

Die Übertragung der Rostresistenz aus *Agropyrum intermedium* in den Weizen durch Translokation

A. WIENHUES

Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung (Erwin-Baur-Institut), Köln-Vogelsang

The Transfer of Rust Resistance by Translocation from *Agropyrum intermedium* to Wheat

Summary. 1. Radiation of hybrids of *Triticum aestivum*, with a resistance carrying *Agropyrum intermedium* chromosome resulted in translocations between the alien and various wheat chromosomes. Nearly 5% of plants with the resistance factor had these translocations.

2. In our material the translocations are reciprocal: in most cases part of a wheat chromosome is transferred to the *Agropyrum* chromosome and in nearly 30% the *Agropyrum* resistance is transferred to a wheat chromosome. Transmission through pollen and normal distribution of the dominant factor to the offspring depend on how much of the wheat chromosome is retained.

3. Eight homozygous lines with 42 chromosomes could be selected from a total of 44 plants with translocation chromosomes. These are comparable to the addition lines in their fertility and yield, but have better chromosomal stability. There is no difficulty in transferring the *Agropyrum* factor from these lines to other wheat varieties by crossing.

4. When a small piece of a wheat chromosome is translocated to the *Agropyrum* telochromosome a tendency exists for this new translocation chromosome to be added to the whole wheat chromosome complement. The yield capacity in the field of these new 44 chromosome lines seems to be somewhat better than that of the former ones. Very likely this is due to the decrease of *Agropyrum* chromosome length produced by radiation.

5. Four constant lines with substitution of one pair of wheat chromosomes by one of *Agropyrum* were selected from the offspring of 47 plants which had lost one whole wheat chromosome after radiation. The lack of one pair of chromosomes has different effects. After backcrosses to normal wheat and subsequent selection of plants with the substituted chromosome one of these lines gave better yield than the original one.

Einleitung

Das Wildgras *Agropyrum intermedium* enthält Resistenzfaktoren gegen verschiedene Weizenkrankheiten, die sich einfach dominant vererben und die jeweils auf bestimmten bekannten Chromosomen lokalisiert sind. Das Besondere an diesen Resistzenzen ist ihre umfassende Wirkung gegen alle bisher bekannten Biotypen des Weizen-Braun-, Gelb- oder Schwarzrostes, wie es sie in dieser Form unter den Arten des Weizens nicht gibt. Die Übernahme dieser Resistenzfaktoren aus *Agropyrum* in den Weizen durch einfache Kreuzung ist erschwert durch die Nichthomologie der Genome der beiden Arten. Durch Kreuzungen und langjährige Selektion konnten bisher lediglich Additionsbastarde hergestellt werden, bei denen zunächst ein ganzes Genom, später ein einzelnes Chromosom bzw. Chromosomenpaar mit Resistenz gegen Braunrost addiert war. Jetzt konnte die Wirkung des Fremdchromosoms neben den Chromosomen des Weizens genauer untersucht werden. Die Prüfung von Additionslinien im Feldbestand zeigte, daß negative Nebenwirkungen, wie Verzögerung der Entwicklung, durch geeignete Weizenkreuzungspartner zu kompensieren oder durch Verkürzung des *Agropyrum*-Chromosoms zu verbessern sind.

Es gelang, sortenähnliche Additionslinien mit Resistenz herzustellen. Die Stabilität dieser Formen wird aber dadurch immer wieder gefährdet, daß durch gelegentliche Elimination des Fremdchromosoms bei der Gametenbildung die *Agropyrum*-Faktoren verlorengehen können.

Es schien darum erstrebenswert, zu versuchen, das *Agropyrum*-Chromosom noch fester in den Weizenchromosomensatz einzubauen. Hierfür bieten sich zwei Möglichkeiten an, die beide theoretisch zu stabilen 42chromosomigen Bastarden führen: 1. Ersatz eines ganzen Weizenchromosoms durch das *Agropyrum*-Chromosom (Substitution) und 2. Stückaustausch zwischen einem Weizen- und dem *Agropyrum*-Resistenzchromosom (Translokation).

Der Austausch von Chromosomenstücken zwischen Nichthomologen, wie hier zwischen dem *Agropyrum*-Resistenz- und einem beliebigen Weizenchromosom, ist mit Hilfe von Bestrahlungen, die Chromosomenbrüche auslösen, technisch durchaus zu verwirklichen. Schwieriger ist dann der nächste Schritt, durch entsprechende Selektion die geeigneten Translokationen zu finden und konstant zu erhalten.

Für den Weizen wurde über die ersten planmäßigen Experimente dieser Art von SEARS (1956) berichtet. Es gelang ihm, ein Stück eines *Aegilops-umbellulata*-Chromosoms mit Resistenz gegen verschiedene Rassen des Weizenbraunrostes an ein Chromosom des Chinesen-Weizens zu translozieren, welches nachträglich als 6B identifiziert wurde. ELLIOTT (1959) hatte bei Bestrahlungsversuchen mit dem amerikanischen Sando-Material aus Kreuzungen von *Triticum* mit *Agropyrum elongatum* ein Translokationschromosom hergestellt mit Schwarzrostresistenz aus der Wildart. KNOTT (1961) berichtet ebenfalls von Translokationen, bei denen aus *Agropyrum elongatum* sowohl ein Schwarz- wie ein Braunrostresistenzfaktor übertragen wurden. Aus bestrahlten Roggenweizenbastarden konnten ACOSTA (1962), BRAVO (1963) und DRISCOLL und JENSEN (1963) je eine Translokation mit Schwarzrostresistenz isolieren. Über den Nachbau und die Leistung dieser Typen ist bisher noch wenig bekannt.

Im folgenden soll über den Erfolg der Bestrahlungs- und Selektionsversuche an unserem *Agropyrum intermedium*-Bastardmaterial berichtet werden, die von 1954 bis 1965 durchgeführt wurden. Angestrebt wurde die Übertragung der Braunrostresistenz aus *Agropyrum* in leistungsfähige Weizensorten.

Material und Methode

Als Material für die Bestrahlungen diente eine 44chromosomige Additionslinie, die aus der Rückkreuzung einer eigenen 56chromosomigen Weizenqueckenbastardlinie entwickelt wurde (WIENHUES 1960). Die für die Rückkreuzung verwendete Winterweizensorte war Heine IV.

Es wurden folgende Chromosomentypen benutzt:

$$\begin{array}{ll} 2n = 44 & 2n = 42 + 2 \text{ Agr.}, (\text{2 Telochr.}) \text{ bivalent} \\ 2n = 43 & 2n = 42 + 1 \text{ Agr.}, (\text{Telochr.}), F_1 \text{ aus} \\ & 2n = 44 \times 2n = 42 \text{ univalent} \\ 2n = 43 & 2n = 42 + 1 \text{ Agr.}, (\text{Isochr.}) \text{ univalent.} \end{array}$$

Bestrahlt wurden sowohl Körner als auch ganze Pflanzen. Die Körner wurden mit Röntgenstrahlen der Dosis 1800 kr behandelt, gleich danach als Herbstaussaat in Beeten ausgelegt und im Frühjahr ausgepflanzt (Serie K I—V). Pflanzen aus 43chromosomigen Körnern wurden sofort in X_1 zytologisch untersucht, Pflanzen aus 44chromosomigen Körnern vorher durch Kreuzung der X_1 mit normalem *Triticum* auf 43 Chromosomen reduziert ($2n = 44 \times 2n = 42 = 2n = 43$).

In den Jahren 1958—1961 konnten Kobalt 60-Strahlen verwendet werden. Hier wurden je etwa 30 Pflanzen in Töpfen, alle 43chromosomig, im Stadium kurz vor der Meiosis mit 1500 kr bestrahlt (Serie M I—IV). Der Pollen dieser Pflanzen wurde zum Teil zur Bestäubung von normalen Eizellen aus *Triticum aestivum* (Heine IV) benutzt. Körner sowohl aus der Kreuzung wie aus der Selbstung der kobaltbestrahlten Pflanzen wurden ausgelegt und im folgenden Jahr alle Pflanzen mit dem *Agropyrum*-Merkmal „Braunrostresistenz“ einzeln zytologisch untersucht. Bei den Serien III und IV wurde zweifache Bestrahlung desselben Materials dadurch erreicht, daß Pflanzen aus bestrahlten Körnern noch einmal im Meiosis-Stadium bestrahlt wurden.

Mit Hilfe von künstlichen Braunrostinfektionen mit Rassengemischen im Gewächshaus kann die Selektion wesentlich erleichtert werden. Die *Agropyrum*-Resistenz ist ein einfach spaltendes, dominantes Merkmal, Keimlings- und Feldresistenz entsprechen einander. Die Fixierung zur Zeit der Meiosis für die zytologische Untersuchung kann auf die Pflanzen beschränkt werden, die das *Agropyrum*-Merkmal Resistenz enthalten, wenn vor dem Auspflanzen ins Feld alle anfälligen Pflanzen auf Grund der Gewächshausprüfung entfernt waren. (Der Braunrostbefall im Feld tritt erst nach der Blüte des Weizens auf.) Das bedeutet zum Beispiel für Nachkommenschaften aus 43chromosomigen Pflanzen in den Serien M I—IV eine Reduktion der zu verarbeitenden Pflanzenzahl um 75% (25% resistente Pflanzen). Ferner genügen zur Infektion relativ kleine Zahlen an Keimlingspflanzen ohne daß diese Nachkommenschaften in den Feldanbau kommen, um über die Spaltungsverhältnisse von Einzelpflanzen orientiert zu sein.

Die zytologische Selektion der Translokationspflanzen geht von der Voraussetzung aus, daß das Resistenzchromosom aus *Agropyrum* nur dann mit einem Weizenchromosom paaren kann, wenn es durch Austausch verändert ist. Das normale *Agropyrum*-Chromosom paart nicht mit irgendeinem Weizenchromosom. Wie Bruch und Verheilung, ausgelöst durch Bestrahlung, vor sich gehen können, soll das einfache Modell veranschaulichen (Abb. 1). Auf Grund früherer Befunde hat sich gezeigt, daß die Resistenzgene nahe am Spindelpunkt lokalisiert sind (in der Zeichnung angedeutet durch Querstrich). Das *Agropyrum*-Chromosom ist dadurch markiert, daß es

telochromosom ist. Je nach der Lage der Bruchstelle entstehen verschiedene Translokationschromosomentypen: 1. Bruchstelle zwischen Genort und Chromosomenende ergibt ein Resistenzchromosom mit *Agropyrum*-Spindelpunkt. Mehr als ein Arm eines Weizenchromosoms und sein Centromer sind verlorengegangen. 2. Bruchstelle zwischen Genort und Spindelpunkt gibt ein Resistenzchromosom mit *Triticum*-Spindelpunkt und mindestens einem ganzen Arm eines Weizenchromosoms. In beiden Fällen wird die Paarung mit dem homologen normalen Weizenchromosom die Translokationschromosomen zu einem Trivalent vereinigen können. 3. Für die Auslösung eines interkalaren Austausches sind zwei Bruchstellen nötig; es entsteht dann eine Bivalentpaarung mit dem normalen Chromosom. Diese Art des Austausches kann durch zwei aufeinanderfolgende Bestrahlungen ausgelöst werden, wie sie in den Serien III und IV vorgenommen wurde. Die direkte Selektion nach der Bestrahlung betrifft also zunächst alle Pflanzen mit dem *Agropyrum*-Merkmal Resistenz, deren Chromosomen in der Meiosis vollständig paaren, entweder als Bivalente oder als 20 Bivalente + 1 Trivalent.

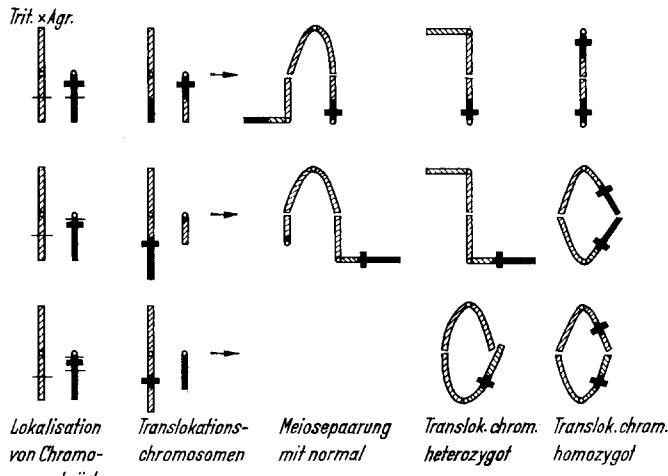


Abb. 1. Die Entstehung verschiedener Translokationschromosomentypen nach Bruch und Wiederherstellung eines *Agropyrum*-Telochromosoms mit einem Weizenchromosom. Im *Agropyrum*-Chromosom (schwarz) ist durch Querstrich der Genort für Resistenz markiert. Paarungskonfiguration mit dem entsprechenden normalen Weizenchromosom

Ausbeute an Translokationspflanzen mit *Agropyrum*-Resistenz nach Bestrahlung

Einen Überblick über den Umfang des bestrahlten Materials gibt die Tab. 1. Insgesamt wurden etwa 13000 verschiedene Individuen, je aus einem Korn oder einem Gameten, untersucht, etwa 2000 davon enthielten das *Agropyrum*-Merkmal. Aus 661 zytologisch untersuchten konnten 44 Pflanzen mit Translokation des *Agropyrum*-Chromosomenstückes gefunden werden. [Außer den Translokationen finden sich in etwa dem gleichen Prozentsatz Pflanzen (47), in denen anscheinend ein Weizenchromosom vollständig eliminiert ist. Hier paaren die Chromosomen in 20 Bivalenten und zwei Univalenten, eins davon ist aus *Agropyrum*. Diese Pflanzen wurden getrennt nachgebaut, da man hier mit der Möglichkeit rechnen kann, konstante Substitutionen zu entwickeln. Sie werden am Schluß gesondert besprochen.]

Ob Körner oder Pollenmutterzellen bestrahlt wurden, spielt für den Erfolg bei der Auslese auf Translokationen anscheinend keine sehr große

Tabelle 1. Ergebnisse der Bestrahlung von Körnern mit Röntgenstrahlen (KI – V) und von ganzen Pflanzen im Stadium kurz vor der Meiose mit Kobalt-60 (MI – MIV). Kreuzung der X₁, Selektion durch zytologische Untersuchung.

Rolle. Beim Vergleich der Ergebnisse der Serien K I-IV und M I-III (Tab. 2) liegen die Prozentsätze bezogen auf die Anzahl der untersuchten resistenten Pflanzen etwa gleich hoch (6,3 und 5,7%). Unter den PMZ-bestrahlten Individuen werden etwas mehr Pflanzen mit Bivalent- als mit Trivalent-paarung gefunden.

Tabelle 2. Ergebnisse der zytologischen Untersuchungen an den bestrahlten Serien.
Vergleich Körner-Meiosebestrahlung.

	Pfl. resist. zytol.	Pflanzenzahl in % 2 n			
		43 III	42 21	42 20	Transl.
K I-IV	206	4,4	1,9	4,9	6,3
M I-III	333	2,4	3,3	7,8	5,7
K I+III 2n42+1telo	68	8,8	—	4,4	8,8
K II+IV 2n42+2telo	48	8,3	—	12,7	8,3
K V 2n42+1iso	68	1,5	1,5	11,8	3,0

Tabelle 3. Ergebnisse der zytologischen Untersuchung an Nachkommen aus 43chromosomigen Pflanzen mit Telo- und Isochromosom.

	2n 42 anfällige	Pflanzenzahl in %	
		aus 42 + 1 telo MIV	aus 42 + 1 iso KV
2n44 21 II	+ 2 iso + 1 iso + 1 telo + 2 telo (II)	75,9	76,0
2n43 21 II	+ 1 iso + 1 telo	17,2	—
2n42 21 II	+ 1 III	57,8	40,1
2n42 21 II	20 II	9,6	40,4
2n42 21 II	20 + 1 iso	9,6	1,5
2n41	+ 1 normal 20 + 1 telo + 1 normal	5,8	1,5
Σ Pfl. resistant zytolog.		52	68

Innerhalb der Gruppe der Körnerbestrahlten bestehen allerdings Unterschiede je nach dem für die Bestrahlung verwendeten Chromosomentyp. Während es gleich ist, ob ein *Agropyrum*-Telochromosom ein oder zweimal im Korn vorhanden ist ($2n = 42 + 1t$ oder $2n = 42 + 2t$), wird der verdoppelte Chromosomenarm im Isochromosom prozentual weniger an Translokationen beteiligt (3% gegenüber 8,3 bzw. 8,8% aus dem Telochromosom) (Tab. 2). Als Isochromosom scheint das Univalent in allen Teilungsvorgängen und vor allem auch beim Durchgang durch den Pollen stark benachteiligt zu sein. Die Zusammensetzung der zytologisch untersuchten Pflanzen aus der Nachkommenschaft von Pflanzen mit $2n = 42 + \text{iso}$ (KV) und Pflanzen mit $2n = 42 + \text{telo}$ (MIV) (Tab. 3) zeigt, daß Isochromosomen kaum durch den Pollen übertragen werden, denn der Prozentsatz aller 44chromosomigen Pflanzen beträgt in KV 4,5%, in MIV 17,2%. Bei 52% der Nachkommen sind aus Isochromosomen wieder Telochromosomen geworden. Für die Auslösung von Translokationen in diesem Material scheint also die Anzahl der Genorte, die zur Bestrahlung angeboten werden, nicht so sehr von Bedeutung zu sein wie ihre Lage auf getrennten Chromosomenelementen.

In den Serien M I-IV wurde Pollen der bestrahlten Pflanzen zur Bestäubung mit normalem Weizen

verwendet, um pollenverträgliche, gute Translokationen zwischen einem Weizen- und dem *Agropyrum*-Chromosom zu selektionieren. Die Zahlen in Tab. 4 zeigen, daß ein Unterschied in der Übertragungsrate schon des unveränderten *Agropyrum*-Chromosoms besteht. Je nachdem, ob es durch Pollen oder durch Eizellen + Pollen (aus Selbstung der $2n = 43$ Pfl.) übertragen wird, beträgt der Unterschied 5,3 zu 17,8%. Trotzdem ist der Prozentsatz an Translo-

pflanzen aus der Bestrahlungsserie KV (aus $2n = 42 + \text{iso}$) und MIV (aus $2n = 42 + \text{telo}$). Die Häufigkeit an Pflanzen mit unverändertem *Agropyrum*-Chromosom ist in beiden Serien am größten, nur wenige Pflanzen spalten abweichend und diese können für die Selektion auf Translokationen bevorzugt werden. Die dritte Kurve zeigt die Häufigkeit der Spaltungsverhältnisse aller daraufhin untersuchten Translokationspflanzen, die deutlich von derjenigen

Tabelle 4. Ergebnisse der zytologischen Untersuchung nach Gametenselektion durch Pollen und Eizellen.

	Σ Pflanz.	% res.	Σ Pfl. res. zytol.	Pflanzenzahl in %				
				$2n$	42 + 1	43 III	42 21	42 20
M I-III ♀ + ♂	5252	17,8	248	73,0	1,6	4,0	9,7	5,6
M I-IV nur ♂	2099	5,3	87	92,0	4,6	1,2	2,3	5,8
T. SEARS nur ♂ (1958)	6091	2,2	132	69,8	21,2	9,1	—	30,3
K IV nur ♀			22	77,3	9,1	—	9,1	9,1
K IV nur ♂			90	94,7	1,1	2,1	1,1	3,2

tionen, die das *Agropyrum*-Chromosom betreffen, nicht verschieden (5,6 zu 5,8%). Andererseits ist aus reziproken Kreuzungen in der Serie K IV, in der entweder nur Eizellen- oder Pollenübertragung kontrolliert werden konnte (Tab. 4), der Prozentsatz an Translokationen unter den resistenten Pflanzen etwa dreimal so groß bei Eizellen wie bei Pollendurchgang (9,1% zu 3,2%). Auffällig ist auch, daß der Verlust ganzer Chromosomen (kenntlich an $2n = 42$ mit 20 Bivalenten + 2 Univalenten) sehr viel höher in den Nachkommen ist, bei denen diese durch Eizellen weitergegeben werden können, sowohl bei der Serie K IV wie bei M I-IV. Es muß hier demnach eine Selektion auf möglichst normale Chromosomenmengen beim Durchgang durch den Pollen stattfinden. Beim Vergleich mit entsprechenden Werten aus den Experimenten von SEARS mit dem Resistenzchromosom aus *Aegilops umbellulata* fällt auf, daß hier der Prozentsatz an Translokationen zwischen *Aegilops* und Weizen nach Durchgang durch den Pollen unter den resistenten Pflanzen relativ hoch ist (30,3%). Da das normale *Aegilops*-Chromosom selten durch Pollen übertragen wird (2,2%), vergrößert sich die Chance dafür bei Translokation an ein Weizenchromosom. Das Resistenzchromosom aus *Agropyrum* wird dagegen häufig genug durch den Pollen übertragen, so daß ein Vorteil durch Translokation an ein Weizenchromosom nicht quantitativ zur Geltung kommt.

Es wurde auch versucht, die Aufspaltung der Nachkommenschaft der resistenten Pflanzen aus Bestrahlung in Resistente und Anfällige für eine Selektion auf Translokationen des Resistenzchromosoms auszunutzen. Da man auf Grund früherer Untersuchungen (WIENHUES, 1960) weiß, daß normale 43chromosomige Additionsbastarde das Fremdchromosom an 10–30% der Nachkommen weitergeben, alle 44chromosomigen an 90–100%, können Pflanzen, die in diesen Prozentsätzen Resistente unter ihren Nachkommen haben, bei der Suche nach brauchbaren Translokationen ausgeschaltet werden. Es bleibt die Gruppe der 30–90% Resistente spaltenden Pflanzen, in der sich dann zytologisch relativ viele Translokationen nachweisen lassen, an denen das *Agropyrum*-Chromosom beteiligt ist. Die Abb. 2 veranschaulicht die Spaltungsverhältnisse der Einzel-

bei reiner Addition abweicht. Es wird später gezeigt, daß die etwa 75% Resistente spaltenden theoretisch und praktisch die brauchbaren Translokationslinien liefern.

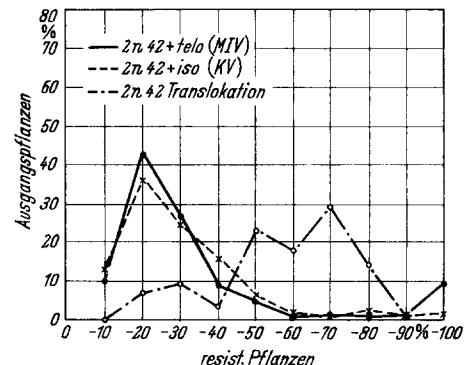


Abb. 2. Häufigkeit von resistenten Pflanzen in der Nachkommenschaft aus 43chromosomigen bestrahlten Individuen im Vergleich zu denjenigen aus bekannten Translokationspflanzen.

Selektion von homozygoten Translokationspflanzen mit *Agropyrum*-Resistenz

Insgesamt wurden 44 Pflanzen gefunden (Tab. 1) mit *Agropyrum*-Resistenz und vollständiger Paarung aller Chromosomen, davon 23 Pflanzen mit $2n = 43$ und Trivalent- und 21 Pflanzen mit $2n = 42$ und Bivalentpaarung des Translokationschromosoms ($2n = 43$ 20 Biv. + 1 Triv., $2n = 42$ 21 Biv.). Der größte Teil dieser Pflanzen wurde weiter nachgebaut, um unter den Nachkommen geeignete homozygote Pflanzen mit Translokationen zu finden. Die einzelnen Ausgangspflanzen wurden in der Reihenfolge, wie sie gefunden waren, mit T-Nummern benannt. Tab. 5 und 6 geben einen Überblick über den Umfang des Nachbaus.

Nachkommen aus Pflanzen mit $2n = 43$, 20 II + 1 III

Auf Grund der Modellvorstellung (Abb. 1) muß das Trivalent das Translokationschromosom mit dem *Agropyrum*-Resistenzfaktor enthalten. Es besteht fast immer aus zwei normalen, zweischenkligem Chromosomen und einem Telochromosom. Die Chromosomengrößen, besonders des Telochromosoms, sind je

Tabelle 5. Selektion von 42chromosomigen Pflanzen aus der Nachkommenschaft von Translokationspflanzen mit $2n = 43$ und Trivalent.

		Σ Pfl.	% Bres	Σ Pfl.	Bres _{zyt.}	$2n = 42$	$2n = 43$	$2n = 44$
KI	T 1	127	44,9	25	1	22	2	
	T 2	312	69,5	43	3	32	8	
MII	T 3	379	65,4	56	2	37	17	
	T 5	165	65,5	22	1	17	4	
KIII	T 8	119	53,0	38	—	31	7	
	T 9	73	57,7	3	—	3	—	
	T 10	56	78,5	15	1	12	2	
	T 11	96	75,0	8	—	6	2	
	T 12	109	56,0	21	1	18	2	
MIII	T 13	70	44,3	—	—	—	—	
	T 15	178	57,3	—	—	—	—	
MIV	T 20	61	57,4	13	1	12	—	
	T 21	84	40,4	15	1	13	1	
	T 31	23	47,8	6	—	6	—	
	T 32	36	69,4	6	—	6	—	
	T 33	22	50,0	13	—	12	1	
KV	T 34	21	52,4	11	—	11	—	
	T 35	20	25,0	6	—	6	—	
	T 37	25	32,0	5	—	4	1	
19 Nr.				306	11	248	47	

Tabelle 6. Selektion von Homozygoten aus der Nachkommenschaft von heterozygoten Translokationspflanzen mit $2n = 42$ (21 II). t = telo-Chromosom mit *Agropyrum*-Centromer, n = normal-Chromosom mit *Triticum*-Centromer.

		Σ Fam.	B-resistenz konst:sp:anf.	% Bres	% Bres konst.	$2n = 42$	$2n = 44$	$2n = ?$	T chr. Größe
KI	T 1	20	0:12:8	60,0	0	—	—	—	n
	T 2	89	4:37:48	45,1	4,5	3	1	—	n
MII	T 3	38	1: 7:30	21,3	2,6	—	—	1	t
	T 4	84	7:41:36	57,1	8,3	2	1	4	t
KIII	T 6	29	6: 9:14	51,7	20,7	3	—	3	n
	T 7	28	4:16: 8	71,5	14,3	4	—	—	n
	T 10	18	1:12: 5	72,2	5,5	1	—	—	t
	T 12	37	5: 8:24	35,1	13,5	—	—	5	t
	T 14	96	1:35:60	37,5	1,2	—	1	—	t
MIII	T 16	19	0: 4:15	21,0	0	—	—	—	n
	T 17	169	13:66:90	46,7	7,7	—	1	12	t
	T 18	19	0: 5:14	26,3	0	—	—	—	t
	T 19	46	2:26:18	60,9	4,3	—	1	1	t
	T 20	52	4:26:22	52,6	7,8	—	—	4	t
KIV	T 21	26	(12:14)	46,2	0	—	—	—	t
	T 23	39	6:18:15	61,6	15,4	—	3	3	t
	T 24	40	5:14:21	47,5	12,5	(1)	3	1	t
MIV	T 25	18	1:11: 6	66,6	5,5	1	—	—	n
	T 26	34	0: 9:25	26,5	0	—	—	—	t
	T 28	30	7:15: 8	63,3	23,4	2	5	—	t
KV	T 30	17	9: 4: 4	76,5	53,0	—	2	7	t
	T 36	9	0: 1: 8	11,1	0	—	—	—	iso?
22 Nr.									
Σ t	728	61:287:380	47,8	8,4	5	—	18	—	16 Nr.
Σ n	203	15: 89: 99	51,2	7,3	11	—	1	—	6 Nr.

Ausgangspflanze etwas verschieden; auch werden in einigen Nummern gelegentlich unvollständige Paarungen beobachtet (neben 20 II + 1 III ein wechselnder Prozentsatz an PMZ mit 20 II + 1 I). Es wurden 19 Familien aus Pflanzen mit Trivalent nachgebaut (Tab. 5). Der Prozentsatz an Resistenten je Familie ist sehr verschieden, er liegt im Durchschnitt bei 50% und zeigt damit an, daß in den meisten Fällen das Translokationschromosom beim Pollendurchgang beteiligt sein muß gegenüber den beiden entsprechenden Weizenchromosomen aus dem Trivalent. Die zytologische Analyse der Resistenten ergibt, daß etwa 80% der Pflanzen wieder das Trivalent enthalten ($2n = 43$), etwa 15% 44chromosomig sind mit 22 Bivalenten oder auch einem Quadrivalent.

Verteilung des Translokationschromosoms auf die Gameten an. Entsprechend ist der Anteil an konstant Resistenten relativ niedrig, nur in 6 Nrn. von 22 Nrn. erreicht er etwa 20%, in 6 Nrn. wurden bisher keine Homozygoten gefunden.

Zunächst wurde als selbstverständlich angenommen, daß diese Konstanten homozygote 42chromosomige Linien bilden würden. Es zeigte sich aber bei zytologischer Kontrolle überraschend, daß auch 44chromosomige Pflanzen entstehen können, bei denen das Translokationspaar addiert und in der Lage ist, mit dem entsprechenden Weizenchromosomenpaar ein Quadrivalent zu bilden. 44chromosomige finden sich häufiger, wenn ein relativ großer Teil vom Weizenchromosom bei dem Bruchvorgang ausge-

Nachkommen aus Pflanzen mit $2n = 42$, 21 II

In Tab. 6 sind alle Familien angeführt, die aus heterozygoten Ausgangspflanzen mit 42 Chromosomen und 21 Bivalenten stammen, einschließlich derjenigen, die erst unter den Nachkommen aus 43chromosomigen Pflanzen mit Trivalent gefunden wurden. Für die Selektion von Homozygoten wurden je Ausgangspflanze nur etwa 20–40 Einzelpflanzennachkommenschaften geprüft, da die besseren „Spalter“ schon in dieser Größenordnung zu finden sein müssen. Auch hier liegt die Anzahl der Resistenten im ersten Nachbau durchschnittlich bei 50%, ist aber je Familie sehr unterschiedlich. Nur einzelne T-Nrn. haben etwa 75% Resistenten und zeigen damit eine normale

schaltet wurde und das Translokationschromosom nur ein sehr kleines Telochromosom mit *Agropyrum*-Spindelpunkt ist. Gelegentlich ist das Telochromosom als Translokationschromosom so klein, daß es als SAT-großes Anhängsel an einem normalen Chromosom schwer zu identifizieren ist (z. B. bei T9). Verschiedene Pflanzen wurden deshalb auch zunächst als 42chromosomig klassifiziert und später als 43chromosomig mit stark heteromorphem Trivalent erkannt (T₁₃, T₁₅). Die Abhängigkeit der Stabilisierung zu 42chromosomigen Linien von der Größe und Qualität des Weizenchromosomenanteils am Translokationschromosom wird deutlich beim Vergleich in Tab. 6: T-Linien mit Translokationschromosom mit Weizen-spindelpunkt (n) und T-Linien mit Translokationschromosom mit *Agropyrum*-Spindelpunkt (t). Bei den n-Linien sind von 12 Konstanten 11 42chromosomig, = 90%, bei den t-Linien sind von 23 Konstanten 5 42chromosomig = 20%.

Sowohl Chromosomengröße des Translokationschromosoms wie Spaltungsverhältnisse des *Agropyrum*-Merkmals geben also schon wichtige Hinweise, ob eine Translokation brauchbar ist oder nicht.

Homozygote 42chromosomige resistente Linien mit Translokationschromosom

Von 22 heterozygoten Ausgangspflanzen mit 2n = 42 wurden insgesamt 15 konstante Linien isoliert, unter denen 8 Nrn. 42chromosomig waren (Tab. 6). Diese Linien wurden vermehrt und im Feldanbau mehrere Jahre auf 1 m² großen Parzellen mit je 100 Pflanzen in vier Wiederholungen auf ihre Leistung geprüft. Die Abb. 3 zeigt als Beispiel das Ergebnis eines derartigen Einzelpflanzenversuches aus dem Jahr 1964 mit den vier Linien T₂, T₆, T₇ und T₂₅. Alle Linien unterscheiden sich morphologisch nicht wesentlich von der Standardsorte Heine IV. Für T₇ und T₂₅ wurde je eine anfällige Linie (ohne Translokationschromosom) aus der gleichen Abstammung mitgeprüft. Es zeigt sich, daß die Nummern mit

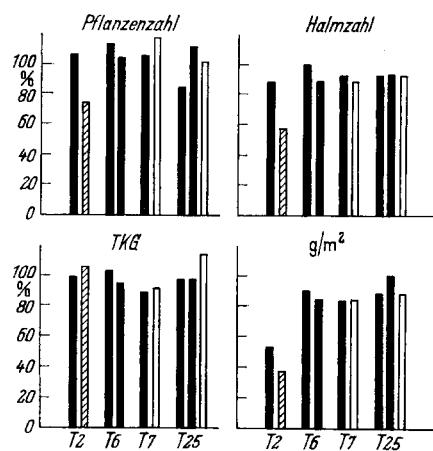


Abb. 3. Ergebnisse einer Ertragsprüfung im Feld mit Translokationslinien 1964. ■ mit Translok. chromosom, resistent, ▨ ohne Transl. chromosom, anfällig, // 44chromosomige Additionslinie mit Transl. chromosom.

Translokationschromosomen ungefähr gleichwertig sind den Nummern mit Normalchromosomen. Entsprechende Werte ergaben sich aus dem Versuch 1965. Dieser Vergleich ist daher bedeutungsvoll, weil die Linien sich nur durch das Translokationschromosom genetisch unterscheiden. Gerade für T₇ und T₂₅, in denen ein großer Teil des

Agropyrum-Arms noch vorhanden sein muß, wenn auch an ein Weizenchromosom angeheftet, wirkt sich das Fehlen des restlichen Weizenstückes anscheinend nicht wesentlich auf den Gesamtertrag aus. Die Wirkung der Anwesenheit des relativ großen *Agropyrum*-Chromosomenstückes entspricht derjenigen in alten 44chromosomigen Additionslinien mit normalem *Agropyrum*-Chromosom.

Rückkreuzung mit Sorten

Soweit die gewonnenen Translokationslinien geeignet erschienen, wurden sie für Einkreuzungen in andere Weizensorten benutzt. Sie sind als Kreuzungseltern mit Resistenz normal zu verwenden. Die Meiose-Paarung in den F₁-Pflanzen ist normal, selten werden Multivalente oder sonstige Störungen, die durch Bestrahlung an anderen Chromosomen verursacht sein können, beobachtet. In F₂ bzw. F₃ kann auf konstante Resistenz ausgelesen werden. Das Verhalten des *Agropyrum*-Merkmals in der F₃ aus der Kreuzung mit der Sorte Rabe zeigen die Zahlen in Tab. 7: die Prozentsätze an Homo- und Heterozygoten entsprechen etwa denen eines dominanten Gens im normalen Erbgang. Das addierte *Agropyrum*-Chromosom in der alten 44chromosomigen Linie TA7 wird bei der entsprechenden Kreuzung sehr viel seltener weitergegeben.

Tabelle 7. Aufspaltung der Resistenz in der F₃ nach Kreuzung der Translokationslinien mit Sorten. (TA7 = alte Additionslinie mit normalem *Agropyrum*-Telochromosom)

F ₂ -Fam.	B-resistenz konst.:sp:anf.	B-res. % (K + Sp)	B-res. konst. %
T ₂	13	3 : 8 : 2	84,7
T ₇	47	6 : 25 : 16	65,9
T ₂₅	116	21 : 51 : 44	62,2
TA7 (2n44)-		20,0	2,5

Homozygote 44chromosomige resistente Linien mit Translokationschromosom

Einige der neuen 44chromosomigen Linien, in denen das *Agropyrum*-Chromosom durch den Translokationsvorgang noch mehr verkürzt wurde, konnten im Feldanbau mit einer alten Additionslinie mit normalem *Agropyrum*-Chromosom verglichen werden. Die Abb. 4 zeigt die Ertragsergebnisse in Prozent vom Standard in einem Drillversuch von 1965. Einige neue

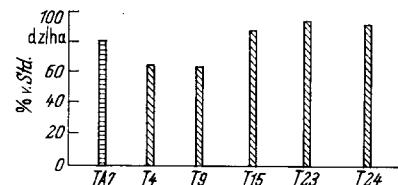


Abb. 4. Ertragsleistung einiger 44chromosomiger Additionslinien mit Translokationschromosomen im Vergleich zu einer alten Additionslinie mit normalem *Agropyrum*-Telochromosom (TA7). Drillprüfung 1965, dz/ha in Prozent vom Standard.

Linien sind anscheinend gegenüber der alten verbessert. Im Einzelpflanzenversuch ließ sich feststellen, daß diese Leistung hauptsächlich durch die größere Pflanzenzahl und eine verbesserte Bestockung verursacht wird. Der negative Einfluß des *Agropyrum*-Chromosoms ist also in diesen Linien noch weiter abgebaut.

Substitution nach Bestrahlung

In den verschiedenen Bestrahlungsserien wurden außer den resistenten Pflanzen mit Translokationschromosomen auch solche mit Verlust eines ganzen Weizenchromosoms selektiert. Prozentual werden sie etwa in gleicher Anzahl gefunden wie die Pflanzen mit Translokation. Sie sind in Tab. 1 mit aufgeführt. Auch hier zeigt sich an Hand der Zahlen sehr deutlich, daß dieser Defekt durch den Pollen wesentlich schlechter übertragen wird als durch die Eizellen.

Von den insgesamt 47 gefundenen Pflanzen mit Chromosomenverlust wurden einige in ihren Nachkommenschaften weiter untersucht, um eventuell mögliche Konstante zu isolieren, in denen dann das Weizenchromosom vollständig eliminiert und durch das *Agropyrum*-Bivalent ersetzt ist. Die Tab. 8 zeigt

Tabelle 8. Substitutionen: Selektion von Homozygoten aus der Nachkommenschaft von heterozygoten Substitutionspflanzen mit $2n=42$ (20II + 2I).

		Σ Pfl.	% B res.	% Konst. von B res.	% Konst. 2n 42
K II	S 3	44	47,8	23,8	23,8
K II	S 4	108	1,9	—	—
M II	S 5	44	15,9	28,6	—
M II	S 6	28	61,0	17,7	17,7
M II	S 7	27	18,5	—	—
M II	S 8	28	28,6	25,0	12,5
M II	S 9	16	31,3	40,0	—
M II	S 10	34	35,3	—	—
M II	S 11	42	40,5	5,9	—
M III	S 14	38	10,8	—	—
M III	S 15	30	16,7	—	—
M III	S 16	40	40,0	12,5	—
M III	S 17	36	25,0	11,1	—
M III	S 18	34	17,6	—	—
M III	S 19	36	22,2	—	—
M III	S 20	18	0	—	—
K IV	S 21	28	17,9	—	—
K IV	S 22	14	0	—	—
M IV	S 24	33	33,3	9,1	—
K V	S 25	58	19,0	—	—
K V	S 26	59	10,3	—	—
K V	S 28	59	33,9	—	—
K V	S 29	16	43,7	28,6	14,3
K V	S 30	50	38,0	10,5	—
Weique		78	51,2	25,0	?

den Umfang dieser Untersuchungen. Je etwa 20 bis 50 F_2 -Familien wurden auf 42chromosomige Konstante hin untersucht, auch mit Hilfe künstlicher Infektionen mit Braunrost im Gewächshaus und nachfolgender zytologischer Untersuchung der Konstanten. Der Prozentsatz an Resistenten in F_2 ist je Familie sehr verschieden, nur wenige Nrn. (5 von 24) haben mehr als 40% Resistenten unter den Nachkommen. Die vergleichbare „gute“ Substitution Weique (WIENHUES 1965) spaltet entsprechend 51,3% Resistenten. Unter 11 Familien mit Nachkommen mit konstanter Resistenz sind bisher insgesamt nur 4 mit echter Substitution gefunden worden.

Einige konstante Linien wurden im Feldversuch geprüft. Abb. 5 zeigt das Ertragsergebnis aus dem Jahre 1965 für 4 Linien. Die Leistungen dieser Substitutionen sind durchaus vergleichbar denen 44chromosomiger Linien aus demselben Material (vgl. Abb. 4). Eine S 8 entsprechende anfällige Linie, welche mitgeprüft wurde, zeigt die fast immer bei den Substitutionslinien zu beobachtende Leistungsminderung gegenüber normalen Weizen an. Die

Linie S 1, über die schon früher berichtet worden ist (WIENHUES 1960), wurde 1959 mit Sorten gekreuzt. In Abb. 6 sind die Ergebnisse der Wertprüfung von zwei aus diesen Kreuzungen neu selektionierten 42chromosomigen Linien dargestellt. Bei beiden Linien, a mit Heine IV, b mit Carsten VIII, ist die Leistung gegenüber der Ausgangsform erheblich verbessert.

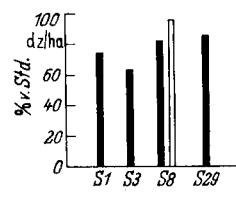


Abb. 5

Abb. 5. Ergebnis einer Ertragsprüfung im Feld mit Substitutionslinien 1965 dz/ha in Prozent vom Standard. □ ohne Substitution, anfällig.

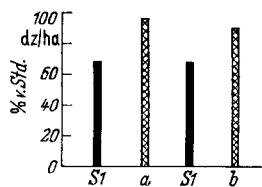


Abb. 6

Abb. 6. Erfolg der Rückkreuzung einer Substitutionslinie aus Bestrahlung mit Sorten: a mit Heine IV, b mit Carsten VIII (1963).

Diskussion

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, daß nach Bestrahlung von Additionsbastarden der Prozentsatz an Translokationen, die ein bestimmtes Fremdchromosom enthalten, relativ hoch sein kann. Doch wird die ursprüngliche Anzahl später erheblich reduziert, weil die Gameten empfindlich auf Chromosomendefekte reagieren. Da der Pollen stärker negativ beeinflußt wird als die Eizellen, ist es in vielen Fällen unmöglich, aus Pflanzen, die heterozygot sind in bezug auf eine Translokation, konstante Homozygote herzustellen. Dabei muß es nach den Erfahrungen mit Additionslinien in unserem Material nicht so sehr das fremde Chromosomenstück sein, welches die Balance stört, sondern eher der Stückverlust, den das zufällig betroffene Weizenchromosom erleidet. Eine Normalisierung durch Addition des neuen Translokationschromosoms wird überraschend oft in den Linien gefunden, in denen das Weizenchromosom bis auf einen kleinen Rest durch die Translokation verlorengegangen wäre. In diesen neuen Additionsbastarden ist häufig das *Agropyrum*-Chromosom stark verkürzt und dadurch dessen negative Wirkung vermutlich eingeschränkt, ohne daß ein Einfluß auf die Ausprägung des Resistenzmerkmals zu beobachten war.

Die selektionierten 42chromosomigen Translokationslinien in diesem Material müssen fast immer einen ganzen Arm des *Agropyrum*-Chromosoms enthalten. Auf Grund zytologischer Untersuchungen ist anzunehmen, daß es sich in jedem Fall um reziproke Translokationen handelt. Der kleine Prozentsatz an Pflanzen mit geeigneten Translokationen ist auf Grund der zytologischen Kontrolle (relativ normale Paarung in der Meiosis zu 21 Bivalenten) und der Aufspaltung des Nachbaues der heterozygoten Pflanzen (1:2:1-Spaltung) leicht zu finden. Wenn es also nur auf den praktischen Wert der zu selektionierenden Typen ankommt, kann alles Material mit sehr kleinen Translokationschromosomen und ungünstiger Spaltung von vornherein ausgeschieden werden. Die Ausgangsformen für die Linien T7 und T25 zum Beispiel waren gleich klar erkennbare Typen, während in vielen parallelen Nummern vergeblich nach brauchbarer Homozygotie gesucht wurde.

Die Ergebnisse der Selektion aus bestrahlten *Aegilops umbellulata*-Weizenbastarden von SEARS

können nicht direkt mit denen der Bestrahlung an *Agropyrum*-Bastarden verglichen werden, da das Resistenzchromosom aus *Aegilops* eine wesentlich stärkere Schädigung hervorruft als das aus *Agropyrum*. Nur ein kleiner Anteil an normalen *Aegilops umbellulata*-Resistenzchromosomen werden überhaupt durch den Pollen übertragen, wenn sie in Konkurrenz mit normalem Weizenpollen sind. Es können sich auch bei den von SEARS gefundenen Translokationen nur diejenigen durchsetzen, bei denen das *Aegilops*-Chromosomenstück möglichst klein ist, wie bei der von ihm beschriebenen interkalaren Translokation.

Zusammenfassung

1. Aus Additionsbastarden von *Triticum aestivum* mit einem Resistenzchromosom aus *Agropyrum intermedium* konnten durch Bestrahlung mit Röntgen- und Kobalt-60-Strahlen Translokationschromosomen hergestellt werden. Unter den Pflanzen mit Resistenzfaktor aus *Agropyrum* lag der Prozentsatz an Pflanzen mit Translokationen bei 5%.

2. Die Translokation betrifft in unserem Material einen Austausch der Chromosomenenden; an das *Agropyrum*-Chromosom wird ein Teil eines Weizenchromosoms angeheftet. In etwa 30% wird ein Weizenchromosom Träger der *Agropyrum*-Resistenz. Je mehr Weizenchromosomensubstanz erhalten bleibt, desto günstiger ist im allgemeinen die Übertragung durch den Pollen und die normale Verteilung des dominanten Resistenzgens auf die Nachkommenschaft.

3. Aus insgesamt 44 Pflanzen mit Translokationen konnten 8 homozygote 42chromosomige Linien ausgelesen werden. Diese sind in Fertilität und Leistung vergleichbar den Additionslinien. Ihr Vorteil besteht in der besseren Stabilität. Für die Einkreuzung des *Agropyrum*-Merkmals in andere Weizen bestehen keine Schwierigkeiten.

4. Bei Translokationen eines sehr kleinen Weizenchromosomenstückes an das *Agropyrum*-Telochromosom besteht die Tendenz zur Addition des neuen

Translokationschromosoms. Die Leistung im Feldanbau ist anscheinend gegenüber den alten 44chromosomigen Additionslinien mit normalem *Agropyrum*-Telochromosom verbessert. Die Vermutung liegt nahe, daß bei der Verkürzung des *Agropyrum*-Telochromosoms durch den Bruchvorgang weitere negativ wirkende Chromosomenstücke eliminiert worden sind.

5. Aus 47 Pflanzen mit Verlust eines ganzen Chromosoms konnten 4 konstante 42chromosomige Linien entwickelt werden mit vollständiger Substitution eines Weizenchromosomenpaars durch das von *Agropyrum*. Der Verlust eines Paares wirkt sich je Linie unterschiedlich aus. Eine Linie konnte durch Kreuzung mit Sorten in der Leistung deutlich verbessert werden.

Literatur

1. ACOSTA, A. C.: The transfer of stem rust resistance from rye to wheat. Diss. Abstr. 23, 61-6047. Plant Breed. Abstr. (1962). — 2. BRAVO, R. A.: Cytogenetic evaluation of a wheat rye derivative for resistance to leaf rust. Diss. Abstr. 23, Plant Breed. Abstr. 34, 1925 (1963). — 3. DRISCOLL, C. J., and N. F. JENSEN: A genetic method for detecting included intergeneric translocations. Genetics 48, 459-468 (1963). — 4. DRISCOLL, C. J., and N. F. JENSEN: Release of wheat-rye translocation stock involving leaf rust and powdery mildew. Crop Sci. 5, 279-280 (1965). — 5. ELLIOTT, F. C.: Induced translocations in wheat. Wheat Inform. Serv. 5, 4 (1959). — 6. ELLIOTT, F. C.: Further information on an x-ray induced translocation of *Agropyron* stem rust resistance to common wheat. Wheat Inf. Serv. 9-10, 26-27 (1959). — 7. KNOTT, D. R.: The inheritance of rust resistance. VI. The translocation of stemrust resistance from *Agropyron elongatum* to common wheat. Canad. Journ. Pl. Sci. 41, 109-123 (1961). — 8. SEARS, E. R.: The transfer of leaf rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. Brookhaven Symp. in Biology 9, 1-22 (1956). — 9. WIENHUES, A.: Die Ertragsleistung rostresistenter 44- und 42chromosomiger Weizen-Quecken-Bastarde. Der Züchter 30, 194-202 (1960). — 10. WIENHUES, A.: Transfer of rust resistance of *Agropyron* to wheat by addition, substitution and translocation. Proc. 2nd Int. Wheat Genetics Symp., Lund 1963, Hereditas Suppl. Vol. 2 (1966). — 11. WIENHUES, A.: Cytogenetische Untersuchungen über die chromosomal Grundlage der Weizensorte Weigue. Der Züchter 30, 302-334.

Ergebnisse und Probleme züchterischer Arbeiten an Baumweiden

H. LATTKE

Institut für Forstwissenschaften der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin, Bereich Forstpflanzenzüchtung Graupa, Abteilung Pappelforschung

Results and Problems of Willow tree Breeding Experiments

Summary. This report deals with the goals and partial results of willow tree breeding experiments carried out by the Institut für Forstpflanzenzüchtung Graupa in 1959-1965. Tests on some clones of 5 year old willow trees raised at favourable sites of the southern part of the GDR offer heights of 9.50 m and diameters of 15 cm.

The willow collection tested shows considerable variation in growth and trunk shape; however, the overall shape is almost always unsatisfactory. Some types of *Salix alba* var. *vitellina*, distinguished by remarkable straight and unforked stems, have been selected. They are considered important for further willow breeding work. Since 1960 artificial hybridization has been carried out using these clones preferentially. The hybrid progenies (5 years old) demonstrate that combination of fast growth and good form is possible, to a certain degree, in the F_1 generation.

1. Aufgabenstellung

Der im Weltmaßstab immer noch zunehmende Holzbedarf hat überall Bestrebungen ausgelöst, möglichst alle geeigneten Standorte zum Anbau raschwachsender Gehölze auszunutzen. In diesem Zusammenhang hat sich das Interesse der forstlichen Forschung auch den verschiedenen baum- und halbbaumförmigen Arten der Gattung *Salix* zugewandt, die noch Beachtliches auf Standorten leisten, auf denen die Kulturpappelsorten der Schwarz- u. Balsampappelsektion versagen. Von den heimischen Baumweidenarten sind Silber- und Bruchweide (*Salix alba* und *S. fragilis*) noch auf ständig vernaßten oder längere Zeit überstaute Niederungsstandorten anbaufähig. Mit Hilfe der halbbaumförmigen Reifweide (*S. daphnoides*) kann der Baumweidenanbau auf