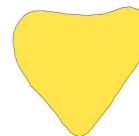




$$\frac{r}{r} \quad \frac{su}{su}$$



$$\frac{r}{r} \quad \frac{Su}{Su}$$



$$\frac{R}{R} \quad \frac{Su}{Su}$$



$$\frac{R}{R} \quad \frac{su}{su}$$

## 10.1

### Mendel neu entdeckt: mono- und dihybride Kreuzungen mit Mais

**Impressum:**

**Titel: Mendel neu entdeckt:  
Mono- und dihybride Kreuzungen mit Mais**

**Arbeitshilfe Nr. 10.1**  
Neue Fassung Februar 2009

**Verfasser:** Ingo Mennerich  
auf Grundlage der Arbeitshilfe  
„Mono- und dihybride Kreuzungen und Rückkreuzungen beim Mais“  
Hans-Joachim Frings, 1980

**Herausgeber:** Landeshauptstadt Hannover  
Fachbereich Bibliothek und Schule  
Schulbiologiezentrum  
Vinnhorster Weg 2  
30419 Hannover  
Tel: 0511/168-47665  
Fax: 0511/168-47352  
E-Mail: [schulbiologiezentrum@hannover-stadt.de](mailto:schulbiologiezentrum@hannover-stadt.de)  
Internet: [www.schulbiologiezentrum.info](http://www.schulbiologiezentrum.info)



## Inhalt

|   |    |
|---|----|
| Vorwort.....  | 4  |
| Bestäubung, Befruchtung und Samen: Mais ist ein Süßgras.....  | 5  |
| Violett und gelb: Die Entstehung der Farbe von Maiskörnern.....   | 7  |
| Die „Farbgene“ der Maiskörner.....  | 7  |
| Glatt und runzelig: Das „sugary“-Gen.....   | 9  |
| Auszählen der Samen auf den Kolben und Auswertung der Ergebnisse.....                                   | 9  |
| Statistische Auswertung (Chi-Quadrat-Test).....   | 11 |
| Im Schulbiologiezentrum Hannover ausleihbare Kreuzungen (8.2.2)   |    |
| Monohybride Kreuzung (violett, gelb), P, F1, F2 und Rückkreuzung.....                                   | 13 |
| Monohybride Kreuzung (glatt, runzelig), P, F1, F2.....  | 14 |
| Dihybride Kreuzung (violett/glatt x gelb/runzelig), P, F1, F2 und Rückkreuzung.....                     | 15 |
| Phänotypen und Genotypen (Gene und genetischer Hintergrund), Übersicht:.....                            | 16 |
| Epistasie: Durch Farbhemmer gestörte Pigmentsynthese.....   | 16 |
| Nicht mendelnde Vererbung: Genkopplung und Kopplungsbruch.....  | 17 |
| Übersicht über die betrachteten Genloci.....  | 19 |
| Kreuzungsschemata (Punnet-Schemata) und Verteilungswahrscheinlichkeiten                                 |    |
| Monohybrider Erbgang: Kreuzung RR (violett) x rr (gelb).....  | 20 |
| Monohybrider Erbgang: Rückkreuzung F2 (aus RR x rr) mit rezessivem Elter.....                           | 21 |
| Monohybrider Erbgang: Kreuzung SuSu (glatt) x susu (runzelig).....                                      | 22 |
| Monohybrider Erbgang: Rückkreuzung F2 (aus SuSu x susu) mit rezessivem Elter.....                       | 23 |
| Dihybrider Erbgang: Kreuzung RR SuSu (violett, glatt) x rr susu (gelb, runzelig).....                   | 24 |
| Ergebnis (F2) der Kreuzung RR SuSu (violett, glatt) x rr susu (gelb, runzelig), .....                   | 25 |
| Neukombination der Gene RR SuSu (violett, glatt) x rr susu (gelb, runzelig).....                        | 26 |
| Rückkreuzung F1-Hybrid (Rr Susu, violett, glatt) mit rezessivem Elter (rr susu, gelb, runzelig).....    | 27 |
| Ergebnis der Rückkreuzung (Rr Susu, violett, glatt) mit rezessivem Elter (rr susu, gelb, runzelig)..... | 28 |
| Zea mais und das Mais-Genom: Quellen im Internet.....   | 29 |
| Bezugsquellen für Maiskolben (Auswahl).....   | 29 |

## Vorwort

Seit über drei Jahrzehnten leiht das Schulbiologiezentrum Hannover „bunte“ Maiskolben zum Thema Mendel-Genetik an die Schulen aus. Die Kolben sind, wenn sie in Gruppenarbeit eingesetzt werden sollen, bei einem Preis von 20 bis 25 € pro Stück recht teuer und kaum eine Schule zählt sie zu ihrem Sammlungsbestand.

Die in Bezug auf Farbe (violett und gelb) und Struktur (glatt und runzelig) mono- und dihybriden Kreuzungen und Rückkreuzungen bieten die Möglichkeit, sich die Mendel'schen Regeln induktiv zu erschließen. Weitere – für die Sek II gedachte - Reihen demonstrieren die Wirkung von Inhibitoren (hier Farbhemmern) und die Mechanik der Genkopplung besonders im Hinblick auf die Verortung von Genloci.

Anders als bei Labormäusen, deren Nachkommen erst über mehrere Generationen hinweg statistisch verwertbare Populationen produzieren und anders als bei der Taufliege *Drosophila*, die zwar Nachkommen in ausreichender Zahl liefert, deren Handhabung für die Sekundarstufe I aber zu schwierig ist, können bei einem einzigen Maiskolben die Ergebnisse mehrerer hundert Bestäubungs- und Befruchtungsvorgänge beobachtet und ausgezählt werden.

Pflanzen sind wohl (leider!) nicht annähernd so motivierend wie Tiere und bei den Maiskolben ist es so, dass sie nur das Ergebnis eines komplizierten, hier nicht auf seinen Ursprung zurückverfolgten und nicht durchschauten (vielfachen), Paarungsaktes sind. Das erschwert den Umgang mit den Kolben zumindest für diejenigen, die die Entwicklung vom Samen zur Erntereifen Pflanze nicht gesehen haben.

Das heißt: Demjenigen, der keine Kenntnis davon hat, was ein Gras ist, wie es blüht und fruchtet, der keine Kenntnis davon hat, wie sich der zu den Gräsern gehörende Mais entwickelt und was ihn anders macht als „normales“ Gras wird der bunte Kolben fremd bleiben. In diesem Zusammenhang ist es von Vorteil, dass der Mais heute eine auf großen Flächen angebaute Kulturpflanze ist, die man „besuchen“ oder in den Unterricht bringen kann.

Vor 30 Jahren hat der unvergessene Kollege Hans-Joachim-Frings eine erste Arbeitshilfe zum Thema Mais-Kreuzungen geschrieben. Im Darwin-Jahr möchten wir hiermit eine gänzliche neue Auflage dieses „Klassikers“ vorlegen. In den letzten Jahrzehnten hat die Forschung rund um diese Pflanze riesige Schritte vollzogen. Das Mais-Genom gilt als entschlüsselt und im Prinzip bis in feinste Details für jedermann im Internet abrufbar. Vieles von dem, was sich vor einem halben Jahrhundert nur über Mendel-Verteilungen und die Wahrscheinlichkeit von Chromosomenbrüchen erschloss, gehört heute durch die Diagnosemöglichkeiten der Gentechnologie zum „abgehakten“ Standard. Heute lassen sich Veränderungen im Genom gezielt, quasi operativ vollziehen, Eigenschaften, deren genetische und biochemische Reaktions- und Entwicklungsschritte („pathways“) bekannt sind, mit anderen Eigenschaften kombinieren. Ob die Produkte der Agrarindustrie, etwa mit Resistenzgenen ausgestattete Hochleistungspflanzen in jeder Hinsicht wünschenswert sind je nach Perspektive unterschiedlich bewertet werden. Die öffentliche Debatte um die Gentechnik – eine breit geführte, sinnvolle und notwendige Diskussion - zeigt, wie virulent diese Fragen sind. Sie widerspiegelt – leider – aber auch ein großes Maß Unwissen und Fehleinschätzungen in der Bevölkerung. Nicht-Wissen aber öffnet Interessenverbänden aus der einen wie aus der anderen Richtung Tür und Tor.



Die Schule kann und muss hier wie so oft als Korrektiv auftreten und das Basiswissen liefern, dass dem „mündigen Staatsbürger“ eine fachliche Bewertung politischen Handelns ermöglicht.

Zum Verständnis der Genetik und Gentechnik gehören – als Grundlage - die Mendelschen Regeln der Vererbung, auch in wissenschaftshistorischer Hinsicht. Denn das, was wir heute als Standardwissen „ergoogeln“, ist einmal in mühevollen und genialen Schritten aufgespürt worden. Der Kloostergarten in Brünn, der Gregor Mendel als Laboratorium zur Verifikation seiner Hypothesen diente, kann als Schauplatz großer Erkenntnisse durchaus neben das Freilandlabor der Galapagos-Inseln seines Zeitgenossen Charles Darwin gestellt werden.

Wir hoffen mit dieser Arbeitshilfe, einen für die Schulpraxis ausreichenden fachlichen Hintergrund geliefert zu haben und im Darwin-Jahr 2009 Sie dazu motiviert zu haben, Mendel neu zu entdecken.

## **Bestäubung, Befruchtung und Samen: Mais ist ein Süßgras**

### **Systematische Stellung:**

Familie: Süßgräser syn. Echte Gräser (Poaceae)

Ordnung: Lilienartige (Liliales)

Klasse: Einkeimblättrige (Monocotyledoneae)

Unterabteilung: Bedecktsamer (Angiospermae)

Abteilung: Samenpflanzen (Spermatophyta)

Mais (*Zea mays*) ist eine aus Mittelamerika stammende, bereits im Neolithikum in Mexiko kultivierte Süßgräserart, also ein Verwandter unserer Gräser und Getreide. Der „Teosinte“ genannte Urahn der heutigen Kultursorten, der Wildmais (*Zea parviglumis*) besaß nur etwa 2 cm lange Ähren mit kleinen, dunklen Samen. Die männlichen Blütenstände waren nicht an der Spitze, sondern seitenständig angeordnet. Vor etwa 9200 Jahren vollzog sich, auf bis heute nicht geklärte Art und Weise, der „Quantensprung“ vom Teosinte zum Mais, der in jeder Hinsicht „explodierte“. Allein die Maisähre hat seit ihren Ursprüngen um das etwa 50fache an Volumen zugenommen. Heute zählt Mais zu den weltweit meist angebauten Getreiden. Erstaunlicherweise ist das Genom von Teosinte vom Kulturmais nur in wenigen Aspekten unterschieden und hier scheint vor allem die Entwicklung regulativ wirkender Gene, die andere Gene „an-“ und „abschalten“, eine große Rolle zu spielen. Grund genug, sich mit der Genetik dieser Pflanze zu beschäftigen.

Mais gehört wie alle Gräser zu den windbestäubten Pflanzen, unterscheidet sich aber von „normalen“ Gräsern dadurch, dass er getrennt geschlechtliche Blüten hat. Bei Gräsern sind männliche (Staubblätter) und weibliche (Narbe, Griffel, Fruchtknoten) Blütenbestandteile zusammen mit mehr oder weniger gut ausgebildeten Spelzen (Deck- und Hüllspelzen) in einer Blüte, dem Ährchen vereint.

Der Mais dagegen treibt an der Spitze der Pflanze, also endständig, eine Rispe aus männlichen, Pollen produzierenden Blüten aus. Die weiblichen Blüten – aus denen sich nach der Bestäubung und Befruchtung die Maiskolben entwickeln - treten zu zweit oder zu dritt in den Blattachsen auf. Sie sind von grünen so genannten Lieschblättern umhüllt. Zur Blütezeit ragen die Griffel lang aus der Liesche heraus.



Männlicher Blütenstand (Rispe)

Quelle: Wikimedia Commons (GNU-Lizenz)

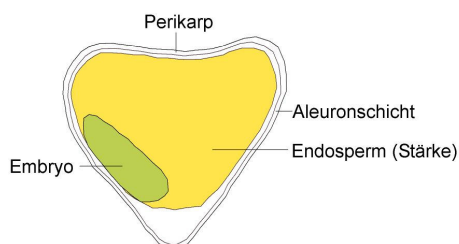


Weiblicher Blütenstand (Ähre)

Quelle: Wikimedia Commons (GNU-Lizenz)

Bevor man sich an das Auszählen der Körner und Berechnen der Zahlenverhältnisse macht sollte man eine blühende weibliche Ähre vorsichtig von den Lieschen befreien und die Griffel und Narben den entsprechenden Fruchtknoten zuordnen. Des Weiteren macht es Sinn, die männlichen Rispen zu schütteln und den Pollen unter das Mikroskop zu legen. Zusammenfassend gesagt: Der Maiskolben geht aus einer (weiblichen) Ähre, also einem Blütenstand, bestehend aus vielen Blüten (!) und vielen Befruchtungsereignissen hervor. Die Maiskörner, die stärkereichen Samen sind – wie das Weizenkorn – Karyopsen (Schließfrüchte), bei denen die Samen- mit der Fruchtschale verwachsen ist. Sie stehen in 8 – 16 Längsreihen mit insgesamt 200 – 400 Körnern. Jede Zeile der von uns ausgeliehenen Kolben besteht aus etwa 40 Samen.

Das Maiskorn ist umgeben vom Perikarp, der aus der Samen- und Fruchtschale entstanden ist. Darunter befindet sich die proteinhaltige Aleuronschicht. Der größte Teil des Samens wird ausgefüllt durch das stärkereiche Endosperm, dessen Zellen übrigens triploid sind, also 3 Chromosomensätze enthalten. Die Aleuronschicht erzeugt Amylase, das Enzym, das bei der Keimung den wasserunlöslichen Reservestoff Stärke im Endosperm in wasserlöslichen Zucker verwandelt. Zucker ernährt den, dem Endosperm mit einem Schildchen (Scutellum) seitlich anliegenden Embryo.



Die Eigenschaften „Farbe“ und „glatt“ bzw. „runzlig“ werden durch Eigenschaften der Aleuronschicht und des Endosperms bestimmt, die ihren „genetischen Hintergrund“ auf den mendelnden Chromosomen haben.

Das gelbe Maiskorn erhält seine Farbe durch ein gelbes Endosperm, eine transparente Aleuronschicht und ein ebenso durchsichtiges Perikarp (Abbildung).

Wichtig ist zu erkennen, dass jedes einzelne Korn auf einem Maiskolben aus einem individuellen Bestäubungs- und Befruchtungsvorgang hervorgeht. Daher können benachbarte Körner genetisch durchaus verschieden sein. Das ist, wenn die Mendel-Verhältnisse induktiv „nacherforscht“ werden sollen von unmittelbarem Vorteil denn anders als bei Mäusen und der Taufliege *Drosophila* kann man gleich und ohne Vorlauf mit großen Zahlen arbeiten.

## Violett und gelb: Die Entstehung der Farbe von Maiskörnern

Der ursprüngliche wilde Mais (Teosinte) hatte dunkle Samen, heute dominiert die gelbe Farbe. „Bunter“ Mais wird heute als Saatgut für Zierpflanzen angeboten, die vielfarbigen Kolben als Zimmerschmuck. Er wird in den USA „Indian Corn“ (Indianermais) genannt.

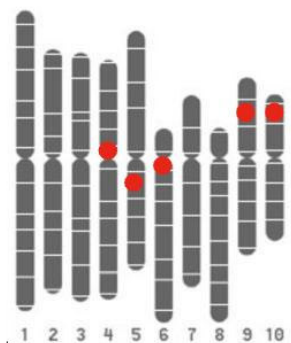


Die Vielfarbigkeit der Maissamen widerspiegelt das breite genetische Potential dieser Pflanze und hat, heute weitgehend aufgeklärte genetische und biochemische Ursachen:

Die Farbe eines Maiskorns wird bestimmt durch das Perikarp (die äußere Schicht), die eiweißhaltige Aleuronschicht und das zentral gelegene Endosperm. Das Perikarp ist bei den allen hier betrachteten Maiskolben farblos. Die dünne, meist nur aus einer Zelllage bestehende Aleuronschicht kann farblos, rötlich oder violett sein. Das Endosperm ist gelb oder weiß. Das bedeutet, dass die Farbe des Endosperms nur dann nach außen dringt, wenn die Aleuronschicht transparent ist.

## Die „Farbgene“ der Maiskörner

Mais hat einen diploiden Satz aus  $2 \times 10$  Chromosomen. Viele Kultursorten sind polyploid, d.h. sie enthalten mehrere Chromosomensätze. Die Farbe der Maiskörner wird von mehreren Genen gesteuert:



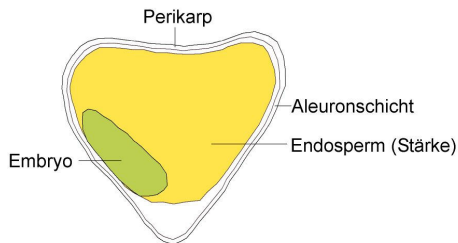
- dem Gen „r1“ (colored1) auf dem Chromosom 10
- dem Gen „c1“ (colored aleurone1) auf dem Chromosom 9
- dem Gen „pr1“ (red aleurone1 / purple aleurone1) auf dem Chromosom 5
- und dem Gen „y1“ (yellow endosperm1) auf dem Chromosom 6

Die Gene liegen auf verschiedenen Chromosomen und werden folglich unabhängig voneinander vererbt. Das macht sie interessant für die Mendel-Genetik.

In der „klassischen“ Mendel-Genetik und in der ursprünglichen Fassung dieser Arbeitshilfe wird als einziges „Farbgen“ das

„colored1“-Gen ( $r_1$ ) betrachtet und mit  $R$  („violett“) und  $r$  („gelb“) bezeichnet.  $R$  ist danach dominant über  $r$ .

In der Realität sind die Verhältnisse viel komplizierter und „ $r$ “ lässt sich bestenfalls aus didaktischen Gründen und ergebnisorientiert als „gelb“ bezeichnen. Die gelbe bzw. violette Farbe hat ihren Ursprung an ganz unterschiedlichen Orten im Maiskorn:  
Gelb ist der Samen wenn das Nährgewebe, das Endosperm, gelb ist.

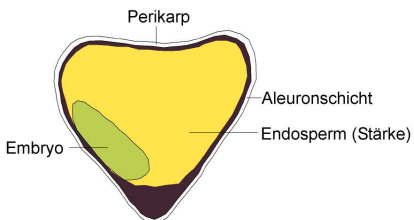


Entscheidend ist hier das Gen „ $y_1$ “ (yellow endosperm1) das die Produktion von Carotinoiden anregt. Wenn das Gen in seiner dominanten Form vorliegt ( $Y/Y$  oder  $Y/y$ ) wird Carotinoid hergestellt und das Endosperm ist gelb gefärbt. Tritt das rezessive Allel  $y$  doppelt auf ( $y/y$ ), unterbleibt die Carotinoidproduktion und das Endosperm ist weiß wie Stärke. Das ist nach außen natürlich nur dann

sichtbar, wenn die Aleuronschicht transparent ist.

Die Darstellung  $Y/Y$ ,  $Y/y$  oder  $y/y$  vereinfacht die tatsächliche Situation: Das Endosperm ist nicht di- sondern triploid. Nicht zwei, sondern drei Allele bestimmen die Farbe, mit der Folge, dass es zu Übergängen zwischen weiß ( $y_1y_1y_1$ ) und gelb ( $Y_1Y_1Y_1$ ) kommt. Die Kombination  $y_1y_1Y_1$  führt zu einem blassgelben,  $Y_1Y_1y_1$  zu einem hellgelben Endosperm. Das triploide Endosperm wird zu  $2/3$  vom mütterlichen und zu  $1/3$  vom väterlichen Genom bestimmt.

Die violette Färbung der Aleuronschicht entsteht durch Einlagerung von Anthocyanen. Anthocyane sind weit verbreitete pflanzliche blaue, die Blütenfarbe bestimmende Farbstoffe.



An der Färbung der Aleuronschicht sind die Gene „ $c_1$ “ und „ $r_1$ “ beteiligt sind. Die Allele werden hier als  $C/C$ ,  $C/c$  bzw.  $R/R$ ,  $R/r$  bezeichnet. In der homozygoten, rezessiven Form  $c/c$  bzw.  $r/r$  unterbricht die Produktion der Anthocyane, das Aleuron bleibt farblos. Nur in diesem Fall ist das weiße oder gelbe Endosperm sichtbar.

Die Gene  $C,c$  und  $R,r$  liegen auf verschiedenen

Chromosomen und wirken unabhängig voneinander.

Sie werden zusätzlich von dem Gen „ $pr_1$ “ (red aleurone1 oder purple aleurone1) beeinflusst:  $Pr/Pr$  bzw.  $Pr/pr$  führt durch Bildung von Cyanidin zu violetter Aleuron, in der doppelt rezessiven Form  $pr/pr$  färbt es die Aleuronschicht durch Bildung des nur durch eine fehlende Hydroxyl-Gruppe vom Cyanidin verschiedenen Pelargoniums rot. Die Hydroxyl-Gruppe wird durch ein Enzym, die Flavonoid-3-hydroxylase an das Molekül des Pelargoniums angehängt und genau dafür zeichnet das Gen „ $pr_1$ “.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die gelbe bzw. violette Farbe des Maiskorns nicht allein durch das Allelpaar  $R, r$ , sondern völlig unabhängig davon von  $C, c$  mitbestimmt wird. Violettfärbung kann nur auftreten, wenn sowohl so wohl  $R$  als auch  $C$  in der dominanten Form auftreten.

Gelb kann das Korn nur sein, wenn  $r$  und/oder  $c$  in doppelt rezessiver Form vorhanden ist. Nur dann ist die Aleuronschicht transparent und lässt das Endosperm hindurchscheinen.





Aus didaktischen Gründen wird in Bezug auf die Farbeigenschaften nur das Mendeln des Allelpaars R, r betrachtet. Damit ist vorausgesetzt, dass C und Pr in dominanter Form und homozygot auftreten.

Eine tieferen Überblick liefert Rosemary H. Ford in ihrem Beitrag „Inheritance of Kernel Color in Corn – Explanations & Investigations“, erschienen im „American Biology Teacher“, Vol. 62, No. 3 vom März 2000. Den Artikel haben wir als pdf-Datei ins Internet gestellt ([www.schulbiologiezentrum.info](http://www.schulbiologiezentrum.info)). Einen guten fachlichen Hintergrund liefert auch der US-amerikanische Lehrmittelvertrieb „Carolina“ ([www.carolina.com](http://www.carolina.com)).

### **Glatt und runzlig: Das „sugary“-Gen**

Ein weiteres, in diesem Zusammenhang wichtiges, aber von der Farbe losgelöstes Merkmal ist die Stärkesynthese:

Normalerweise wird der photosynthetisch erzeugte, wasserlösliche Zucker durch Stärkesynthasen enzymatisch in das wasserunlösliche Polymer Stärke verwandelt. Dabei werden die Zuckerbausteine miteinander zu langen Ketten verkoppelt.

Das Gen „su1“ (sugary1), auf dem Chromosom 4 und damit von allen betrachteten Farbgenen unabhängig gelegen, ist an dieser Synthese beteiligt.

In seiner dominanten, hier „Su“ (Su/Su oder Su/su) genannten Form führt es zu Stärke enthaltenden Maiskörnern. Tritt das rezessive Allel su doppelt auf, „verzuckert“ der Samen und nimmt Wasser auf. Beim Trocknen zieht er sich zusammen und wird runzlig.

2009 haben wir einen zweiten dominant-rezessiven monohybriden Erbgang in unser Ausleihprogramm aufgenommen, bei dem es ausschließlich nur um das Gen „su1“ geht. Die P-Generation besteht aus den Eltern gelb/glatt (homozygot Su1/Su1 oder Su/Su) bzw. gelb/runzlig (homozygot su1/su1 oder su/su). Die F1-Generation, die hier nur gedanklich interpoliert werden kann ist phänotypisch gelb/glatt und genotypisch heterozygot Su1/su1. Die F2-Generation liefert phänotypisch ein 3 : 1 Ergebnis: 75% der Samen sind gelb und glatt, 25% sind – wie der rezessive Elter – gelb und runzlig.

Bei diesem Erbgang reicht es aus, nur das „su1“ Gen zu betrachten.

### **Auszählen der Samen auf den Kolben und Auswertung der Ergebnisse**

Um zu statistisch verwertbaren Verhältnisse zu gelangen, sollten möglichst viele Kolben ausgezählt werden. Diese Notwendigkeit lässt sich leicht demonstrieren, wenn man die Schüler nacheinander „blind“ Pappkärtchen aus einem Sack herausgreifen lässt: Die Hälfte der Kärtchen ist violett, die andere Hälfte ist gelb. Die Ergebnisse variieren anfangs sehr stark, erst nach vielen Griffen tendiert das Verhältnis zu 1 : 1. Dass für signifikante Aussagen große Zahlen vorliegen müssen, wird besonders deutlich, wenn im Sack noch einige Kärtchen einer dritten Farbe liegen.

Hinweisen möchten wir an dieser Stelle auf das ausleihbare Funktionsmodell zur Erbanlagenkombination: Ein Sack mit 16 roten und 16 weißen Kugeln die, aus dem Sack geschüttelt, sich stets paarweise (rot/rot, weiß/weiß, rot/weiß, weiß/rot) anordnen.

Die Körnerreihen müssen sehr sorgfältig ausgezählt werden. Zunächst muss festgestellt werden, aus wie vielen Reihen sich der Kolben zusammensetzt und dann der Beginn der Reihen markiert werden. Dies kann durch ein mit Zahlen versehenes, auf den

Kolbengrund herumgelegtes (nicht geklebtes!) Band geschehen oder dadurch, dass man die ersten 5 – 10 Samen notiert. Sprünge zwischen den Reihen und Doppelzählungen sollten vermieden werden. Fehlende oder nicht eindeutig zuzuordnende Körner werden nicht gezählt.

Als erstes vergleichendes Ergebnis dieser Zählungen wird festzustellen sein, dass die Verhältnisse stark streuen und möglicherweise von den erwarteten Werten stark abweichen. Erst das Zusammentragen möglichst vieler Einzelzählungen, vergleichbar mit Hochrechnungen vor dem Schließen der Wahlurnen, wird einen stabilen Trend ergeben.

Zahlenbeispiel (F2-Generation, dihybrider Erbgang RRSuSu x rrsusu),  
ausgezählt durch FRINGS

| Samen              | ausgezählte Samen | Zahlenverhältnis | % von $\Sigma$ | theoretisches Verhältnis (nach Punnet-Schema) | % von 16 |
|--------------------|-------------------|------------------|----------------|---|----------|
| violett / glatt    | 2085              | 9,3/16           | 58,3%          | 9 (9/16)                                      | 56,25%   |
| gelb / glatt       | 575               | 2,6/16           | 16,1%          | 3   | 18,75%   |
| violett / runzelig | 708               | 3,2/16           | 19,8%          | 3   | 18,75%   |
| gelb / runzelig    | 211               | 0,9/16           | 5,9%           | 1   | 6,25%    |
| $\Sigma$           | 3579              | 16/16            | 100%           | 16  | 100%     |

Hans-Joachim Frings wies in der ersten Fassung dieser Arbeitshilfe auf die Gefahr hin „daß kleinste ganzzahlige Verhältnis dadurch bestimmen zu wollen, daß man die Gruppe mit der kleinsten Anzahl gleich 1 setzt, also alle Zahlen durch 211 dividiert, denn in der Gruppe mit der geringsten Anzahl steckt potentiell noch der größte Fehler.

Vielmehr kann entweder eine genaue Ausgleichrechnung mit Fehlergrenzen durchgeführt werden, oder man kann durch Probieren ein annäherndes Verhältnis bestimmen: Im angegebenen Zahlenbeispiel liegen die beiden mittleren Werte (575; 708) relativ nahe beieinander, der größte Wert (2085) ist im Mittel mehr als dreimal so groß, der kleinste ein Drittel so groß. Daraus ergibt sich probeweise abgerundet das gesuchte Zahlenverhältnis 9 : 3 : 3 : 1.“

Ein Nachsatz: Die obige Rechnung geht offenbar nicht auf. Zumindest nicht in Bezug auf das wohl erwartete 9 : 3 : 3 : 1 Schema. Das mag angesichts des großen, mühsam ausgezählten Ergebnisses enttäuschen.

Aber darin liegt gerade der pädagogische Wert: Mendel-Genetik ist kein starres Schema, dem sich zwei Individuen einer P-Generation an der Schultafel unterwerfen, sondern hat etwas mit statistischen Wahrscheinlichkeiten zu tun. Nicht das Wissen um die unabhängige chromosomale Vererbung von Eigenschaften schuf das Punnet-Schema. Anders herum ist es richtig: Erst genial angesetzte, geduldig durchgeführte und zu großen Zahlenergebnissen leitenden Experimente waren es, die den materiellen chromosomalen Hintergrund der Vererbung erkennen ließen.



## Statistische Auswertung (Chi-Quadrat-Test)

Der Chi-Quadrat-Test ( $\chi^2$ ) wird durchgeführt um die Abweichung von den theoretisch erwarteten Ergebnissen (Nullhypothese,  $H_0$ ) von den tatsächlich beobachteten Werten festzustellen. Hierbei werden nur Zahlen (keine Prozentwerte, Verhältnisse oder ähnliches) ins Verhältnis gesetzt.

Berechne den Chi Quadrat Wert mit folgenden Schritten

1. Subtrahiere in jeder Kategorie den erwarteten Wert (e) von dem beobachteten Wert (b), also  $b - e$
2. Quadriere das Ergebnis  $(b - e)^2$ .
3. Teile die in jeder Kategorie errechneten Quadrate durch den erwarteten Wert  $(b - e)^2 / e$
4. Addiere die Werte aller Kategorien  $(b - e)^2 / e$ . Das ist der Wert Chi-Quadrat ( $\chi^2$ ).

**Monohybride Kreuzung:** Ausgezählt: 1000 Samen

| Samen    |     | erwartet (e) | beobachtet (b) | b - e | $(b - e)^2$ | $(b - e)^2/e$    |
|----------|-----|--------------|----------------|-------|-------------|------------------|
| violett  | 3/4 | 750          | 732            | - 18  | 324         | 0,432            |
| gelb     | 1/4 | 250          | 268            | +18   | 324         | 1,296            |
| $\Sigma$ |     | 1000         | 1000           |       |             | $\chi^2 = 1,728$ |

Der nächste Schritt der Analyse ist die Feststellung der Freiheitsgrade (df):

Die Zahl der Freiheitsgrade ist die Zahl der Kategorien (violett oder gelb) minus 1, df ist also  $(n - 1)$

Bei einer monohybriden dominant-rezessiven Kreuzung mit dem Ergebnis 3 : 1 gibt es  $df = (n - 1) = (2 - 1) = 1$  Freiheitsgrad.

Chi-Quadrat Verteilung (Standardtabelle: )

| df \ p | akzeptieren ◀ |       |        | ▶ zurückweisen |        |        |
|--------|---------------|-------|--------|----------------|--------|--------|
|        | 0.5           | 0.10  | 0.05   | 0.02           | 0.01   | 0.001  |
| 1      | 0.455         | 2.706 | 3.841  | 5.412          | 6.635  | 10.827 |
| 2      | 1.386         | 4.605 | 5.991  | 7.824          | 9.210  | 13.815 |
| 3      | 2.366         | 6.251 | 7.815  | 9.837          | 11.345 | 16.268 |
| 4      | 3.357         | 7.779 | 9.488  | 11.668         | 13.277 | 18.465 |
| 5      | 4.351         | 9.236 | 11.070 | 13.388         | 15.086 | 20.517 |

p (probability):  
Wahrscheinlichkeit  
0,5 = 50%

df: Freiheitsgrade (s.o.)

Der Wert  $\chi^2 = 1,728$  ergibt nach der Tabelle bei 1 Freiheitsgrad einen Wert zwischen 0,455 und 2,706. Das entspricht einer Wahrscheinlichkeit zwischen  $p = 0,5$  und  $p = 0,1$ .

Das heißt, kurz gesagt, dass die Wahrscheinlichkeit, dass sich das Ergebnis bei weiteren Stichproben wiederholt, zwischen 10 und 50% liegt. Das Ergebnis liegt deutlich oberhalb von  $p = 0,05$  (5%), dem allgemein anerkannten statistischen kritischen „Grenzwert“.

Die Nullhypothese kann also als bestätigt angesehen werden.



## Dihybride Kreuzung (Beispiel aus vorhergehendem Abschnitt)

Im obigen Fall der F2 einer dihybriden Kreuzung sollte sich bei einem theoretischen Verhältnis von 9 : 3 : 3 : 1 und 3579 ausgezählten Samen folgendes Verhältnis ergeben (Nullhypothese,  $H_0$ ):

$$\begin{aligned} 3579 : 16 &= 223,6875 \approx 223,7 \\ 223,7 \times 9 &= 2013,2 \\ 223,7 \times 3 &= 671,2 \\ 223,7 \times 3 &= 671,2 \\ 223,7 \times 1 &= 223,7 \end{aligned}$$

Auf der Basis der Zahlen der dihybriden Kreuzung (siehe vorhergehender Abschnitt) heie das Ergebnis:

| Samen              |      | erwartet (e) | beobachtet (b) | b - e | (b - e) <sup>2</sup> | (b - e) <sup>2</sup> /e |
|--------------------|------|--------------|----------------|-------|----------------------|-------------------------|
| violett / glatt    | 9/16 | 2013         | 2085           | 72    | 5184                 | 2,58                    |
| gelb / glatt       | 3/16 | 671          | 575            | - 96  | 9216                 | 13,73                   |
| violett / runzelig | 3/16 | 671          | 708            | 37    | 1369                 | 2,04                    |
| gelb / runzelig    | 1/16 | 224          | 211            | - 3   | 9                    | 0,04                    |
| $\Sigma$           |      | 3579         | 3579           | 208   | 15780                | $\chi^2 = 18,39$        |

Bei der dihybriden Kreuzung mit 4 Kategorien gibt es  $(4 - 1) = 3$  Freiheitsgrade.

Der gefundene Wert  $\chi^2 = 18,39$  fhrt bei 3 Freiheitsgraden (df) zu  $<0,001$ , d.h. die Wahrscheinlichkeit, dass sich das Ergebnis bei weiteren Proben wiederholt liegt unter 0,1%. Das Ergebnis ist damit zurckzuweisen.



## Im Schulbiologiezentrum Hannover ausleihbare Kreuzungen (8.2.2)

### Monohybride Kreuzung (violett, gelb), P, F1, F2 und Rückkreuzung

A1) Parentalgeneration, 2 Maiskolben



violett



gelb

Die F1 (monohybrid) ist uniform violett (nicht im Angebot, da wie P dominant)

B1) F2, monohybrid, 6 Maiskolben



violett : gelb (3 : 1)

C1) Rückkreuzung (F1 x rezessiv P), 6 Maiskolben



violett : gelb (1 : 1)

## Monohybride Kreuzung (glatt, runzelig), P, F1, F2

H) Parentalgeneration, 2 Maiskolben



glatt



runzelig

Die F1 (monohybrid) ist uniform glatt (nicht im Angebot, da wie P dominant)

I) F2, monohybrid, 6 Maiskolben



glatt : runzelig (3 : 1)

Die F1 (monohybrid)  
ist uniform violett

Rückkreuzung (F1 x rezessiv P), glatt : runzelig (1 : 1), nicht im Angebot

## Dihybride Kreuzung (violett/glatt x gelb/runzelig), P, F1, F2 und Rückkreuzung

A2) Parentalgeneration (2 Maiskolben)



violett/glatt



gelb/runzelig

Die F1 (monohybrid) ist uniform violett/glatt wie P, nicht im Angebot

D) F2, dihybrid (6 Maiskolben)







violett/glatt : violett/runzelig : gelb/glatt : gelb/runzelig (9 : 3 : 3 : 1)

E) Rückkreuzung (F1 x rezessiv P)



violett/glatt : violett/runzelig : gelb/glatt : gelb/runzelig (1 : 1 : 1 : 1)

## Phänotypen und Genotypen (Gene und genetischer Hintergrund), Übersicht:

|  | Phänotyp            | Genotyp (vereinfacht)  | Genotyp und genetischer Hintergrund  |
|--|---------------------|--|--|
|   | violett<br>glatt    | RR (homozygot)<br><br>oder<br><br>Rr (heterozygot)           | R1R1,<br>C1C1 / Pr1Pr1 / Y1Y1 / Su1Su1<br><br>oder<br><br>R1r1,<br>C1C1 / Pr1Pr1 / Y1Y1 / Su1Su1 |
|   | gelb<br>glatt       | rr (homozygot)   | r1r1,<br>C1C1 / Pr1Pr1 / Y1Y1 / Su1Su1   |
|   | violett<br>runzelig | RR susu (homozygot)<br><br>oder<br><br>Rr susu (heterozygot) | R1R1,<br>C1C1 / Pr1Pr1 / Y1Y1 / su1su1<br><br>oder<br><br>R1r1,<br>C1C1 / Pr1Pr1 / Y1Y1 / su1su1 |
|  | gelb<br>runzelig    | rr susu (homozygot)  | r1r1, C1C1 / Pr1Pr1 / Y1Y1 / su1su1  |

## Epistasie: Durch Farbhemmer gestörte Pigmentsynthese



Die beiden abgebildeten Maiskolben zeigen, welche Auswirkung die Mutation eines Gens haben kann: Beim unteren der beiden dominiert ganz augenfällig die dunkle Farbe, etwa 75% der Samen sind violett, etwa 25% sind gelb. Hier wird die Farbe durch das Gen „c1“ bestimmt, das in homozygoter oder heterozygoter Form (C/C bzw. C/c) zusammen mit dem Gen „r1“ die Anthocyan synthese ermöglicht bzw. diese in doppelt rezessiver Form (c/c) unterdrückt.

Das Gen „c1“ in der mutierten Form C1-I (kurz „c<sup>1</sup>“ I steht für „Inhibitor“) blockiert diese Synthese, selbst wenn das Schwesterallel „c1“ dominant (C) ist. Dies hat zur Folge, dass die Körner gelb (mit Carotinoiden) oder weiß (ohne Carotinoide) bleiben.



Die Dominanz der mutierten Form C1-I (oder  $c^I$ ) bewirkt, dass 75% der Körner gelb, 25% violett sind.

Das Gen „r1“ (purple aleurone1) wird durch ein zusätzliches Gen modifiziert, das in seiner dominanten Form das r1 Gen blockiert. Es heißt „inr1“ (inhibitor of r1 aleurone color1) und liegt auf dem langen Arm des Chromosoms 10 (10L), also auf dem selben Chromosom wie das blockierte Gen r1. Andere Inhibitoren, z.B. inr2 auf Chromosom 9 (9L) sind bekannt, werden hier aber nicht berücksichtigt.

Das Gen inr1 wird im Folgenden kurz als „I“ (dominant) bzw. „i“ (rezessiv) bezeichnet.

Die im Schulbiologiezentrum ausleihbaren Maiskolben der F2 zeigen ein Verhältnis von 3 : 1 (gelb : violett). Vor dem genetischen Hintergrund R/R, C/C und Pr/Pr (alle dominant) variiert hier das Gen inr1, tritt also in der Form I/I, I/i oder i/i auf. Es handelt sich also um eine einfache monohybride, dominant-rezessive Kreuzung mit den Eltern „PrPr II“ (gelb) und „PrPr ii“ (violett) und der F1 „PrPr Ii“ (gelb).

Das gezeigte Vererbungsschema ist auch Beispiel für Epistasie: Unter Epistasie versteht man eine Wechselwirkung zweier (oder mehrerer) Gene deren gemeinsame Wirkung von der Wirkung des einzelnen abweicht. Die Anthocyansynthese, die im ersten Beispiel (violett / gelb) vereinfacht und stillschweigend nur auf das Gen „r1“ zurückgeführt wurde, ist eine Koproduktion vieler Gene, zum Beispiel „r1“, „c1“, „pr1“, „a1“ und, wie hier deutlich dem Farbhemmer-Gen „inr1“ sowie einer Reihe hier überhaupt nicht erwähnter anderer Gene.

### **Nicht mendelnde Vererbung: Genkopplung und Kopplungsbruch**

Die typischen Mendel'schen Verteilungsregelungen gelten unter der Annahme, dass die im Kreuzungsexperiment betrachteten Gene bei der Keimzellbildung (Meiose) unabhängig voneinander auf ihre Nachkommen verteilt werden. Dazu müssen sie auf verschiedenen Chromosomen liegen.

Im folgenden Fall liegen die beiden betrachteten Genloci nahe beieinander auf einem Chromosom. Dennoch können Sie mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit unabhängig voneinander vererbt werden. Der Grund sind Kopplungsbrüche, die während der Meiose (Reduktions- und Äquationsteilung) auftreten können.

Im Verlaufe der Meiose ordnen sich die in der Interphase, also im „normalen“ Arbeitszustand der Zelle, ungeordnet im Zellkern liegenden fädigen und sich jetzt stark verkürzenden Chromosomen paarweise in der Äquatorialebene der sich teilenden Zelle an. Sie teilen sich der Länge nach und liegen dann dort in so genannten Tetraden, bestehend aus je zwei Schwesterchromatiden. Die Chromatiden sind durch eine Art Brücke, dem Centromer miteinander verbunden und bilden in dieser Phase ein mehr oder weniger ausgeprägtes „X“. Dabei kommt es zu paarweisen Überkreuzungen (Chiasmen) von Nicht-Schwesterchromatiden. Chromosomenbrüchen und zum Austausch benachbarter Allelabschnitte („crossing over“). Dieses wird im Gegensatz zum interchromosomalen Rekombination, bei der ganze Chromosomen zufällig auf die eine oder andere Zellhälfte verteilt werden, als intrachromosomale Rekombination bezeichnet. Das „Crossing Over“ hat zur Folge, dass sich die Nachkommen nicht mehr in das klassische bisher betrachtete Mendel-Schema einordnen lassen. Die Wahrscheinlichkeit solcher Crossing-Over- und damit Nicht-Mendel-Ereignisse steigt mit der Entfernung der Allele vom Centromer und zueinander. Bei nahe beieinander liegenden Genen ist die Wahrscheinlichkeit eines Bruches dazwischen geringer als bei weit voneinander entfernten. Diese Überlegung führte zur ersten genauen Lokalisierung von Genen. Dem Genetiker Thomas Hunt Morgan (1866

– 1945), der die Taufliede *Drosophila* unter diesem Aspekt untersuchte zu Ehren wird die Austauschwahrscheinlichkeit in der Einheit „Morgan“ angegeben. Ein centiMorgan (cM) bedeutet eine Rekombinationswahrscheinlichkeit von 1%.



Bildquelle: Maize Genetics and Genome Data Base (maizeGDB, <http://www.maizegdb.org>)

Die im Schulbiologiezentrum Hannover ausleihbaren Maiskolben zum Thema „Genkopplung“ zeigen phänotypisch etwa 50% violettbraune und glatte und etwa 50% gelbe und eingefallene (geschrumpfte) Körner. Letztere sind anders geformt als die durch das „sugary“-Gen (*su1/su1*) runzeligen Körner der bisher betrachteten Kolben. Die rotbraune Farbe geht auf ein weiteres, bisher stillschweigend vorausgesetztes, die Anthocyan-Synthese steuerndes Gen („*a1*“, *anthocyaninless1*) zurück. Anders als „*r1*“ und „*c1*“ steuert das Gen „*a1*“ auch die Farbe des, bisher in allen Fällen transparenten, Perikarps. Die Kombinationen „*A1/A1*“ bzw. „*A1/a1*“ führen, beim Auftreten von *Pr1* und *r/r* zu einem violettbraunen Perikarp. Das Endosperm ist - das wird bei oberflächlich abblätternden Samen deutlich - weiß oder gelb. Das Gen für „eingefallen/geschrumpft“ (*shrunken*, nicht *sugary*!) heißt „*sh2*“ (*shrunken2*). Beide Gene liegen auf dem Chromosom 3, sehr nahe, weniger als 1 cM voneinander entfernt, beieinander. Zwischen den beiden Genorten liegt eine Art Abstandshalter (*a1-sh2* spacer). Das heißt: Die Wahrscheinlichkeit eines Chromosomenbruchs (Crossing over) zwischen „*a1*“ und „*sh1*“ ist kleiner als 1% (laut Herstellerangabe: Carolina Biological Supply Company, Burlington, N.C., 1987/88). Tatsächlich findet sich unter den violett/glatten und gelb/eingefallenen Körnern das eine und andere gelbe und glatte Exemplar. Leider sind die uns noch erhaltenen Kolben sehr alt. Der US-amerikanische Lieferant „Carolina“ hat diesen Typ vor vielen Jahren aus dem Angebot genommen. Viele der glatten Körner sind durch Austrocknung ebenfalls, wenngleich nicht so stark, eingefallen wie die Mehrzahl der gelben. Dies macht das Erkennen der tatsächlich durch Kopplungsbruch entstandener violetter und eingefallener Samen fast unmöglich.

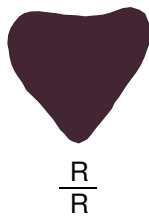
## Übersicht über die betrachteten Genloci

(Quelle: Maize Genome Database, [www.maizegdb.org](http://www.maizegdb.org))

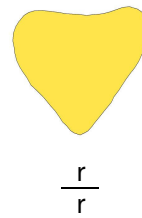
| Symbol | Gen  | Name des Gens                      | Chromosom, Ort                   | Position                            | Wirkung  |
|--------|------|------------------------------------|----------------------------------|-------------------------------------|--|
| R, r   | r1   | colored1                           | 10L<br>(langer Arm)<br>bin 10.06 | 119,427,7 - 119,432,6               | R1: Anthocyanin in der Aleuronschicht<br>r1: Anthocyaninsynthese unterbrochen  |
| C, c   | c1   | colored aleurone1                  | 9S<br>(kurzer Arm)<br>bin 9.01   | 15,253,7 - 15,258,6                 | C1: Anthocyanin in der Aleuronschicht<br>c1: Anthocyaninsynthese unterbrochen<br><br>Codiert Transkriptionsfaktor: nuclear transcriptional activator (myb) protein |
| Pr, pr | pr1  | red aleurone1,<br>purple aleurone1 | 5L<br>(langer Arm)<br>bin 5.05   | 171,161,9 - 174,288,1<br>(vermutet) | pr1: Verwandelt violettes Aleuron in rot.<br><br>Codiert Flavonoid 3'-hydroxylase  |
| Y, y   | y1   | yellow endosperm1                  | 6L<br>(langer Arm)<br>bin 6.01   | 69,300,7 - 69,305,6                 | Y1: Carotinoid im Endosperm<br>y1 : Carotinoidsynthese unterbrochen  |
| Su, su | su1  | sugary1                            | 4S,<br>(kurzer Arm)<br>bin 4.05  | 39,067,7 - 36,823,5<br>(vermutet)   | Su1: normale Stärkesynthese, Körner fest und glatt<br>su1: Endosperm runzelig und glasig wenn trocken  |
| I, i   | inr1 | inhibitor of<br>r1 aleurone color1 | 10L<br>(langer Arm)<br>bin 10.04 | Daten nicht bekannt                 | I: Dominantes Allel unterdrückt Expression von r1 (keine Anthocyaninsynthese)  |
| A, a   | a1   | anthocyaninless1                   | 3L (langer Arm)<br>bin 3.09      | 206,951,5 - 207,123,0               | A1: normale Anthocyaninsynthese<br>a1: Anthocyaninsynthese gestört oder unterbrochen   |
| Sh, sh | sh2  | shrunken 2                         | 3L (langer Arm)<br>bin 3.09      | 207,118,1 - 207,123,0               | Aufgeblasene, beim Trocknen einfallende Samen  |

**Monohybrider Erbgang: Kreuzung RR (violett) x rr (gelb)**


**P**







**X**



**F1 (1. Mendelsches Gesetz: Uniformitätsregel)**

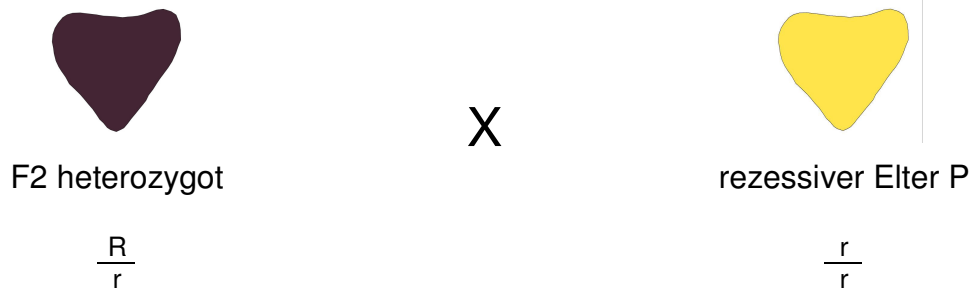
|            |  |
|------------|--|
| Keimzellen | R  |
| r          | <br>$\frac{R}{r}$ |

**F2 (2. Mendelsches Gesetz: Spaltungsregel)**





|            |  |  |
|------------|--|--|
| Keimzellen | R  | r  |
| R          | <br>$\frac{R}{R}$ | <br>$\frac{R}{r}$ |
| r          | <br>$\frac{R}{r}$ | <br>$\frac{r}{r}$ |

**Monohybrider Erbgang:  
Rückkreuzung F2 (aus RR x rr) mit rezessivem Elter**

**P(Rück)**



**F1(Rück)**

|            |  |  |
|------------|--|--|
| Keimzellen | R  | r  |
| r          | <br>$\frac{R}{r}$  | <br>$\frac{r}{r}$  |
| r          | <br>$\frac{R}{r}$ | <br>$\frac{r}{r}$ |

Ist der violette Elter aus der F2 heterozygot (Rr), ist das Ergebnis 1 : 1

- 50 % violette Samen, heterozygot (Rr)
- 50% gelbe Samen, homozygot (rr)

Ist der violette Elter homozygot (RR), ist das Ergebnis 1 : 2 : 1

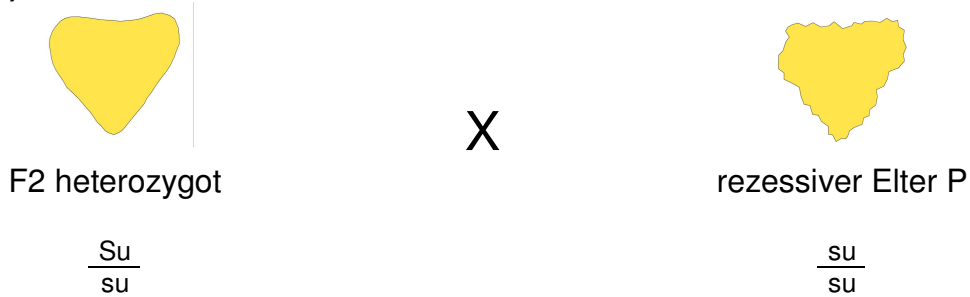
- 25% gelbe, homozygote Samen (rr)
- 50% violette, heterozygote Samen (Rr)
- 25% gelbe, homozygote Samen (rr)

= 2. Mendel'sches Gesetz: Spaltungsregel







**Monohybrider Erbgang:  
Rückkreuzung F2 (aus SuSu x susu) mit rezessivem Elter**

**P(Rück)**



**F1(Rück)**

|            |  |  |
|------------|--|--|
| Keimzellen | Su   | su   |
| Su         | <br>$\frac{Su}{su}$  | <br>$\frac{sU}{su}$  |
| su         | <br>$\frac{Su}{su}$ | <br>$\frac{sU}{su}$ |

Ist der glatte Elter aus der F2 heterozygot (Susu), ist das Ergebnis 1 : 1

- 50 % glatte Samen, heterozygot (Susu)
- 50% runzelige Samen, homozygot (susu)

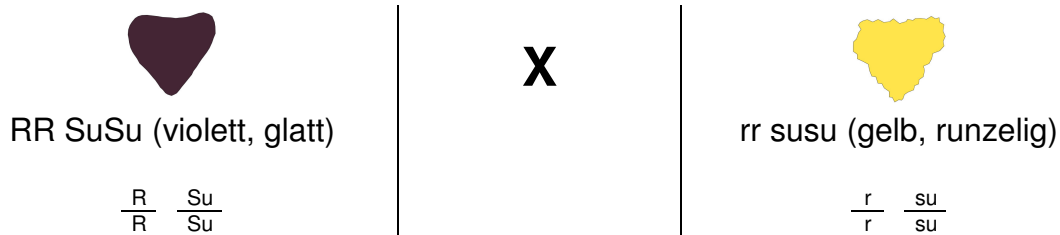
Ist der glatte Elter homozygot (SuSu), ist das Ergebnis 1 : 2 : 1

- 25% glatte, homozygote Samen (SuSu)
- 50% glatte, heterozygote Samen (Susu)
- 25% runzelige, homozygote Samen (susu)

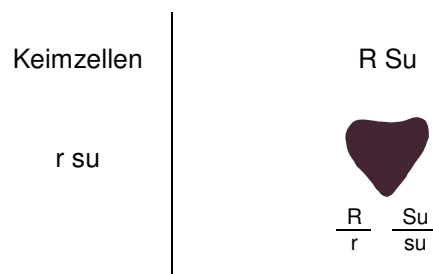
= 2. Mendel'sches Gesetz: Spaltungsregel

**Dihybrider Erbgang: Kreuzung RR SuSu (violett, glatt) x rr susu (gelb, runzelig)**

















**P**



**F1 (1. Mendelsches Gesetz: Uniformitätsregel)**



**F2 (3. Mendelsches Gesetz: Regel Neukombination der Gene)**

| Keimzellen | R Su   | R su  | r Su  | r su  |
|------------|--|---|---|---|
| R Su       | <br>violett, glatt<br>$\frac{R}{R} \quad \frac{Su}{Su}$ | <br>violett, glatt<br>$\frac{R}{R} \quad \frac{Su}{su}$    | <br>violett, glatt<br>$\frac{R}{r} \quad \frac{Su}{Su}$ | <br>violett, glatt<br>$\frac{R}{r} \quad \frac{Su}{su}$    |
| R su       | <br>violett, glatt<br>$\frac{R}{R} \quad \frac{Su}{su}$ | <br>violett, runzelig<br>$\frac{R}{R} \quad \frac{su}{su}$ | <br>violett, glatt<br>$\frac{R}{r} \quad \frac{Su}{su}$ | <br>violett, runzelig<br>$\frac{R}{r} \quad \frac{su}{su}$ |
| r Su       | <br>violett, glatt<br>$\frac{R}{r} \quad \frac{Su}{Su}$ | <br>violett, glatt<br>$\frac{R}{r} \quad \frac{Su}{su}$    | <br>gelb, glatt<br>$\frac{r}{r} \quad \frac{Su}{Su}$    | <br>gelb, glatt<br>$\frac{r}{r} \quad \frac{Su}{su}$       |
| r su       | <br>violett, glatt<br>$\frac{R}{r} \quad \frac{Su}{su}$ | <br>violett, runzelig<br>$\frac{R}{r} \quad \frac{su}{su}$ | <br>gelb, glatt<br>$\frac{r}{r} \quad \frac{Su}{su}$    | <br>gelb, runzelig<br>$\frac{r}{r} \quad \frac{su}{su}$    |









**Ergebnis (F2) der Kreuzung RR SuSu (violett, glatt) x rr susu (gelb, runzelig), dihybrider Erbgang, idealtypisch!**

Phänotypisch 9 : 3 : 3 : 1





|                   | idealtypisch |         | tatsächlich |
|-------------------|--------------|---------|-------------|
| violett, glatt    | 9/16         | 56,25%  | ?           |
| gelb, glatt       | 3/16         | 18,75%  | ?           |
| violett, runzelig | 3/16         | 18,75%  | ?           |
| gelb, runzelig    | 1/16         | 6,25%   | ?           |
|                   |              | 100,00% | 100,00%     |

Genotypisch:

|                       |   |      |        |      |
|-----------------------|---|------|--------|------|
| violett, glatt        |    |      |        |      |
| homozygot             | $\frac{R}{R} \frac{Su}{Su}$   | 1/16 | 6,25%  | ?    |
| heterozygot (einfach) | $\frac{R}{r} \frac{Su}{Su}$   | 3/16 | 18,75% | ?    |
| heterozygot (einfach) | $\frac{R}{R} \frac{Su}{su}$   | 2/16 | 12,50% | ?    |
| heterozygot (doppelt) | $\frac{R}{r} \frac{Su}{su}$   | 3/16 | 18,75% | ?    |
| gelb, glatt           |  |      |        |      |
| homozygot             | $\frac{r}{r} \frac{Su}{Su}$   | 1/16 | 6,25%  | ?    |
| heterozygot (einfach) | $\frac{r}{r} \frac{Su}{su}$   | 2/16 | 12,50% | ?    |
| violett, runzelig     |  |      |        |      |
| homozygot             | $\frac{R}{R} \frac{su}{su}$   | 1/16 | 6,25%  | ?    |
| heterozygot (einfach) | $\frac{R}{r} \frac{su}{su}$   | 2/16 | 12,50% | ?    |
| gelb, runzelig        |  |      |        |      |
| homozygot             | $\frac{r}{r} \frac{su}{su}$   | 1/16 | 6,25%  | ?    |
| $\Sigma$              |   |      | 100%   | 100% |

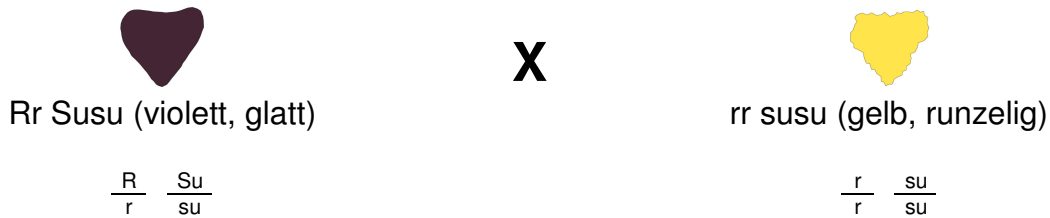
**Neukombination der Gene (3. Mendelsches Gesetz):  
RR SuSu (violett, glatt) x rr susu (gelb, runzelig)**

In der F2 der dihybriden Kreuzung entstehen 4 homozygote Rassen:

















|  |   |
|--|---|
| <br>violett/glatt<br>$\frac{R}{R} \quad \frac{Su}{Su}$    | In Bezug auf R und Su<br><b>dominanter Elter der P-Generation</b>             |
| <br>gelb/glatt<br>$\frac{r}{r} \quad \frac{Su}{Su}$       | <b>Neue Rasse</b><br>Prüfung der homozygoten Eigenschaften durch Rückkreuzung |
| <br>violett/runzelig<br>$\frac{R}{R} \quad \frac{su}{su}$ | <b>Neue Rasse</b><br>Prüfung der homozygoten Eigenschaften durch Rückkreuzung |
| <br>gelb/runzelig<br>$\frac{r}{r} \quad \frac{su}{su}$  | In Bezug auf r und su<br><b>rezessiver Elter der P-Generation</b>             |

**Dihybride Rückkreuzung F1-Hybrid (Rr Susu, violett, glatt)  
mit rezessivem Elter (rr susu, gelb, runzelig)**

**P (Rück)**



**F1 (Rück)**





| Keimzellen | R Su   | r Su  | R su   | r su   |
|------------|--|---|--|--|
| r su       | <br>violett, glatt<br>$\frac{R}{r} \quad \frac{Su}{su}$   | <br>gelb, glatt<br>$\frac{r}{r} \quad \frac{Su}{su}$   | <br>violett, runzelig<br>$\frac{R}{r} \quad \frac{su}{su}$   | <br>gelb, runzelig<br>$\frac{r}{r} \quad \frac{su}{su}$   |
| r su       | <br>violett, glatt<br>$\frac{R}{r} \quad \frac{Su}{su}$ | <br>gelb, glatt<br>$\frac{r}{r} \quad \frac{Su}{su}$ | <br>violett, runzelig<br>$\frac{R}{r} \quad \frac{su}{su}$ | <br>gelb, runzelig<br>$\frac{r}{r} \quad \frac{su}{su}$ |
| r su       | <br>violett, glatt<br>$\frac{R}{r} \quad \frac{Su}{su}$ | <br>gelb, glatt<br>$\frac{r}{r} \quad \frac{Su}{su}$ | <br>violett, runzelig<br>$\frac{R}{r} \quad \frac{su}{su}$ | <br>gelb, runzelig<br>$\frac{r}{r} \quad \frac{su}{su}$ |
| r su       | <br>violett, glatt<br>$\frac{R}{r} \quad \frac{Su}{su}$ | <br>gelb, glatt<br>$\frac{r}{r} \quad \frac{Su}{su}$ | <br>violett, glatt<br>$\frac{R}{r} \quad \frac{su}{su}$    | <br>gelb, glatt<br>$\frac{r}{r} \quad \frac{su}{su}$    |

**Ergebnis der Rückkreuzung F1-Hybrid (Rr Susu, violett, glatt)  
mit rezessivem Elter (rr susu, gelb, runzelig)**

Phänotypisch 4 : 4 : 4 : 4 (= 1 : 1 : 1 : 1)

|                   |      |         |
|-------------------|------|---------|
| violett, glatt    | 4/16 | 25%     |
| gelb, glatt       | 4/16 | 25%     |
| violett, runzelig | 4/16 | 25%     |
| gelb, runzelig    | 4/16 | 25%     |
|                   |      | 100,00% |

Genotypisch:

|                       |   |      |      |
|-----------------------|---|------|------|
| violett, glatt        |    |      |      |
| heterozygot (doppelt) | $\frac{R}{r} \frac{Su}{su}$   | 4/16 | 25%  |
| gelb, glatt           |    |      |      |
| heterozygot (einfach) | $\frac{r}{r} \frac{Su}{su}$   | 4/16 | 25%  |
| violett, runzelig     |  |      |      |
| heterozygot (einfach) | $\frac{R}{r} \frac{su}{su}$   | 4/16 | 25%  |
| gelb, runzelig        |  |      |      |
| homozygot             | $\frac{r}{r} \frac{su}{su}$   | 4/16 | 25%  |
| $\Sigma$              |   |      | 100% |

Das phänotypische Verhältnis 1 : 1 : 1 : 1 stimmt hier mit den Genotypen überein!

Die violetten, glatten Phänotypen sind, auch genotypisch, alle mit dem heterozygoten Elter identisch.

Die gelben, runzeligen Phänotypen stimmen mit dem rezessiven Elter überein.

## Zea mais und das Mais-Genom: Quellen im Internet

MaizeSequence

<http://www.maizesequence.org/index.html>

ENTREZ Genome Project

<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/sites/entrez>



<http://www.maizegdb.org>

## Bezugsquellen für Maiskolben (Auswahl)



[www.conatex.com](http://www.conatex.com)



Jörk Klawun  
Herstellung und Vertrieb  
biologischer Lehrmittel

[www.schlueter-biologie.de](http://www.schlueter-biologie.de)

**PHYWE** excellence in science

[www.phywe.de](http://www.phywe.de)

**CAROLINA**  
World-Class Support for Science & Math

[www.carolina.com](http://www.carolina.com)

**AH HEDINGER**  
1843 A pure decision.

[www.hedinger.de](http://www.hedinger.de)