

SALAMAN, R. N.: Potato varieties. Cambridge 1926.

SALAMAN, R. N.: Abnormal segregation in families arising from the cross *Solanum utile* × *Solanum tuberosum* (with a cytological analysis by MARY ADAMS). Z. Abstammungslehre Suppl. 2, 1230—1239 (1928).

SMITH, H. B.: Chromosome counts in the varie-

ties of *Solanum tuberosum* and allied wild species. Genetics 12, 84—92 (1927).

STOW, I.: A cytological study on pollen sterility in *Solanum tuberosum* L. Jap. J. of Bot. 3, 217 bis 238 (1927).

VILMORIN, R. DE, et M. SIMONET: Recherches sur le nombre des chromosomes chez les Solanées. Z. Abstammungslehre Suppl. 2, 1520—1536 (1928).

(Aus dem John Innes Institut, London.)

## Die Bedeutung des Maises als Demonstrations- und Versuchsmaterial für Vererbungskurse.

Von **F. Brieger.**

Die Erkenntnis von der Bedeutung der modernen Vererbungslehre für die verschiedensten Fragen des Lebens scheint sich allmählich in immer weiteren Kreisen durchzusetzen. Es ist daher wohl zu hoffen, daß dieses wichtige Gebiet auch in steigendem Maße sich an den Hochschulen als ein wichtiges Lehrfach durchsetzen wird, während es ja zur Zeit noch immer sehr stiefmütterlich behandelt wird. Eine besondere Bedeutung wird hier immer neben einführenden oder spezielleren Vorlesungen den praktischen Übungen zukommen, die ja allein den notwendigen engen Kontakt mit der oft recht verwickelten Materie vermitteln können.

Während nun wohl in allen anderen biologischen Teildisziplinen eine hinreichende praktische Erfahrung im Abhalten von Kursen in Generationen von Dozenten erworben worden ist, so fehlt diese notwendige Vorarbeit für Vererbungskurse noch in weitem Maße. Schon allein die Beschaffung des notwendigen Versuchsmaterials stößt meistens auf große Schwierigkeiten. Ich glaube jedoch auf Grund meiner Erfahrung im Abhalten von Vererbungskursen an der Harvard University, Cambridge, U. S. A. und der Berliner Universität, daß sich alle Fragen bei der notwendigen Vorarbeit leicht werden lösen lassen.

In den Kursen in den Hochschulen der Vereinigten Staaten spielt, wie man sich aus den gedruckten Leitfäden leicht überzeugen kann, *Drosophila* eine sehr große Rolle. Es ist auch ganz sicher, daß dieses Tier für die meisten Fragen ein unentbehrliches Versuchsobjekt darstellt. Mit einer Generationsdauer von etwa 2 Wochen lassen sich Kreuzungen und Rückkreuzungen, ausgehend von homozygoten reinen Stämmen, im Laufe eines Kurses mit wöchentlich etwa 2 Stunden leicht ausführen. Die Dauer eines Semesters ist gerade ausreichend, um eine einfache Spaltung, eine Koppelungs-

und Abstoßungsanalyse, einen Fall geschlechtsgebundener Vererbung von der *P*- bis zu der notwendigen *F*<sub>2</sub>- oder *FR*<sub>2</sub>-Generation bequem von den Studenten selbst ausführen zu lassen.

Dagegen ist *Drosophila* sehr ungeeignet, um die besonders für den botanischen Genetiker und den Pflanzenzüchter wichtigen komplizierten *F*<sub>2</sub>-Spaltungen zu demonstrieren. Hier ist nun der Mais das weitaus geeignetste Objekt, da man bei dieser Pflanze fast alle Spaltungsverhältnisse demonstrieren kann, und außerdem noch Material jederzeit in Vorrat gehalten werden kann. Ich habe allmählich geeignetes Material gesammelt und ausprobiert und möchte meine Erfahrungen im folgenden kurz zusammenfassen<sup>1</sup>.

Der besondere Vorteil des Maises liegt darin, daß die an einer Pflanze geernteten Körner am Kolben selbst schon die Spaltung der nächsten Generation zeigen. Die Hauptmasse des Kornes wird ja vom Endosperm gebildet, das ebenso wie der Embryo nach der Verschmelzung bestimmter Kerne der weiblichen Mutterpflanze mit einem Kern des Pollenschlauches entsteht. Daß es sich dabei um 2 weibliche Kerne, die beiden sog. Polkerne handelt, und daß Endosperm also triploid ist, bringt in den meisten Fällen keine Komplikation mit sich. Das Endosperm mit der Aleuronschicht hat also im Prinzip den gleichen genetischen Charakter wie die darin eingebetteten Embryonen. Andere Merkmale wieder sind an jungen, etwa 2 Wochen alten Keimlingen zu erkennen. Wieder andere, die erst an den erwachsenen Pflanzen genau zu erkennen sind, erscheinen für Kurszwecke ungünstig.

<sup>1</sup> Bei dem Zusammentragen des Materials waren mir verschiedene amerikanische Kollegen mit Rat und Tat behilflich, und ich möchte dafür Herrn Dr. DEMEREC, Herrn Dr. P. MANGELSDORF und vor allem Herrn Dr. FRASER bestens danken.

## Anzucht des Versuchsmaterials.

Wohl überall in Deutschland läßt sich Mais zur Reife bringen. Wo das Frühjahrsklima zu kalt ist, um den Mais rechtzeitig im Freien auszulegen, empfiehlt es sich, die Pflanzen etwa Ende April in kleinen Töpfen im Gewächshaus oder Frühbeet auszusäen und nach den letzten Frösten Ende Mai auszupflanzen. Eine Gabe

vertikal aufsteigende Luftströmung hineingeht. Etwa 24 Stunden vor dem Bestäuben schneidet man mit einem scharfen Messer alle Narben ziemlich kurz oberhalb des Kolbenendes ab, und ebenso auch die Spitzen der Hüllblätter (Abb. 1). Am nächsten Tage haben sich die Narben dann wieder gestreckt und bilden eine kurze, feste Bürste (Abb. 2).



Abb. 1. ♀ Sproß. Das Narbenbüschel ist unter einem Beutel lang ausgewachsen und wird nun 24 Stunden vor der Bestäubung abgeschnitten.



Abb. 2. ♀ Sproß. Das Narbenbüschel war 24 Stunden vorher abgeschnitten worden. Die neu herausgewachsene Narbenbürste wird bestäubt.

von Dünger nach dem Anwachsen garantiert die genügend schnelle Entwicklung. Im Juli beginnt die Blüte, und je nach der Witterung können im September oder Oktober die Kolben geerntet werden.

Die Bestäubung ist leicht durchzuführen. Die weiblichen Sprosse müssen *vor* dem Heraustreten der Narben eingebeutelnd werden, wozu man am besten feste Pergamentbeutel benutzt. Diese Beutel brauchen unten nicht fest zugebunden zu werden, da ja die Bestäubung nicht durch hereinkriechende Insekten ausgeführt werden kann, sondern nur durch Windströmungen; und es ist unwahrscheinlich, daß auch in einen locker zugebundenen Beutel noch eine entsprechende

Gleichzeitig, also auch etwa 24 Stunden vor der Bestäubung, wird auch der männliche Blütenstand in einen festen Papier- oder Pergamentbeutel eingeschlossen (Abb. 3). Da Maispollen nur etwa 16—20 Stunden am Leben bleibt, sind nach 24 Stunden alle fremden Pollenkörner, die durch den Wind etwa vor dem Einbeutelnd in den Verzweigungen des männlichen Blütenstandes hängengeblieben sind, abgestorben, und es sind nur noch die neu aus den Antheren entleerten Pollenkörner funktionsfähig, die meistens sehr zahlreich sind.

Nunmehr wird der Beutel von den männlichen Blüten so abgenommen, daß kein Pollen verloren geht, und der angesammelte Pollen, am besten

aus einer Ecke des aufgeschnittenen Beutels, auf die Narbenbürste gestreut, so daß diese vollkommen gelb eingepudert ist. Dann wird der vorher abgenommene Beutel oder auch der Beutel der Fahne über die jetzt bestäubten Kolbensprosse gebunden und bleibt dort bis zur Ernte, wenn er nicht schon vorher durch Wind und Wetter, vor allem durch den wachsenden Kolben abgeworfen wird.



Abb. 3. Maispflanzen mit eingebeutelten ♂- und ♀-Infloreszenzen.

In der Regel produzieren die meisten Maispflanzen nur einen Kolben, und zwar aus dem obersten Kolbensproß. Die anderen weiblichen Blütenstände setzen entweder gar nicht an oder liefern doch nur selten gute Kolben.

Die notwendigen Manipulationen bei einer gewöhnlichen kontrollierten Bestäubung sind also sehr einfach. Man kann sich aber die *Methode noch mehr vereinfachen*, wenn man den Mais so anpflanzt, daß keine fremden Maispflanzen in der Nähe stehen, die als unerwünschte Pollenlieferanten in Frage kommen können.

In diesem Falle läßt sich eine *Selbstung* leicht durchführen, indem man die betreffenden

Pflanzen in einem isolierten Horst auspflanzt und sich selbst überläßt.

Bei *Kreuzungen* verfährt man am besten nach der Methode, die bei der amerikanischen „inbreeding and outbreeding“-Methode angewandt wird (vgl. z. B. BRIEGER 1927, HAYES 1930). Man pflanzt die zu kreuzenden Sorten gemischt, etwa reihenweise, nebeneinander. Vor dem Ausstäuben des Blütenstaubes werden die männlichen Blütenstände aller Pflanzen abgeschnitten außer denjenigen, die als Bestäuber dienen sollen. Sämtliche weiblichen Blüten des Feldes werden dann automatisch mit dem Pollen dieser ausgewählten Pflanzen bestäubt.

Es seien kurz zwei Beispiele für diese Methode angegeben:

Versuch 1. Es werden durcheinander gepflanzt Pflanzen von der Konstitution Pr pr und der Konstitution pr pr. Nur die erstgenannten behalten die Fahnen. Die Pr pr-Pflanzen werden also geselbstet und geben in ihren Kolben die Spaltung in 3 Pr-Körner mit blauer Aleuronschicht zu 1 pr pr-Korn mit rotem Aleuron. Die pr pr-Pflanzen sind rückgekrenzt und liefern die entsprechende 1:1-Spaltung.

Versuch 2. Es werden durcheinandergesetzt Pflanzen der Konstitution Su su Bt Bt, der Konstitution su su Bt Bt und Su Su bt bt. Als einziger Pollenlieferant bleiben die männlichen Blütenstände der su su Bt Bt-Pflanzen erhalten. Die Kolben aller Su su-Pflanzen liefern die Rückkreuzungsspaltung 1 Su su zu 1 su su. Alle Zuckermaispflanzen (su su) waren geselbstet. Alle su su bt bt-Pflanzen gaben doppelt heterozygote normal aussehende Su su Bt bt-Körner, die als Saatgut für das nächste Jahr bleiben und dann eine dihybride Spaltung nach Selbsten geben.

Man sieht aus diesen Beispielen, wie man ohne jede besondere Mühe sich größere Mengen geeigneten Materials beschaffen kann, nachdem man erst einmal die Vorarbeit, das Sammeln geeigneter Stämme, hinter sich hat. Immerhin wird es sich empfehlen, die Hauptstämme immer durch kontrollierte Bestäubungen weiter zu führen, da bei der freien Bestäubung doch immerhin ein Fehlresultat bei entsprechenden Windverhältnissen sich einstellen kann.

#### Geeignete mendelnde Faktoren.

Am günstigsten sind die folgenden Endospermfaktoren:

*Endosperm-Farbe.* Die Ausbildung von Anthocyan in der Aleuronschicht ist von der Anwesenheit dreier dominanter Grundfaktoren A,

C und R abhängig. Alle drei Faktoren sind jeweils Glieder von Serien multipler Allele. Es empfiehlt sich jedoch, von der A- und R-Serie nur den dominanten Faktor für Anthocyan-ausbildung (A, R) und die recessiven Allele (a, r) für Fehlen des Farbstoffes zu verwenden. Bei der C-Serie werden uns drei Gene beschäftigen: Der dominante Farbrunterdrücker C<sup>i</sup> und der recessive Farbrunterdrücker c. Der Farbbildner C ist recessiv gegen C<sup>i</sup> und dominant gegenüber c.

Hierzu kommt der Purpurfaktor Pr, der blau-rote Farbe der Aleuronschicht bedingt und dessen recessives Allel pr eine rote Farbe hervorruft.

Die Farbe des eigentlichen Nährgewebes ist entweder durch Karotinausbildung gelb (Y) oder weiß (farblos, y).

Die *Struktur des reifen trocknen Korns* wird durch drei Faktoren vor allem beeinflusst, die sämtlich recessiv sind. Die dominanten Gene bedingen die normale Ausbildung praller Körner. Das Gen *sh* (geschrumpft) bedingt eine mehr oder weniger leichte Eindellung der Körner beim Austrocknen, das Gen *su* (Zuckermais) eine sehr starke Schrumpfung und das Gen *bt* (brittle, brüchig) eine etwas weniger starke Einschrumpfung. Das recessive Gen für Wachsmais *wx* verursacht einen etwas anderen Glanz der Körner, während die Form als Ganzes unverändert bleibt. Seine Wirkung besteht darin, daß an Stelle normaler Stärke ein Erythrordextrin gebildet wird, das sich mit verdünnter Jodlösung nicht blau, sondern rotbraun färbt.

Ferner lassen sich noch einige *sporophytische* Merkmale leicht an den *Keimpflanzen* erkennen und auszählen. Es handelt sich hierbei durchweg um recessive Gene. Die dominanten Allele rufen in jedem Falle die Normalausbildung hervor.

Das Gen *dw* bedingt einen sehr auffälligen Zwergwuchs (Abb. 4), *lg lg*-Pflanzen besitzen keine Ligula am oberen Ende der Blattscheide. Damit hängt auch der Winkel zusammen, den die Spreite mit der Scheide bildet. Bei den normalen Individuen mit Ligula entsteht ein scharfer Knick, bei den ligulalosen Pflanzen biegt die Spreite allmählich erst nach außen um (Abb. 4), *vir vir*-Pflanzen sind im Anfang der Entwicklung weißlich-grün gefärbt, während ältere Pflanzen von 4 bis 6 Wochen oder mehr bei voller Belichtung allmählich normal ergrünen. *gg*-Pflanzen sind „golden“, d. h. gelblichgrün gefärbt.

Die Anthocyan-Ausbildung der ganzen Pflanzen wird durch eine ganze Reihe weiterer Gene

kontrolliert, deren Auswirkung jedoch bei den jungen Pflanzen nicht eindeutig zu erkennen ist.

### Einfache Spaltungen.

Aus den erwähnten Faktoren lassen sich sehr leicht geeignete Kombinationen für monohybride, dihybride oder polyhybride Spaltungen zusammenstellen. Besonders geeignet sind Kombinationen der Gene für die Anthocyan-Ausbil-



Abb. 4. Links zwei Blätter von normalwüchsigen Maispflanzen, rechts zwei kleine Zwergmaispflanzen (*dw dw*, *dwarf*). Bei dem linken Blatt bzw. der linken Pflanze fehlt die Ligula, und die Blattscheide geht allmählich in die Spreite über. Bei dem rechten Blatt, bzw. der rechten Pflanze ist die Ligula vorhanden, und die Scheide bildet mit der Spreite einen scharfen Winkel. Ligulalose: *lg lg*, normal mit Ligula: *Lg*.

dung in der Aleuronschicht und für die Struktur der Körner oder die Kombinationen irgendwelcher der erwähnten Kornfaktoren mit Keimlingscharakteren. In allen diesen Fällen ergeben sich nach Selbsten je nach dem Heterozygotiegrad die Spaltungen 3:1 — 9:3:3:1 — 27:9:9:3:9:3:3:1 usw.

Gute dihybride Spaltungen nach dem Verhältnis 9:3:3:1 lassen sich so am Kolben etwa durch die Kombination der folgenden Faktorenpaare erhalten:

— Blaues Aleuron/rotes Aleuron (Pr/pr) und Stärke/Zuckerendosperm (Su/su) oder normales/geschrumpftes Korn (Sh/sh).

— Farbiges Aleuron/farbloses Aleuron (A/a)

oder (R/r) und der Stärke/Zuckerfaktor oder der Normal/geschrumpft Faktor oder der Faktor für normales/brüchiges Endosperm (Bt/bt).

Das gleiche Mendelverhältnis ergeben bei der Auszählung junger etwa 2—3 Wochen alter Keimlinge die Faktoren:

— Normaler Wuchs/Zwergwuchs (Dw/dw) mit Ligula/ohne Ligula (Lg/lg) oder Grün/gelblich (Vir/vir) oder Grün/golden (G/g) in beliebiger Kombination. Diese Faktoren sind wohl auch besonders geeignet für Kurse in der angewandten Botanik. Es handelt sich um Faktoren, die auch indirekt für den Praktiker wichtig sind und die den ganzen Wuchs oder die Ausbildung der Farbstoffe beeinflussen.

Durch Kombination von mehr als zwei Faktoren kann man leicht eine trihybride oder tetrahybride Spaltung zusammenstellen. Nur muß man dabei immer beachten, welche Faktoren etwa in einer Koppelungsgruppe zusammenliegen und daher nicht kombiniert werden dürfen, wenn man eine freie Mendel-spaltung erhalten will.

Kornfaktoren und Keimlingsfaktoren wird man in den Spaltungen dann kombinieren, wenn man damit demonstrieren will, wie wichtig es ist, immer die ganze Entwicklung einer Pflanze zu kontrollieren, da sich die Faktoren zu verschiedenen Entwicklungszeiten auswirken können.

#### Polymerie und Epistase.

Epistatische Wirkungen lassen sich sehr leicht demonstrieren.

Man braucht nur einen der Grundfaktoren (A, C, R) für Ausbildung von Anthocyan mit einem Farb-Modifizierer zu kombinieren, um eine solche Spaltung zu bekommen. Dabei kann sich die Spaltung des Pr/pr- (Blau/rot) Faktors, nur in den an sich farbigen Körnern manifestieren.

Kombiniert man diese Gene dagegen mit dem Faktor für Ausbildung gelben Carotins in dem Endosperm Y/y, so tritt diese Spaltung nur dann an unangeschnittenen Körnern in Erscheinung, wenn das Aleuron farblos und damit durchsichtig ist.

#### *Dominante bifaktorielle Epistase:*

Aa Yy: 12 farbiges Aleuron:  
außerdem  
Pr Pr C C Rr. 3 gelbes, 1 weißes Endosperm

#### *Recessive bifaktorielle Epistase:*

Aa Pr pr: 9 blaue Körner : 3 rote Körner :  
4 weiße Körner,  
außerdem (CC yy Rr).

Die gleiche Spaltung erhält man nach

Selbsten der doppelten Heterozygoten: Susu Yy, nur daß hier das Verhältnis ein verschiedenes ist, je nachdem ob man das Auszählen ganz frischer, noch nicht getrockneter Körner vornimmt oder ausgereifter und getrockneter. Im ersten Falle zeigen die prallen Körner das Verhältnis 3 gelb : 1 weiß sehr deutlich, aber die Spaltung des Zuckerfaktors ließe sich nur durch Kauen jeden einzelnen Kornes feststellen. Bei den getrockneten Körnern sind die Zuckerkörner so zusammengeschrumpft, daß die Farbaus-bildung meistens nur schlecht zu sehen ist und alle Körner mehr oder minder gelblichbraun aussehen. Daher ergibt sich in diesem Stadium die Spaltung: 9 gelbe Stärkekörner : 3 weiße Stärkekörner : 4 Zuckerkörner.

Zeigt dieser Fall, wie abhängig die Feststellung des Spaltungsverhältnisses vom jeweiligen Entwicklungsstadium ist, so kann die Spaltung der oben erwähnten Aa Yy - Heterozygoten als Demonstration dafür dienen, wie man durch intensive Untersuchung eine kompliziertere Spaltung in eine einfache überführen kann. Auf den ersten Blick bekommt man ja die Spaltung 12 blau : 3 gelb : 1 weiß. Wenn man aber die farbigen Körner anschaubt, so daß wenigstens zum Teil die Aleuronschicht entfernt wird, so kann man auch bei diesen die Endospermfärbung erkennen und erhält dann das einfache Verhältnis: 9 blau über gelb : 3 blau über weiß : 3 farblos über gelb : 1 farblos über weiß.

Die einzelnen *polymeren* Spaltungen lassen sich leider nicht alle beim Mais veranschaulichen:

*Dominante Polymerie (9:7):* Es sind immer alle Grundfaktoren A, R, C zur Farbaus-bildung notwendig. Die Heterozygote Aa Rr gibt also eine Spaltung in 9 farbige Körner : 7 weißen Körnern, ebenso auch die Heterozygoten Aa Cc und Rr Cc. Farbige sind immer nur die 9 Typen, die beide dominanten Gene in homozygoter oder heterozygoter Form erhalten haben, während die anderen drei Klassen der Grundspaltung (— : 3 : 3 : 1) entweder nur einen dominanten Faktor enthalten (3 A - rr : 3 aa R -) oder gar keinen (1 aa rr).

Die gleiche Art der Spaltung ergibt auch die Selbstung einer Heterozygoten Su su Bt bt, da die Körner nur dann die normale pralle Form haben, wenn die beiden dominanten Gene Su und Bt anwesend sind, während sich die drei anderen Typen su su Bt-, Su s-u bt bt und su su bt bt kaum unterscheiden lassen.

Eine *dominant-recessive Polymerie (3:13)* liegt dann vor, wenn je ein dominanter Faktor und ein homozygot recessiver Faktor anwesend

sein muß, um einen bestimmten Effekt zu bedingen. Diese Form der Spaltung finden wir bei Selbsten einer Aa C<sup>1</sup>C-Heterozygoten: 9 A-C<sup>1</sup>C (farblos) : 3 aa C<sup>1</sup>- (farblos) : 3 A-CC (farbig) : 1 aa CC (farblos) oder im ganzen 13 farblos : 3 farbig (A-CC).

Der dritte Fall einer Polymerie, die *doppelt recessive Polymerie* (15:1) läßt sich leider am Maiskolben nicht demonstrieren. Hier sind zwei recessive Faktoren dafür verantwortlich, daß die doppelt homozygot recessiven Körner einen bestimmten Charakter zeigen. Man kann also in der 9:3:3:1-Spaltung die drei ersten Gruppen zusammenfassen und bekommt die 15:1-Spaltung.

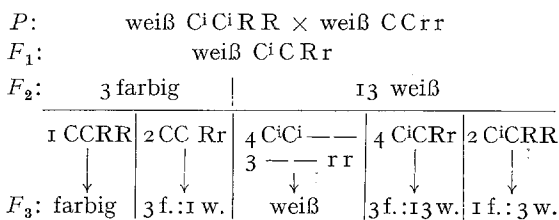
EAST hat einmal eine Linie gefunden, bei der zwei Faktoren für gelbes/weißes Endosperm vorkamen. War eines der beiden dominanten Allele vorhanden, dann waren die Körner gelb. Die Doppelheterozygote spaltete also auf in: 15 gelb: 1 (y<sub>1</sub>y<sub>1</sub> y<sub>2</sub>y<sub>2</sub>) weiß. Leider ist diese Linie verlorengegangen.

Die verschiedenen *Rückkreuzungen* zu den doppelt homozygoten Recessiven lassen sich leicht durchführen. Es ergeben sich dann die bekannten Verhältnisse: 1:1:1:1 bei einfacher Dihybridie, 1:1:2 bei dominanter und bei recessiver Epistase, 1:3 bei Polymerie.

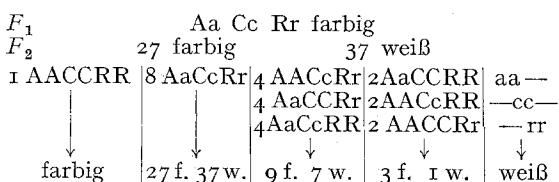
### Komplizierte Spaltungen.

Besonders interessante polyhybride Spaltungen lassen sich beim Mais zusammenstellen.

In Abb. 6 und 7 ist eine Kreuzung zweier Linien mit weißen Körnern abgebildet:



Ein anderes Kreuzungsbeispiel zeigt Abb. 7 und 9. Hier sind ein farbiges Mais von der Konstitution AA CC RR und ein weißer von der Konstitution aa cc rr gekreuzt worden und dadurch eine farbige, dreifach heterozygote F<sub>1</sub> erhalten worden. Das gleiche Ergebnis läßt sich auf verschiedenen Wegen erhalten, etwa durch Kreuzung zweier weißer Linien; etwa aa CC RR × AA cc rr.



### Koppelungen

lassen sich sowohl in den geeigneten Rückkreuzungen zu den doppelt homozygot recessiven Formen wie auch in F<sub>2</sub>-Generationen leicht veranschaulichen. Hier ist sogar der Mais dem Hauptversuchsobjekt *Drosophila* insofern überlegen, als wir dort ja keine normale F<sub>2</sub>-Spal-

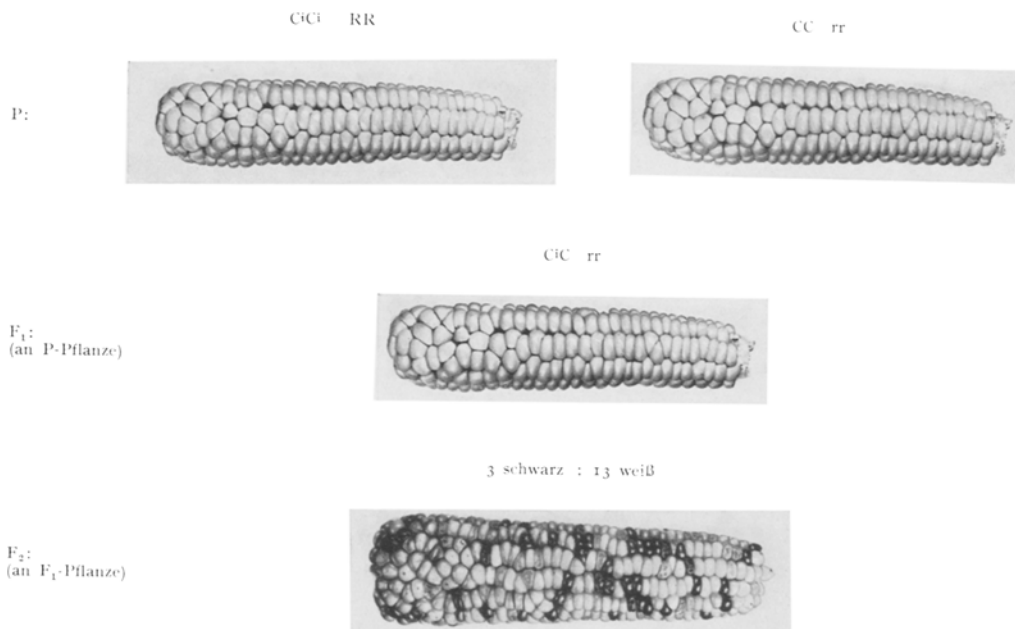


Abb. 5. Beispiel einer dihybriden, dominant-recessiven komplementären Polymerie für die Farbe der Aleuronschicht der Maiskörner.

tung bekommen können. Bei *Drosophila* findet ein Faktorenaustausch nur im Weibchen statt, während im Männchen alle Faktoren absolut gekoppelt sind. Beim Mais ist dagegen der Koppelungsgrad im männlichen wie im weiblichen Geschlecht meist der gleiche.

für grüne/goldene Pflanzen G/g. Austausch etwa 15%.

In dem ersten Falle läßt sich mit einiger Übung auch eine Drei-Faktoren-Koppelung mit doppeltem Austausch veranschaulichen. Zu der gleichen Koppelungsgruppe gehört nämlich der

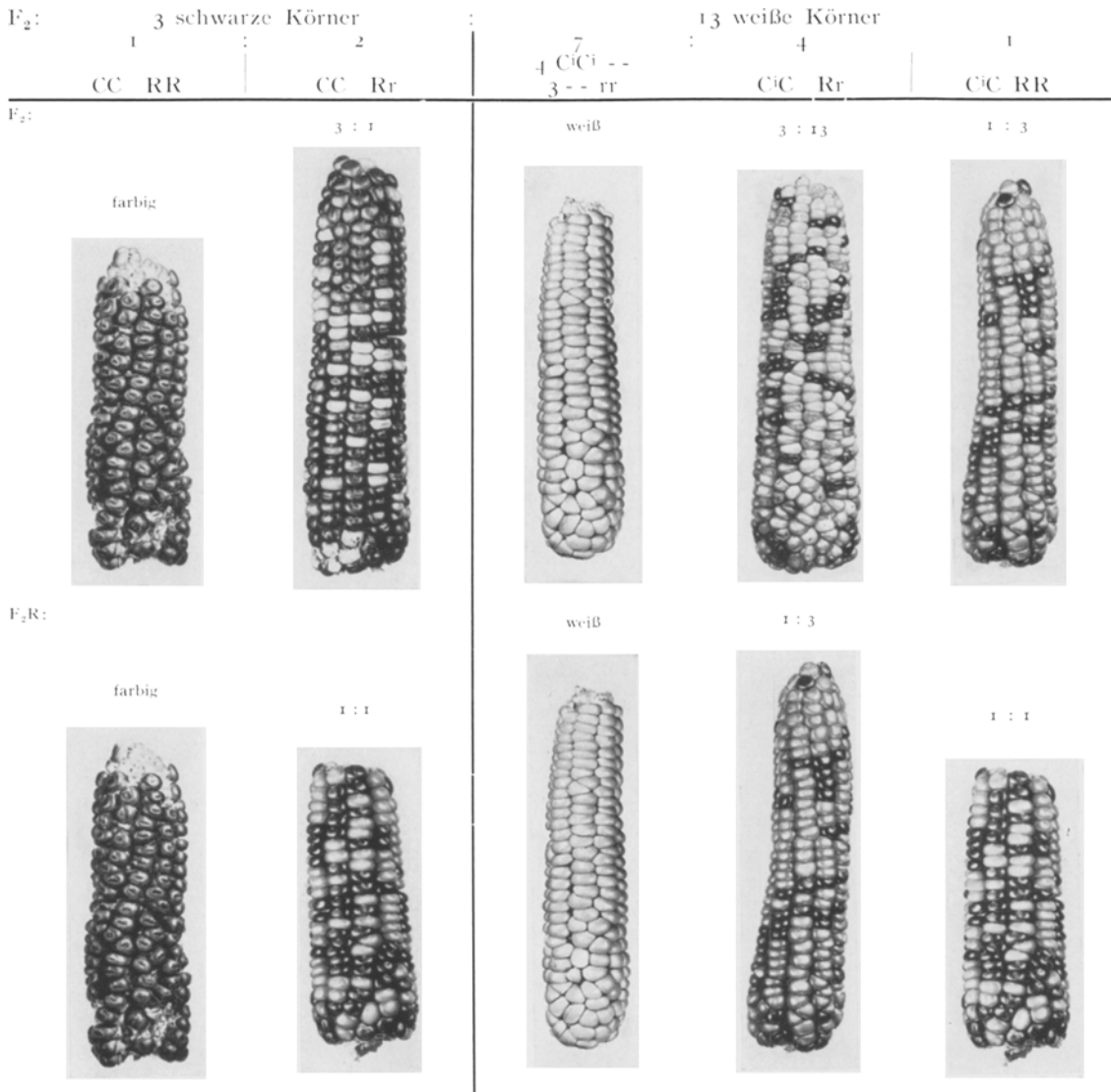


Abb. 6. Obere Reihe F<sub>3</sub> Kolben aus den F<sub>2</sub>-Körnern der Abb. 5 (F<sub>1</sub> : CiCrr). Untere Reihe Rückkreuzung zu CiCiRR.

Als geeignete Koppelungen kann man die folgenden Genpaare empfehlen:

Die C<sup>i</sup>/C/c-Serie und das auch schon erwähnte Gen für normales/geschrumpftes Endosperm Sh/sh Austausch 3%.

Der Blau/rot Faktor Pr/pr und der Faktor für normales/brüchiges Endosperm Bt/bt. Austausch etwa 13%.

Der Faktor für Anthocyan R/r und der Faktor

Faktor für Stärke/Erythrodextrin im Endosperm (Wx/wx).

Diese Beispiele lassen sich aber noch leicht vermehren, wie die Chromosomenkarte des Mais (Abb. 8) erkennen läßt.

Gonische Aufspaltung.

Es gibt nur wenige Objekte, bei denen man eine gonische oder „gametische“ Spaltung feststellen kann. Auch hier ist der Mais ganz be-

aa cc rr × AA CC RR

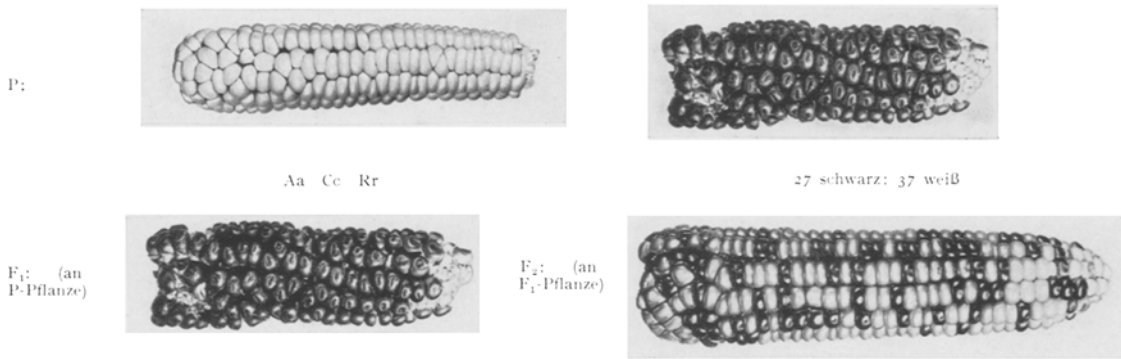


Abb. 7. Beispiel einer trihybriden, dominanten komplementär polymeren Spaltung für die Farbe der Aleuronschicht der Maiskörner.

sonders günstig, da wir zwei unabhängige Faktoren kennen, die eine solche Spaltung bedingen.

Der eine ist der bereits erwähnte Wachsfaktor. Homozygot rezessive *wx wx*-Pflanzen bilden zwar in allen Geweben des Sporophyten normale Stärke aus, und nur in den Gametophyten, d. h. auf der weiblichen Seite im Embryosack und nach der Befruchtung in dem daraus entstehenden Endosperm sowie auf der männlichen Seite im Pollenkorn, Erythrodextrin. Eine Heterozygote *Wx wx* liefert dementsprechend 50% Pollenkörner, die sich mit verdünnter Jodlösung blau, und 50%, die sich rot färben.

Der andere Faktor beeinflusst die Größe der Pollenkörner. In einer Heterozygoten sind 50% der Pollenkörner groß, und 50% klein. Trotz der Schwankung in der Größe innerhalb der beiden Klassen kann man die Spaltung doch recht gut auszählen.

Durch eine Kombination der beiden Faktoren kann man dann sogar das dihybride gonische Verhältnis 1:1:1:1 erhalten.

### Inzucht und Heterosis.

Da der Mais sehr stark der Inzuchtsdegeneration unterliegt, wie wohl die meisten Pflanzen, die in der Natur auf Kreuzung eingestellt sind, so kann man auch diese und ihr Gegenstück, das Luxurieren nach Kreuzung, die Heterosis, gut demonstrieren. Das Inzuchtminimum wird nach den Untersuchungen von EAST u. JONES schon nach etwa 6 Selbstungen erreicht. Man kann sich daher in verhältnismäßig kurzer Zeit das notwendige Material aufbauen. Hat man erst einmal einen sechsjährigen Zyklus hinter sich, dann ist es leicht, das Material sich weiter zu halten. Es ist ja immer wieder darauf hinzuweisen, daß es genügt, einige wenige Pflanzen

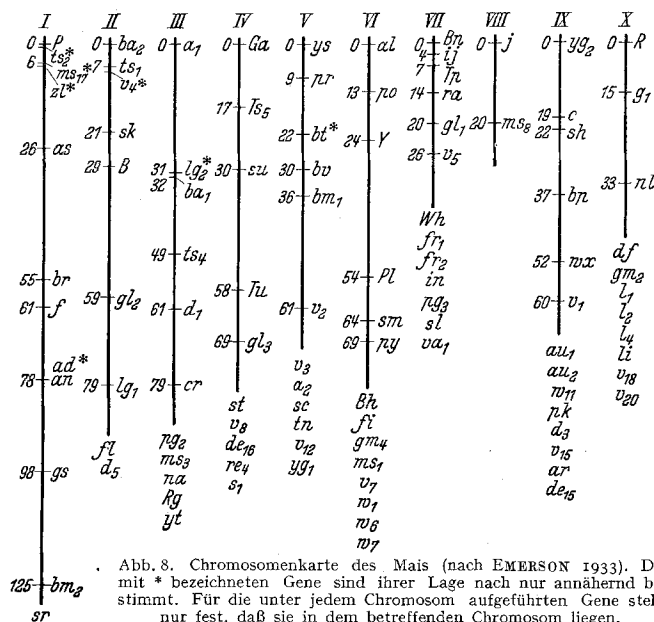


Abb. 8. Chromosomenkarte des Mais (nach EMERSON 1933). Die mit \* bezeichneten Gene sind ihrer Lage nach nur annähernd bestimmt. Für die unter jedem Chromosom aufgeführten Gene steht nur fest, daß sie in dem betreffenden Chromosom liegen.

Liste der Faktoren: *A* Gen für Anthocyanausbildung. *ad* zusammengeklebte Blätter. *an* anther ear. *ar* argentea-Blätter. *as* Asynapsis. *au<sub>1</sub>*, *au<sub>2</sub>* aurea-Blätter. *B* braune Pflanze. *bm* braune Mittelrippe. *Bn* braunes Perikarp. *bp* braunes Perikarp. *br* brachitic-Pflanze. *bt* brüchiges Endosperm. *bv* Zwergpflanze. *C* Gen für Anthocyanausbildung. *cr* haltiges Blatt. *d* Zwergpflanze. *de* unvollkommene Körner. *f* gestreifte Blätter. *fi* fein gestreifte Blätter. *Fl* Flint-Endosperm. *g* goldene Blätter. *Ga* Pollenschlauch-Wuchsfaktor. *gl* glänzende Blätter. *gs* grünstreifige Blätter. *ij* Iojap-streifige Blätter. *In* helles Aleuron. *j* japonica-Streifung der Blätter. *lg* ohne Ligula. *li* lineate Blätter. *ms* männlich steril. *na* nana-Pflanze. *P* Perikarp-Farbe. *Pi* Purpur-Pflanzenfarbe. *pg* blaßgrün. *pk* polkadot-Blatt. *po* Polymeiosis. *Pr* Blaues Aleuron. *R* Faktor für Anthocyanausbildung. *ru* verzweigter Kolben. *S* fleckiges Aleuron. *sc* narbiges Endosperm. *sh* geschrumpftes Endosperm. *sl* ohne Narbe. *sm* Narbenfarbe. *su* Zuckerendosperm. *tn* Zwergpflanze. *ts* Körner in der Fahne. *tu* tunicata-Kolben. *v* grünliche (virescent), später ergrünende Keimlinge. *w* weiße Keimlinge. *Wh* Hemmungsfaktor für Karotinbildung im Endosperm. *wx* Wachs-Edosperm. *Y* gelbes (Karotin) Endosperm. *Yg* gelb-grüne Blätter. *zb* Zebra-Streifung der Pflanze. (Genauere Beschreibung vgl. z. B. H. MATSUURA, *Bibl. Monogr. Plant. Gen. Sapiro* 1933.)



jeweils zu selbst, um je einige tausend Körner, je Pflanze etwa 400, zu erhalten.

Zusammenfassung.

Es wäre nicht schwer, aus der großen Zahl

lassen. Es fehlt die monohybride Grundspaltung 1:2:1 und die dihybride 15:1-Saltung. Hierfür läßt sich bei anderen Pflanzen leicht Ersatz beschaffen (*Silene Armeria*, *Urtica*,

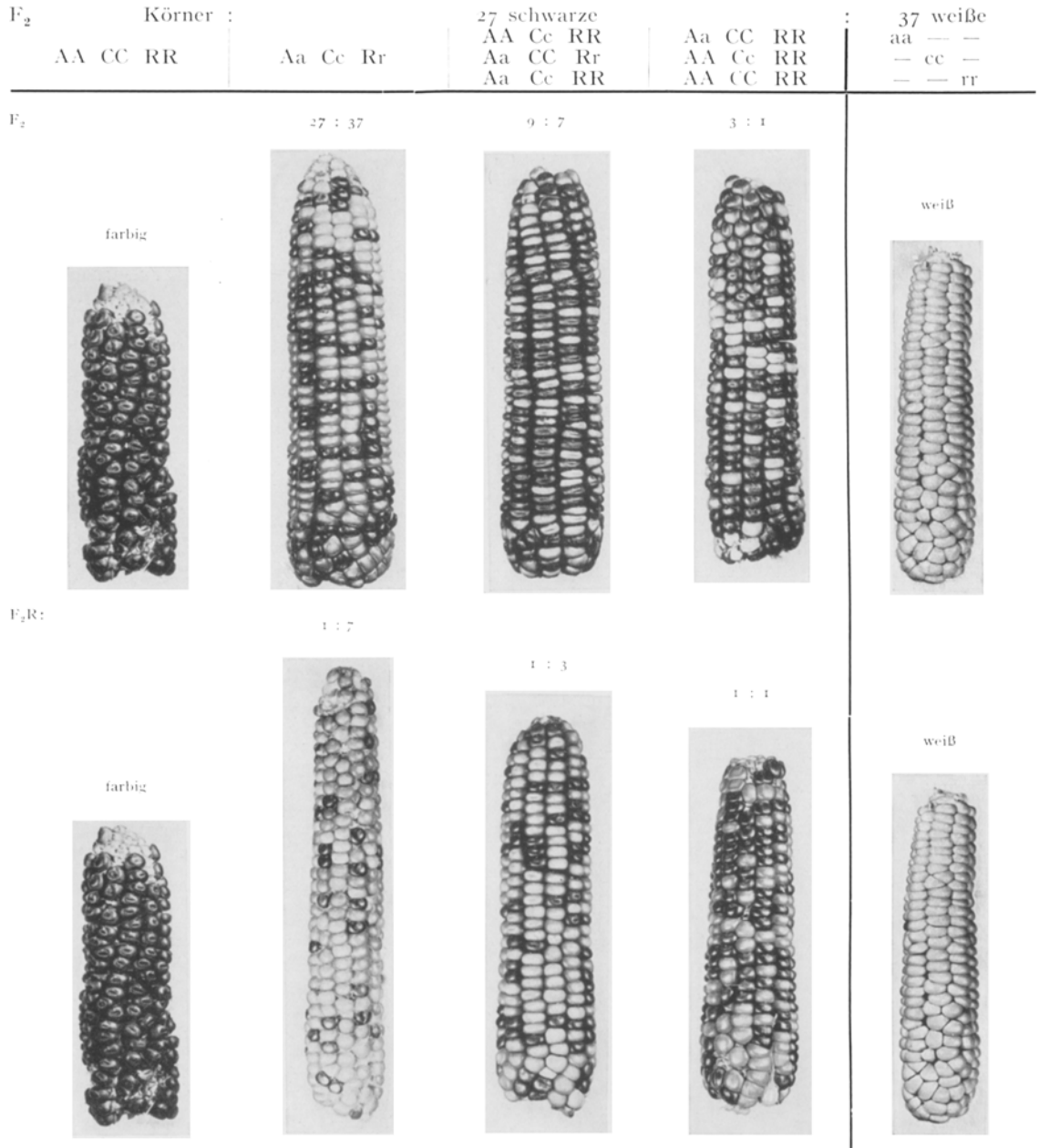


Abb. 9. Obere Reihe F<sub>2</sub>-Kolben aus den F<sub>2</sub>-Körnern der Abb. 7 (F<sub>1</sub>: Aa Cc Rr). Untere Reihe Rückkreuzungen zu aa cc rr.

gut bekannter Erbfaktoren beim Mais noch weitere geeignete Kreuzungen herauszusuchen. Die im vorhergehenden vorgeschlagenen scheinen mir aber zu genügen.

Es sind eigentlich nur zwei Spaltungsverhältnisse, die sich zur Zeit nicht veranschaulichen

*Collinsia bicolor*, *Phaseolus vulgaris*, *Pisum sativum*, *Lathyrus odoratus* u. a. m.). Alle anderen einfachen und komplizierteren wichtigen Spaltungen lassen sich aber in verschiedenen Beispielen, teils an Korncharakteren, teils an Keimlingscharakteren, beim Mais restlos darstellen.