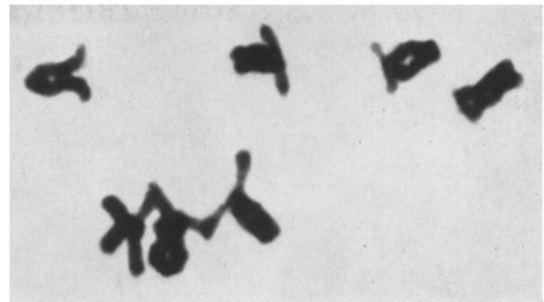


Abb. 5. Alternativverteilung.

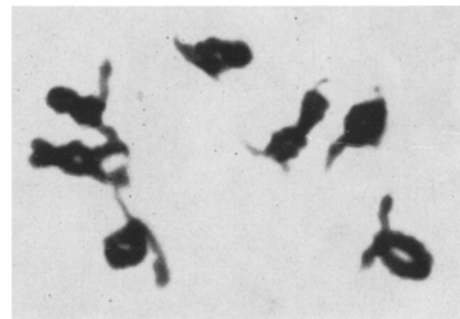


Abb. 6. Adjacent-1-Verteilung.

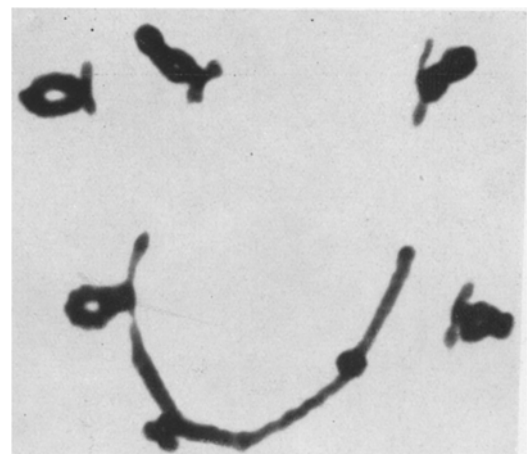


Abb. 7. Adjacent-2-Verteilung.

Abb. 5—7. Metaphasekonfigurationen nach Translokation zwischen Chromosom I und III (1500 X).

#### b) Reziproke Translokation zwischen Chromosom I und Chromosom VI (T I—VI)

Eine reziproke Translokation zwischen dem Endabschnitt des satellitenlosen Armes von Chromosom I und dem langen Arm von Chromosom VI führte zur Entstehung dieses Typs, dessen haploider Chromosomensatz schematisch in Abb. 8 wiedergegeben ist. Abb. 9 zeigt den heterozygoten, diploiden Chromosomensatz nach Eintritt von T I—VI. Im Fall dieser Translokation war es wegen der Unzugänglichkeit des Pachytäns ebenfalls nicht mit Sicherheit möglich, den Reunionsort festzulegen. An einzelnen translozierten Chromosomen VI fand sich — ebenso wie bei T I—III am dritten Chromosom — etwa  $1,8\mu$  vom Centromer entfernt auf dem langen Arm eine hellere Chromosomenstelle (Abb. 9). Sollte es sich hierbei tatsächlich um den Reunionsort handeln, müßte die in Abb. 10 wiedergegebene Paarungskonfiguration im Pachytän gebildet werden. Etwa  $\frac{2}{3}$  des langen Armes von Chromosom VI und  $\frac{1}{3}$  des langen Armes

von Chromosom I wären in diesem Fall an der Translokation beteiligt, d. h. ein relativ kurzes Segment von Chromosom I müßte gegen ein langes Segment von Chromosom VI ausgetauscht worden sein. Unverständlich bleibt die Tatsache, daß zwischen dem

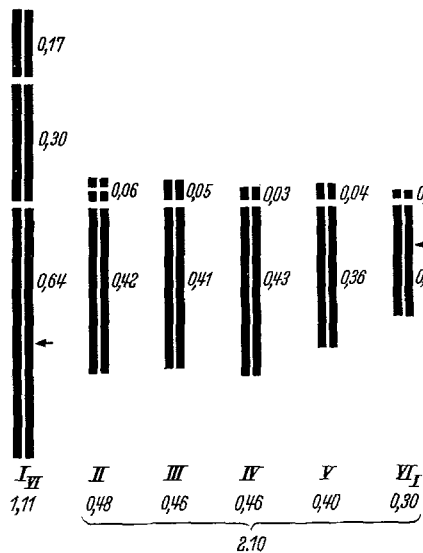


Abb. 8. Karyogramm des haploiden Chromosomensatzes nach der Translokation zwischen Chromosom I und VI. Die Zahlen geben die relative Länge der betr. Chromosomenabschnitte, bezogen auf ein normales Chromosom I, an. Die Pfeile weisen auf die vermutlichen Reunionsorte hin.



Abb. 9. Der diploide Chromosomensatz einer für die Translokation I bis VI heterozygoten Pflanze. Der Pfeil deutet auf den vermutlichen Reunionsort (hellere Stelle) am Chromosom VI hin (1500 X).

distalen Ende des langen Armes von Chromosom I und des translozierten Segmentes von Chromosom VI trotz der relativen Länge dieser Abschnitte keine Chiasmata gebildet werden. In der Metaphase wurden deshalb auch in diesem Falle nur „kettenförmige“ Viererkonfigurationen beobachtet (Abb. 11). In beiden Interstitialsegmenten trat regelmäßiger Austausch ein.

Untersuchungen über die Häufigkeit der Alternativ- und Adjacent-1-Verteilung in der Anaphase I waren beim Typ T I—VI nicht möglich. Die Schwierigkeit lag darin, daß nicht entschieden werden konnte, ob das translozierte Chromosom VI gemeinsam mit dem translozierten oder dem nicht-translozierten Chromosom I auf den gleichen Pol verteilt wurde. Mit Sicherheit konnte jedoch festgestellt werden, daß ganz im Gegensatz zu Typ T I—III in keiner Zelle eine Adjacent-2-Einordnung auftrat. In jedem Fall war ein Centromer eines kurzen Chromosoms und ein Centromer eines langen Chromosoms auf den gleichen Pol ausgerichtet. Dieser Befund deckt sich mit Fest-

stellungen von McCLINTOCK (1945), die bei *Neurospora* dann keine Adjacent-2-Verteilung nachweisen konnte, wenn Austausch in den Interstitialsegmenten auftrat. Nach derartigen Austauschvorgängen werden die beteiligten Chromosomen stets entgegengesetzten Polen zugeteilt, womit entweder Alternativ- oder Adjacent-1-Verteilung vollzogen wird. Demgegenüber trat nach Angaben von BURNHAM (1950a+b) in kettenförmigen Translokationsverbänden beim Mais Adjacent-2-Verteilung nicht oder nur selten auf, und zwar unabhängig von der Anzahl der Crossing-over-Vorgänge im Interstitialsegment, d. h. unabhängig von dessen jeweiliger Länge.

Bei Pollenuntersuchungen ließen sich beim Typ T I—VI 46,6% geschrumpfte und kleine Pollenkörner feststellen. Da die Adjacent-2-Verteilung in diesem

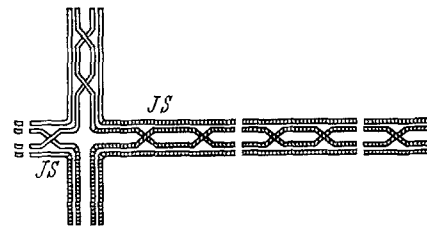


Abb. 10. Schematische Darstellung der wahrscheinlichen Pachytän-Paarungskonfiguration nach der Translokation I—VI (IS = Interstitialsegmente).

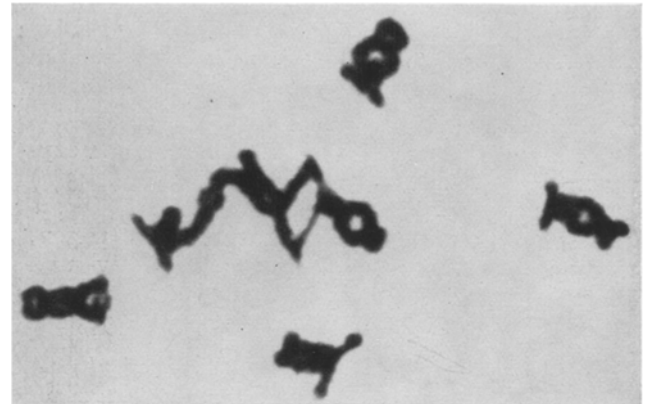


Abb. 11. Metaphase-I-Konfiguration nach Translokation I—VI (1500 X).

Falle nicht realisiert wird und die Adjacent-1-Einordnung unter der Annahme, daß Alternativ- und Adjacent-1-Einordnung die gleiche Chance haben aufzutreten, nicht häufiger als in 50% der Metaphaseplatten eintreten dürfte, müßten etwa 50% der Pollen voll funktionsfähig sein. Allerdings führt die Alternativverteilung bei Eintritt von Crossing-over in den Interstitialsegmenten nicht zu 100% funktionsfähigen Gonen und die Adjacent-1-Verteilung nicht zu 100% funktionsunfähigen Gonen, sondern beide Verteilungsmodi bringen teils funktionsfähige und teils funktionsunfähige Meioseprodukte hervor. SANSOME (1933) bezeichnete diesen Mechanismus als „half-disjunction“.

Auch bei diesem Typ konnte ohne Schwierigkeiten aus dem translokationsheterozygoten Samen eine Pflanze aufgezogen werden, von der zwei homozygote und zwei heterozygote Samen erhalten wurden. Der geringe Samenansatz hier wie im Falle T I—III resultierte aus der jahreszeitlich sehr späten Aufzucht des Samens unter Gewächshausbedingungen. Phänotypisch unterschieden sich die Pflanzen wenig von

denen mit dem Normalkaryotyp. Die translokationshomo- und heterozygoten Pflanzen scheinen weniger wüchsig und etwas frühreifer als normale zu sein. Diese Feststellung bedarf noch einer exakten Überprüfung. Der Meioseablauf bei Translokationshomozygotie war normal.

#### c) Diskussion des Meioseverhaltens der Translokationen

Im folgenden Abschnitt sollen unsere Befunde über die Einordnung der Translokationskonfigurationen in die Metaphase-I-Platte mit den am Mais von BURNHAM (1950 a+b) gewonnenen Untersuchungsergebnissen verglichen werden, da es sich hier um die am ehesten vergleichbaren Daten von translokationsheterozygoten botanischen Objekten handelt.

Danach ist einer der Faktoren, der die Einordnung der Translokationskonfigurationen in die Metaphase I und die Verteilung der beteiligten Chromosomen mit Sicherheit beeinflußt, das Fehlen oder Vorhandensein von Chiasmata in den Interstitialsegmenten. Für die am eingehendsten untersuchten Maistranslokationen, an denen Chromosom 6 beteiligt ist, ergeben sich nach BURNHAM (1950a, 1956) folgende Beziehungen zwischen den Crossing-over-Vorgängen in den Interstitialsegmenten der Viererverbände und der Chromosomenverteilung bei Translokationsheterozygotie:

1. Bei ringförmiger Translokationskonfiguration tritt nach niedriger Crossing-over-Frequenz (d. h. kurze Interstitialsegmente) mit großer Häufigkeit neben der Adjacent-1-Verteilung auch Adjacent-2-Verteilung ein. Demgegenüber erfolgt nach hoher Crossing-over-Frequenz (wenigstens ein langes Interstitialsegment) wenig oder gar keine Adjacent-2-Verteilung. Daraus ist zu folgern, daß nach Crossing-over in den Interstitialsegmenten die beteiligten Chromosomen bevorzugt auf entgegengesetzte Pole verteilt werden und Adjacent-2-Verteilung nur bei fehlendem Crossing-over eintritt, d. h. die Länge des Interstitialsegmentes, die den Eintritt von Crossing-over bestimmt, ist ein die Verteilung der Chromosomen beeinflussender Faktor.

2. Im Falle von Kettenverbänden tritt wenig oder gar keine Adjacent-2-Verteilung auf, unabhängig davon, wie lang das Interstitialsegment im Einzelfall ist. Kettenverbände spielen damit beim Mais im Vergleich mit den ringförmigen Konfigurationen eine Sonderrolle insofern, als Adjacent-2-Verteilung gar nicht oder nur sehr selten auftritt, und zwar unabhängig davon, in welcher Häufigkeit Crossing-over im Interstitialsegment erfolgt.

Andere Experimente zeigten, daß im Falle der Kettenverbände Alternativ- und Adjacent-1-Verteilung nach Crossing-over im Interstitialsegment etwa in gleicher Häufigkeit auftreten (BURNHAM 1950b). Während somit klare Daten zur Situation beim Mais zumindest für die Fälle vorliegen, in denen Chromosom 6 an der Translokation beteiligt ist, ist der der unterschiedlichen Chromosomenverteilung zugrundeliegende Mechanismus noch keineswegs klar und die hypothetischen Vorstellungen dazu sollen hier nicht näher erörtert werden.

Es kommt hier darauf an, die im Rahmen der Analysemöglichkeiten faßbaren Gemeinsamkeiten und Unterschiede zwischen den Mais- und *Vicia*-Translokationen herauszustellen. Es wurde bereits darauf

hingewiesen, daß die Chiasmata bei *Vicia faba* nicht terminalisieren und somit keine echten Ketten- oder Ringverbände wie nach vollständiger Terminalisation auftreten. Beide reziproken Translokationen waren durch den Ausfall der Chiasmabildung in je einem homologen Segmentpaar der vermutlichen Pachytänkonfiguration ausgezeichnet, so daß in beiden Fällen offene Metaphasekonfigurationen („Ketten“) auftraten. Im Falle der T I—III handelte es sich dabei um das Interstitialsegment des Chromosoms III (das gleiche gilt für das Interstitialsegment von Chromosom I), im Falle der T I—VI um Translokationssegment I—VI, während hier beide Interstitialsegmente am Austausch beteiligt waren.

Ganz im Gegensatz zur Situation beim Mais erfolgte bei der Translokation I—III in relativ hohem Umfang Adjacent-2-Verteilung der am offenen Translokationsverband beteiligten Chromosomen. Diese Verteilungsform entspricht genau der für die Mais-Ringverbände gefundenen, d. h. geringer oder fehlender Austausch im Interstitialsegment führte zu einem erhöhten Anteil von Adjacent-2-Verteilung. Das Verhalten der Translokationskonfiguration I—VI mit hoher Crossing-over-Frequenz in den Interstitialsegmenten entspricht dem der Kettenverbände beim Mais, bei denen ebenfalls keine Adjacent-2-Verteilung auftritt. Die für den Mais gültige Regel, daß Kettenverbände nach Eintritt reziproker Translokationen in praktisch allen Fällen keine Adjacent-2-Einordnung erfahren, gilt demnach für *Vicia faba* nicht. Vielmehr ergibt sich eine Beziehung zwischen dem Eintritt und Ausfall der Chiasmabildung im Interstitialsegment und dem anschließenden Verteilungsmodus der an der Translokation beteiligten Chromosomen. Diese Unterschiede im Verhalten der Mais- und *Vicia*-Translokationsverbände könnten möglicherweise durch die lokalisierte Chiasmabildung bei *Vicia faba* bedingt sein, die dazu führt, daß die *Vicia*-Kettenverbände nach Crossing-over im Interstitialsegment ein ähnliches Verhalten zeigen wie die Ringverbände beim Mais.

#### d) Inversion im V. Chromosom

Bei diesem Umbautyp, dessen Karyogramm in Abb. 12 und dessen diploider, heterozygoter Chromosomensatz in Abb. 13 wiedergegeben sind, befürdet

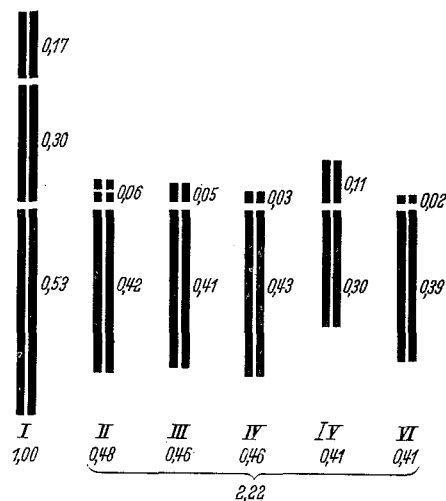


Abb. 12. Karyogramm des haploiden Chromosomensatzes nach Eintritt einer perizentrischen Inversion in Chromosom V. Die Zahlen geben die relative Länge der betr. Chromosomenabschnitte, bezogen auf ein normales Chromosom I, an.

sich das Centromer des V. Chromosoms nicht subterminal, sondern submedian lokalisiert. Zur Entstehung eines derartigen Chromosomenumbaus sind theoretisch drei, in der Abb. 14 schematisch dargestellte Möglichkeiten denkbar. Entweder es ist nach 2 Bruchereignissen eine interkalare, perizentrische Inversion eingetreten (Abb. 14a), oder es hat nur ein

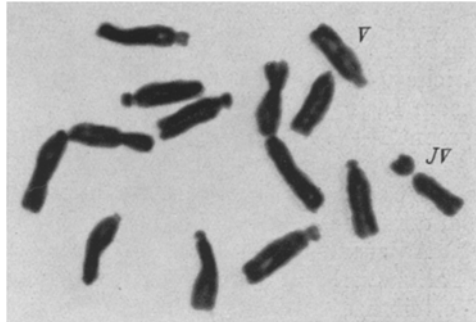


Abb. 13. Der diploide Chromosomensatz einer für die Inversion im V. Chromosom heterozygoten Pflanze (1500  $\times$ ).

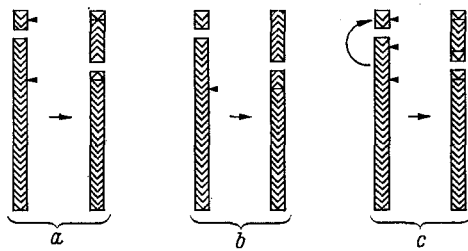


Abb. 14. Drei mögliche Entstehungsweisen des Chromosomenumbaus im V. Chromosom. a) Interkalare, perizentrische Inversion, b) endständige, perizentrische Inversion, c) intrachromosomale Transposition.

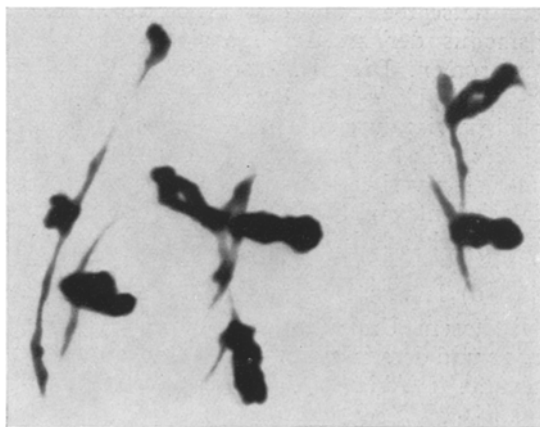


Abb. 15. Metaphase-I-Konfiguration in einer für die Inversion im V. Chromosom heterozygoten Pflanze. Links das ungleiche Bivalent (1500  $\times$ ).

Bruchereignis stattgefunden und das unbeschädigte Ende des kurzen Chromosomenarmes wurde an die Bruchstelle des langen Armes angeheftet, wobei ein freies Bruchende offen geblieben wäre (endständige, perizentrische Inversion). Die zweite Möglichkeit scheidet praktisch aus, da bisher noch in keinem Fall nachgewiesen werden konnte, daß natürliche Chromosomenenden (sog. Telomeren) mit offenen Bruchstellen Reunionen einzugehen in der Lage sind. Als dritte Möglichkeit wäre eine sogenannte intra-chromosomale Transposition („Shift“) denkbar. Es handelt sich hierbei um einen Chromosomenumbau als Folge von 3 Brüchen mit Einbau eines interkalaren Segmentes in eine neue Position des gleichen Chromosoms (Abb. 14c). Endgültig kann zwischen den 3 Möglichkeiten bisher nicht entschieden werden.

Wahrscheinlich wird es sich um eine Inversion handeln, wie sie nach Abb. 14a entstehen kann. In der Metaphase I der Meiose erscheint die Paarungskonfiguration erwartungsgemäß als heteromorphes Bivalent (Abb. 15). Mit großer Sicherheit kann angenommen werden, daß zwischen den im Umbau einbezogenen Chromosomensegmenten keine Chiasmabildung eintritt, da sie bei Heterozygotie schon in frühen Diakinesestadien ungepaart auftreten. Im homozygoten Zustand paart das die Inversion enthaltende Chromosom V normal, Chiasmata werden in beiden Chromosomenarmen angelegt. Der Ausfall der Chiasmabildung bei Inversionsheterozygotie dürfte der Grund dafür sein, daß die Inversion ohne Schwierigkeiten auf die Nachkommenschaft weitergegeben wird. Austauschvorgänge in perizentrischen Inversionen führen mit Ausnahme des Zweistrangaustausches zu nichtfunktionsfähigen Gonon mit Defizienzen und Duplikationen und damit zu mehr oder weniger starken Sterilitätserscheinungen. In Übereinstimmung damit gehören die meisten in Wildpopulationen von Dipteren und Pflanzen aufgefundenen Inversionen zum parazentrischen Typus. Pollenanomalien und Sterilitätserscheinungen waren bei Heterozygotie für unseren Umbautypus nicht festzustellen. Die Pflanzen unterscheiden sich weder im hetero-, noch im homozygoten Zustand phänotypisch von denen des Normalkaryotypes.

### Schlußbemerkungen

Für bestimmte zytologische Untersuchungen an Chromosomen (z. B. die quantitative und qualitative Erfassung experimentell induzierter Chromosomenaberrationen) ist es von Vorteil, ein Objekt zu verwenden, daß sich 1. leicht handhaben und präparieren läßt, 2. so robust ist, daß es eine Kultur unter Laborbedingungen gut verträgt, 3. einen hohen Mitose-Index aufweist und 4. einen Karyotyp besitzt, dessen Chromosomen morphologisch alle ohne Schwierigkeiten zu unterscheiden sind. *Vicia faba* besitzt diese Eigenschaften in hohem Maße mit der einen Ausnahme, daß die 5 Paar m-Chromosomen des Normalkaryotypes nur schwer und unsicher voneinander zu unterscheiden sind. Die in den vorangegangenen Abschnitten beschriebenen Strukturumbauten könnten dazu dienen, diesen Nachteil zu beheben, wenn es über Kreuzungen und Selbstungen gelingt, einen Karyotyp aufzubauen, dessen kleine Chromosomen sich morphologisch klar unterscheiden. Darüber hinaus bieten die Strukturumbauten in homozygoter Form bei Mischanbau mit dem Normalkaryotyp die Möglichkeit, den Fremdbefruchtungsprozentsatz von *Vicia faba* exakt festzulegen und damit weiteren Einblick in die Blütenbiologie dieser Art zu erlangen. Schließlich können die beschriebenen hetero- und homozygoten Umbautypen auf ihren Selektionserfolg untereinander und mit dem Normalkaryotyp in synthetisch chromosomal polymorphen Populationen untersucht werden, wobei sich möglicherweise ein nicht unwichtiger Einblick in die Anpassungs- und Überlebenswerte der neuen Balanceverhältnisse der Karyotypen ergeben könnte.

### Summary

The karyotypes and the meiotic behaviour of two spontaneous reciprocal translocations and one peri-

centric inversion are described. One of these translocations was characterized by chiasma-formation in the interstitial-segments, the other was not. The types of orientation and distribution of the chromosomes from the chain-configurations in meta-anaphase I are specified, compared mutually and with those of translocation rings and chains in maize and the similarities and differences are pointed out. In the range of the heterozygous pericentric inversion there was no pairing in meiotic prophase and therefore no chiasma formation and sterility. It will be tried to cross especially one of the translocations with the inversion-type in order to rebuild the karyotype of *Vicia faba*. In this case it would be possible to distinguish between all five pairs of small chromosomes according to their morphological structure, a possibility very important in localizing chromosome aberrations on the chromosomes of *Vicia faba*.

## Literatur

1. BRAUER, I.: Experimentelle Untersuchungen an Wurzelspitzenmitosen von *Vicia faba*. I. Normalverhalten. *Plan. a* **36**, 411—423 (1949). — 2. BURNHAM, C. R.: Chromosome segregation in translocations involving chromosome 6 in maize. *Genetics* **35**, 446—481 (1950a). — 3. BURNHAM, C. R.: Chromosome segregations in chain-forming translocations in maize. *Genetics* **35**, 99 (Abstr.) (1950b). — 4. BURNHAM, C. R.: Chromosomal interchanges in plants. *Bot. Rev.* **22**, 419—550 (1956). — 5. McCLINTOCK, B.: *Neurospora*. I. Preliminary observations of the chromosomes of *Neurospora crassa*. *Am. J. Bot.* **32**, 671—678 (1945). — 6. MICHAELIS, A., u. R. RIEGER: Cytologische und stoffwechselphysiologische Untersuchungen am aktivem Meristem der Wurzelspitze von *Vicia faba* L. II. Präferentielle Verteilung der chromosomalen Bruch- und Reunionspunkte nach anaerober Quellung der Samen. *Chromosoma (Berl.)* **9**, 514—536 (1958). — OCKEY, C. A.: An interchange heterozygote in *Vicia faba*. *Nature* **179**, 740—741 (1957). — 8. SANSOME, E. R.: Segmental interchange in *Pisum*. II. *Cytologia* **5**, 15—30 (1933).

Aus dem Botanischen Institut der Päd. Hochschule Potsdam-Sanssouci, Abt. Spezielle Botanik

## Über experimentell ausgelöste vegetative Spaltungen und Umlagerungen an chimärischen Klonen, zugleich als Beispiele erfolgreicher Staudenauslese

### I. *Pelargonium zonale* Ait. „Madame Salleron“

Von F. BERGANN und L. BERGANN

Mit 18 Abbildungen

#### A. Einleitung

Daß bei vegetativer Vermehrung auch die buntesten Heterozygoten eine ganz konstante Nachkommenschaft ergeben, ist, seit ERWIN BAUR 1924 diesen Satz prägte, eine bekannte Grundregel in der Pflanzenzüchtung geworden. In der Tat ist Verklonung das bewährte Mittel, aus einer Mutterpflanze zahlreiche Tochterindividuen gleichen Erbgehaltes zu erzielen — allerdings nur unter gewissen Voraussetzungen.

Einmal darf die Einheitlichkeit des Erbgutes innerhalb des zu vermehrenden Klones nicht durch somatische Mutationen beeinträchtigt werden. Inwieweit diese Bedingung während langjähriger vegetativer Vermehrung, oft unter mehr oder weniger bewußter Klonauslese, gewahrt bleibt, ist nicht immer leicht kontrollierbar.

An den bekanntlich stets geschichteten Sproßscheiteln der Angiospermen treten Mutationen streng schichtengebunden auf. Sie sind intraindividuelle Ereignisse des Sinnes, daß der betroffene Sproßscheitel niemals homogen in allen seinen Zellen, sondern stets nur partiell abgeändert wird. Deshalb können sich somatische Mutationen in der Mehrzahl der Fälle, selbst wenn sie dominant sind, gar nicht manifestieren, nämlich dann nicht, wenn sie in einer Schicht erfolgen, die für eine Manifestation des abgeänderten Merkmales gewissermaßen „nicht zuständig“ ist (BERGANN 1954, 1955). Die durch den Mutationsakt notwendigerweise entstehenden Periklinalchimären müssen daher in der Mehrzahl der Fälle Kryptochimären sein, ihnen liegen positionelle Kryptomutationen (positionell inaktive Mutationen) zugrunde. Zeigen sich an solchen Krypto-

chimären eines Tages Sproßvarianten, dann muß damit gerechnet werden, daß diese „Sports“ gar nicht auf neuauftretende Mutationen zurückgehen, sondern auf solche, die sich schon Jahre oder gar Jahrzehnte vorher ereigneten. Derartige Sproßvarianten haben zwar Erbänderungen zu ihrer Voraussetzung, aber ihr Auftreten an bestimmtem Ort und zu bestimmter Zeit hat mit dem Mutationsereignis selbst nichts mehr zu tun — ihre Manifestation ist ein rein histogenetischer Vorgang. Denn „Sports“ dieser Art kommen nicht zustande durch Mutationsgeschehnisse, also Ereignisse innerhalb der einzelnen Zelle, sondern ausgesprochen extrazellulär, nämlich lediglich durch Schichtenumlagerungen an mutierten Sproßscheiteln.

Tatsächlich können die Einzelglieder gewisser „Klone“ untereinander einheitlich und im Sinne des Sortentypus identisch bleiben, trotz des Umstandes, daß jedes Individuum in seinen Sproßscheitelschichten zwei oder auch drei durchaus verschiedenartige Idiotypen nebeneinander und unabhängig voneinander enthält, dann nämlich, wenn sich der Klon im Laufe seiner Entwicklung infolge des Eintretens von somatischen Mutationen periklinalchimärisch konstituiert hat. Daß bei Klonpflanzen von vornherein überaus häufig Periklinalchimäre vorliegt, ist bekannt (BERGANN 1957), und man sollte sich fragen, ob es sinnvoll ist, bei der vegetativen Vermehrung derartiger Formen noch von Verklonung zu sprechen (vgl. REICHARDT 1955, auch Internat. Code der bot. Nomenklatur C 29 (e), Deutsche Fassung 1954, S. 74/75).

Wenn begründete Veranlassung vorliegt, die Zahl der innerhalb eines Klones auftretenden mutativen