Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Dem Andenken an H. KNIEP † gewidmet.

Geographische Verteilung und funktionelle Differenzierung der Faktoren bei der multipolaren Sexualität von *Ustilago longissima.*

Von

R. Bauch.

(Hierzu 2 Textfiguren.)

In einer vorhergehenden Arbeit (BAUCH, 1930) war festgestellt worden, daß die Sexualreaktionen der *Ustilago longissima* auf einem bifaktoriellen Verteilungsschema von besonderen Genen beruhen. Eine Zygote (= Brandspore) von der Formel $A A^1 B B^1$ z. B. spaltet bei der Reduktionsteilung (Sporenkeimung) durch freie Kombination der Faktoren vier Haplontentypen (Sporidien) von der Konstitution AB, $A^1 B^1$, $A^1 B$ und $A B^1$ ab. Sexualreaktionen unter diesen Haplonten folgen bestimmten Gesetzmäßigkeiten. Haplonten, die keinen gemeinsamen Faktor besitzen ($A B$ und $A^1 B^1$ oder $A^1 B$ und $A B^1$) reagieren untereinander unter Ausbildung eines „Suchfadens", in den Plasma und Kerne beider Sporidien gemeinsam hineinwandern. Haplonten mit einem gemeinsamen Faktor der A-Gruppe, aber verschiedenem Faktor der B-Gruppe ($A B$ und $A B^1$ oder $A^1 B$ und $A^1 B^1$) kopulieren zwar ebenfalls miteinander, sie haben aber nicht die Fähigkeit, einen „Suchfaden" auszubilden. Ihres besonderen Aussehens halber wurden Sexualreaktionen zwischen derartigen Haplonten als „Wirrfadencopulationen" bezeichnet. Identität der B-Faktoren bei zwei Haplonten ($A B$ und $A^1 B$ oder $A B^1$ und $A^1 B^1$) verhindert jegliche sexuelle Reaktion. Die beiden Faktorengruppen treten in Brandsporenmaterial verschiedener Herkunft in verschiedenen Aus-

prägungen auf, die als multiple Allele aufgefaßt wurden. Damit waren für einen Brandpilz die gleichen genetischen Grundlagen aufgedeckt, wie sie durch die Untersuchungen von Kniep u. a. (zusammenfassende Darstellungen siehe bei Kniep, 1928 und 1929) für Hymenomyceten bereits seit längerem bekannt sind und als „multipolare Sexualität" bezeichnet werden.

Die vorliegende Arbeit gibt zwei weitere Beiträge zu unserer Kenntnis dieser komplizierteren Art von Sexualerscheinungen. Der erste bezieht sich auf die Verteilung der verschiedenen Allele der beiden Faktorengruppen innerhalb eines bestimmten Fundortes. Der zweite Beitrag gibt die Resultate von Infektionsversuchen wieder, die eine verschiedene Funktion der beiden Faktorengruppen erkennen lassen und die damit für die theoretische Auffassung der „multipolaren Sexualität" von besonderer Wichtigkeit sind.

Ich widme diese Arbeit dem Andenken meines der Wissenschaft viel zu früh entrissenen verehrten Lehrers und väterlichen Freundes Hans Kniep als Dank für die Zeit, wo ich in seinem Institut in Würzburg von seiner inneren Begeisterung für diese Forschungsrichtung mitgerissen wurde.

Der Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft schulde ich auch jetzt wieder Dank für eine großzügige Unterstützung, mit deren Hilfe allein es möglich war, diesen Untersuchungen ein genügend großes Tatsachenmaterial zugrunde zu legen.

1. Die geographische Verteilung der verschiedenen Genotypen.

In der vorhergehenden Arbeit konnte bereits gezeigt werden, daß bei der *U. longissima* ähnlich wie bei den Hymenomyceten die beiden Faktorengruppen in multiplen Allelen auftreten, die von Fundort zu Fundort wechseln können. Im ganzen konnten damals 9 Faktoren der A-Serie und 3 Faktoren der B-Serie festgestellt werden. Es hat sich nachträglich herausgestellt, daß in einigen Fällen bei der Aufstellung besonderer Haplontentypen Irrtümer unterlaufen sind. Diese beruhen darauf, daß die betreffenden Sporidienstämme aus zwei verschiedenen Haplonten bestanden, die durch einen gemeinsamen B-Faktor an Sexualreaktionen innerhalb der Kultur verhindert waren. Um Irrtümern vorzubeugen, ist meine gesamte Kollektion von genotypisch verschiedenen Haplonten inzwischen durch Einzellisolierungen überprüft worden und ich verfüge nunmehr unter Hinzunahme einiger inzwischen bearbeiteter Fundorte über 23 verschiedene Genotypen. Gestrichen sind gegen-

über der ersten Arbeit die drei Geschlechter f, h und g, neu hinzugekommen k und l, für die die Faktorensymbole $A^{11}B$ und $A^{11}B^2$ gewählt wurden. Neu untersucht wurden in der Zwischenzeit die in Tab. 1 zusammengestellten Sporenherkünfte. Sie lieferten mit

Tabelle 1.

Analysen von Pilzproben verschiedener Fundorte.

Op. Nr.	Fundort	Haplontentypen		Zygotenformel	
79.	Glamargashire (England)	$d=A^7B^1$	$S=A^7B^2$	$A^5A^7B^1B^2$	*U. longissima* auf *Glyceria aquatica* Wahlbg.
		$G=A^5B^2$	$V=A^5B^1$		
		$L=AB^1$	$F=AB$	AA^1BB^1	
		$J=A^1B$	$H=A^1B^1$		
80.	Shropshire (England)	$d=A^7B^1$	$W=A^7B$	$A^1A^7BB^1$	
		$J=A^1B$	$H=A^1B^1$		
		$U=A^6B^1$	$O=A^6B$	AA^6BB^1	
		$F=AB$	$L=AB^1$		
		$D=AB^2$			
87.	Gehlsheim bei Rostock	$J=A^1B$	$R=A^1B^2$	$A^1A^6BB^2$	
		$T=A^6B^2$	$O=A^6B$		
88.	Doberaner Stadtforst	$F=AB$	$D=AB^2$	AA^5BB^2	*Glyceria plicata* Fr.
		$G=A^5B^2$	$E=A^5B$		
81.	Wladiwostok	$G=A^5B^2$	$E=A^5B$	$A^5A^{11}BB^2$	*U. longissima* var. *macrospora* auf *Glyceria paludificans* Kanaroff
		$l=A^{11}B$	$k=A^{11}B^2$		
		$G=A^5B^2$	$E=A^5B$	$A^1A^5BB^2$	
		$J=A^1B$	$R=A^1B^2$		
82.	Wladiwostok	$G=A^5B^2$	$E=A^5B$	$A^1A^5BB^2$	
		$J=A^1B$	$R=A^1B^2$		
		$l=A^{11}B$			
		$*J=A^1B$		$A^1A^{11}BB^2$	
		$k=A^{11}B^2$			
		$*F=AB$		AA^5BB^2	
		$G=A^5B^2$			

Kleindruck bezeichnet theoretisch zu erwartende, im analysierten Material aber nicht gefundene Haplontentypen. * Bezieht sich auf Analysen einzelner Sporen.

Ausnahme der sibirischen Proben nur bereits anderorts ebenfalls gefundene Typen. Die Brandsporenproben aus Wladiwostok, die ich der Liebenswürdigkeit von Herrn Prof. I. Abramoff verdanke, sind der Sporengröße nach *U. longissima* var. *macrospora;* leider wurde es aber seinerzeit versäumt, die Diagnose durch Beobachtung des Keimungsmodus zu sichern. Es lassen sich nunmehr acht Allele der A-Faktorenserie unterscheideu, die mit drei Allelen der B-Faktorenserie in allen Kombinationen zusammentreten können. Noch nicht gefunden ist

davon nur die Kombination des Faktors A^{11} mit dem Faktor B^1. Zusammengefaßt mit dem in der vorigen Arbeit vorgelegten Material läßt sich nur, wie auch damals konstatieren, daß die einzelnen Faktoren keinerlei Bindungen an bestimmte Gegenden erkennen lassen. So ist etwa der Faktor A^5 von Ungarn, von den verschiedensten Fundplätzen innerhalb Mecklenburgs, von Berlin, von Kowno, Dorpat, England und Wladiwostok bekannt. Aber nicht nur einzelne Faktoren, sondern auch vollkommen identische Faktorenkombinationen, wie sie sich am einfachsten als Zygotenformeln ausdrücken lassen, finden sich in den verschiedensten Gegenden wieder. So tritt z. B. der Genotypus AA^1BB^1 sowohl in Ungarn wie in der Umgegend von Rostock, wie auch in England auf oder der Genotypus $A^1A^5BB^1$ in Kowno und in Rostock. Andere Faktoren scheinen dagegen doch eine Spezialität bestimmter Gegenden darzustellen wie der Faktor A^{11}, der vorläufig nur aus Wladiwostok bekannt ist.

Wenn wir somit eine Übersicht über die verschiedenen Ausprägungen der beiden Faktorengruppen an geographisch verschiedenen Orten besitzen, so herrscht doch bezüglich der umgekehrten Frage nach der Variabilität der Genotypen innerhalb eines enger begrenzten Fundortgebietes noch keine Klarheit. Diese Frage wurde zwar bereits in der vorhergehenden Arbeit angeschnitten (vgl. p. 440 ff.), das darüber vorgelegte Material war aber noch recht dürftig. Im Sommer 1930 wurden eingehendere Untersuchungen in dieser Richtung angestellt. Ich beschränkte mich vorläufig darauf, einen einzigen in dieser Hinsicht geeigneten Fundort möglichst eingehend zu untersuchen. Hierfür wurden die reichen *Glyceria*-Bestände am Ufer der Kösterbek bei Kessin, südlich von Rostock, ausgewählt, die fast durchweg reich mit *U. longissima* infiziert waren. Der Pilz kommt dort nebeneinander auf *Glyceria aquatica* und *Glyceria plicata* vor. Sorgfältig wurde beim Einsammeln jede infizierte Pflanze isoliert, um Vermischungen der Brandsporen von verschiedenen Pflanzen zu vermeiden. Die Entnahme der Brandsporen geschah von möglichst allen Brandlagern der einzelnen Pflanzen. Dadurch sollte gleichzeitig die Frage geklärt werden, ob die Brandlager einer Pflanze alle genotypisch einheitlich oder verschieden sind. Darauf war in der vorigen Arbeit noch nicht geachtet worden (vgl. p. 440). Der Gang der Untersuchung selbst hielt sich in dem üblichen Rahmen. Die Mischsporen aus allen Brandlagern jeder Pflanze wurden auf Malzagarplatten ausgesät und von den entstandenen Brandsporenkolonien mehrere Hundert zur Herstellung einer Aufschwemmung benutzt, mit der dann Sporidienisolierungen angelegt wurden. Die

Tabelle 2.

Analysen von Sporenproben aller Brandsporenlager von je einer Pflanze.

Op. Nr.	Wirtspflanze	Zygotenformel	Zahlenverhältnis	
83.	*Glyc. aquatica*	AA^3BB^2	3F : 9J : 6a : 2D	
85.	„	$A^1A^5BB^1$	5J : 7E : 7V : 6H	
86.	„	AA^3BB^1	3F : 7b : 3a : 7L	
94.	„	AA^7BB^1	7L : 2W : 6d : 5F	Isolierter Horst
109.	„	AA^7BB^1	7L : 3W : 6d : 4F	Isolierter Horst
110.	„	$A^1A^5BB^1$	6J : 1E : 5V : 7H	Isolierter Horst
111.	„	AA^2BB^2	7F : 5Z : 2D : 6X	Isolierter Horst
113.	„	AA^6BB^1	4L : 10O : 4U : 2F	Isolierter Horst
114.	„	AA^3BB^1	5F : 5b : 8a : 2L	Isolierter Horst
115	„	AA^2BB^2	2F : 5Z : 6D : 7X	Isolierter Horst
84.	*Glyc. plicata*	AA^2BB^1	12F : 3P : 2X : 3L	
92.	„	$A^3A^5BB^2$	2Y : 4E : 4G : 1a	
116.	*Glyc. aquatica*	$A^2A^3BB^1$	6X : 7b : 6a : 1P	Isolierter Horst von Lütten-Klein
117.	„	$A^1A^3B^1B^2$	4R : 4b : 5Y : 6H	Isolierter Horst von Lütten-Klein
118.	„	$A^2A^3B^1B^2$	3Z : 6b : 7Y : 4P	Isolierter Horst von Lütten-Klein
119.	„	$A^2A^3B^1B^2$	6Z : 2b : 4Y : 8P	Isolierter Horst von Lütten-Klein

dabei erhaltenen Sporidienstämme wurden zuerst untereinander kombiniert und dann Teststämme der daraus sich ergebenden Haplontengruppen gegen die Reihe der früheren, bereits bekannten Teststämme abgetastet.

Die hierbei erhaltenen Ergebnisse sind aus Tab. 2 zu ersehen. Über die Fundorte der einzelnen Pflanzen orientiert die Karte der Fig. 1. Daraus ergibt sich ohne weiteres eine klare Antwort auf die letztgestellte Frage. Sämtliche zwölf verschiedenen Pflanzen zeigen jeweils nur einen einzigen Genotypus. Man wird also annehmen können, daß die verschiedenen Sporenlager einer Pflanze alle genotypisch identisch sind und dementsprechend

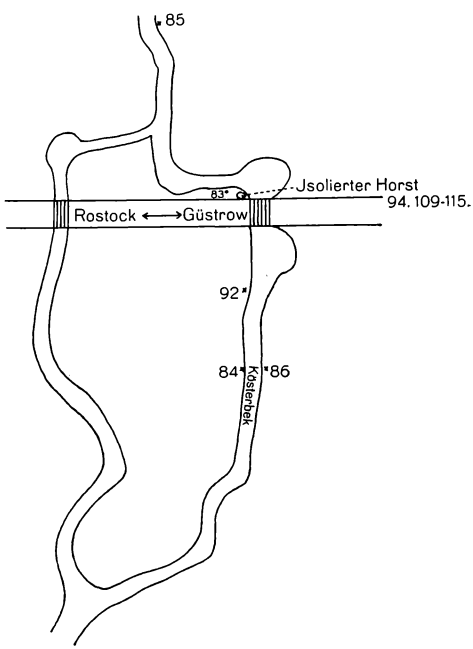

Fig. 1. Skizze des Fundortes Kösterbek bei Kessin.

die gleichen Haplontentypen liefern. Das schließt natürlich andererseits nicht aus, daß doch gelegentlich Doppelinfektionen einer Pflanze durch genetisch verschiedene Mycelien in der Natur vorkommen könnten. Wenigstens legt dies der Befund von Kämmerling (1929), der in verschiedenen Lagern einer Pflanze *Macrospora-* und *Longissima-*Sporen und in einigen Lagern auch beide gemischt nachweisen konnte, nahe. Doch mögen das seltenere Ausnahmefälle sein. Wenn man noch bedenkt, daß in der vorigen Arbeit, wo auf die Abstammung der Sporen von ausschließlich einer Pflanze noch kein besonderes Gewicht gelegt wurde, die Mehrzahl der untersuchten Sporenproben ebenfalls genetisch einheitlich waren, so kann man zweifelsohne im Normalfall mit der genetischen Identität aller Sporen einer Pflanze rechnen.

Bezüglich der ersten Frage kommen wir zu einem recht überraschenden Resultat. Es finden sich hier auf einen ganz engen Raum verteilt fast alle der bisher überhaupt bekannten Faktoren. Einzig der Faktor A^{11} ist nicht nachzuweisen gewesen. Die Faktoren können anscheinend in beliebigem Ausmaß zu verschiedenen Haplontentypen und zu verschiedenen Zygoten zusammentreten. Nur die B-Faktoren scheinen eine gewisse Ausnahme zu machen. Es fehlt bei ihnen die Kombination B^1B^2. Auch die drei in der vorigen Arbeit analysierten Proben dieses Fundortes zeigen diese Erscheinung (vgl. p. 441). Sie lieferten folgende Faktorenzusammenstellungen: AA^1BB^1, $A^1A^2BB^2$, $A^1A^5BB^2$, A^6B. Ob dies eine Besonderheit des Fundortes ist oder ob darin eine besondere noch nicht erkannte Gesetzmäßigkeit liegt, läßt sich im Augenblick nicht beurteilen. Da aber sonst in der Rostocker Umgegend diese Kombination nicht im mindesten fehlt, wird man diesem Befund keine besondere Bedeutung zumessen können.

Der Nachweis so vieler Genotypen innerhalb eines engen Fundgebietes von etwa 50—75 m Bachlauf führte noch zu einigen spezielleren Untersuchungsserien. *Glyceria aquatica* vermehrt sich bei uns rein vegetativ durch Ausläuferbildung und Rhizomstücke (vgl. dazu auch Teil II, p. 109). Isolierte Horste des Grases stammen vermutlich von einem einzigen verschwemmten Rhizomstück ab, das bei seinem Wachstum reichlich neue Triebe gebildet hat. Ist das verschleppte Rhizomstück bereits infiziert gewesen, so wird man erwarten können, daß die jungen Triebe alle den gleichen Genotypus enthalten. Werden die Triebe dagegen jeder für sich infiziert, so wird man damit rechnen können, daß dies bald mit diesem, bald mit jenem Genotypus geschieht. Zur Untersuchung dieser Frage

wurde ein vollkommen isoliert stehender Horst mit reichlichem *Longissima*-Befall des Kösterbek-Standortes benutzt. Auf ihn beziehen sich die Op. Nr. 94 und 109—115. Einige Stichproben wurden auch bei einem ebenfalls isolierten Horst von einem Tümpel bei Lütten-Klein an der Chaussee zwischen Rostock und Warnemünde gemacht (Op. Nr. 116—119). Sie zeigen beide genotypische Verschiedenheiten der Sporen von verschiedenen Trieben, innerhalb eines jeden Triebes aber wieder genotypische Identität der einzelnen Sporenlager.

Auf Grund dieser Befunde wird es nun verständlich, daß in der vorigen Arbeit, wo noch nicht auf eine strenge Isolierung einzelner Pflanzen geachtet wurde, Fundorte gefunden wurden, die zwei und mehr verschiedene Zygotenformeln erhalten mußten. Im Vergleich zu den Hymenomyceten sind die Verhältnisse bei der *Longissima* viel übersichtlicher. Durch die geringe genetische Variabilität des B-Faktors mit nur drei Allelen kommt es zu einer viel geringeren „Fertilität standortsfremder Rassen". Auch die A-Faktorenserie scheint viel begrenzter zu sein, als bei den Hymenomyceten und es sieht fast so aus, als ob durch weitere Untersuchungen nur wenig neue Faktoren gefunden werden könnten. Irgendeine Andeutung von völliger Sterilität zwischen standortsfremden Rassen, wie sie von Vandendries (1928—1929) für *Coprinus micaceus* und Kniep (1928 p. 440) für *Collybia cirrhata* angegeben worden sind, hat sich nicht ergeben.

Zusammenfassend können wir feststellen:

1. Die verschiedenen Sporenlager einer infizierten Pflanze enthalten alle gleiche Genotypen.

2. Nebeneinander stehende Pflanzen können genotypisch verschiedenes Pilzmaterial enthalten. An einem genauer analysierten Fundort wurden in einer Strecke von etwa 50—75 m des Bachlaufes fast alle bisher überhaupt bekannten Genotypen nachgewiesen.

2. Über funktionelle Unterschiede der beiden Faktorengruppen.

In der vorhergehenden Mitteilung hatten theoretische Überlegungen und der Vergleich mit den bei den tetrapolar sexuellen Hymenomyceten bisher ermittelten Tatsachen zu der Anschauung geführt, daß die beiden Faktorengruppen, die die sexuellen Reaktionen der *U. longissima* bestimmen, funktionell nicht gleichwertig sind, daß vielmehr die eine Faktorengruppe als Sterilitäts- bzw.

Letalfaktoren anzusehen sei, während die andere möglicherweise die eigentlichen Sexualfaktoren, bzw. kopulationsbedingende Faktoren darstelle (vgl. auch Bauch, 1930 a). Im Sommer 1930 wurde nun versucht, diese theoretischen Anschauungen experimentell zu stützen. Da es bei *U. longissima* wie bei fast allen anderen Brandpilzen bisher nicht gelungen ist, in der Kultur auf künstlichen Nährmedien Brandsporen zur Reife zu bringen, mußte der schwierige Weg der experimentellen Infektion der Wirtspflanzen beschritten werden.

Experimentelle Infektionsversuche.

Für die Durchführung der experimentellen Infektion standen gedanklich zwei Möglichkeiten zur Verfügung, die Infektion junger Keimpflanzen und die Infektion junger Triebe. Die Keimlingsinfektion an *Glyceria aquatica* mußte aber von vornherein ausscheiden, da nach langjährigen Beobachtungen unter natürlichen Bedingungen dieses stattliche Gras vollkommen steril ist und keinerlei Samen produziert. An den überreichlich gebildeten Blütenrispen vertrocknet der Fruchtknoten schon bald nach dem Ausstäuben des Pollens und die Spelzen sind späterhin vollkommen leer. Diese Sterilität der Pflanze scheint im gesamten europäischen Verbreitungsgebiet der Pflanze ausgebildet zu sein. In dem reichen Herbarmaterial des Botanischen Museums Dahlem, das ich durch die Liebenswürdigkeit der Herren Prof. Diels und Prof. Pilger durchsehen konnte, zeigten nur zwei Pflanzenproben gut aussehenden Samen. Die eine Probe, im Habitus allerdings von der Normalform etwas abweichend, entstammte den heißen (28° C) Schlammbädern von Kisthely am Balaton, die andere war eine typische Pflanze aus der Ukraine bei Czerniaew. Worauf die Sterilität der *Glyc. aquatica* beruht, konnte bisher noch nicht sicher festgestellt werden. Es soll darüber in anderem Zusammenhang berichtet werden. Dagegen fruchtet die nordamerikanische Pflanze, die von den Systematikern als Varietät der mitteleuropäischen aufgefaßt wird, gut und reichlich. So mußte also die Infektion von Keimlingen aus diesen Gründen unterbleiben. Allerdings hätte es der Literatur zufolge noch andere Möglichkeit gegeben. Für *Glyc. aquatica* wird auch eine *forma vivipara* angegeben. Auf einer Sammelreise konnte ich diese Form auch an einem kleinen Bach zwischen Dinkelsbühl und Rothenburg o. T. auffinden. Sie enttäuschte aber ebenfalls. Schon kurze Zeit nach der Anzucht der Pflänzchen stellte sich heraus, daß sie reichlich mit *U. longissima* infiziert waren und daß hier die Infektion der Blütenregion mit dem Pilz zu der Viviparie geführt hatte. Auch sämtliche Exemplare der

f. vivipara des Dahlemer Museums zeigten bei genauerer Untersuchung den Brand. Die gleiche induzierte Viviparie ist übrigens auch bei der gut fruchtenden *Glyc. plicata* gelegentlich zu beobachten, wenn der Pilz bis in die Blütenregion eingedrungen ist. So stand also als einzig gangbarer Weg nur die Triebinfektion zur Verfügung. Aber auch sie bot Schwierigkeiten, wenn auch ganz anderer Art. In der Umgebung Rostocks (rund 150 km gerechnet) ist es nämlich gar nicht einfach, in der Natur uninfizierte Bestände der Pflanze zu finden, wie sie in Mittel- und Süddeutschland häufiger vorkommen. Fast ausnahmslos zeigen die reichen *Glyceria*-Bestände, die hier fast jeden der kleineren und größeren, zu Hunderten vorhandenen „Sölle" und sonstige stehende und langsam fließende Gewässer umgeben, einen mehr oder minder starken Brandbefall. So war es mir für einige der ersten Infektionsserien auch nicht möglich, Pflanzenmaterial von sicher brandfreien Örtlichkeiten zu verwenden. Vielmehr mußten Pflanzen verwendet werden, die in der Nähe von recht reich infizierten Beständen wuchsen. Sie entstammten dem Wiesengelände von Gehlsheim bei Rostock und standen als eine Kümmervegetation auf einer etwas erhöhten und trockeneren Lage der Wiesen und waren bereits seit einigen Jahren auf Brandfreiheit kontrolliert worden. Doch schloß die Nachbarschaft der reich infizierten Pflanzen auf günstigerem, feuchterem Untergrund (100—150 m Entfernung) eine Spontaninfektion natürlich nicht mit Sicherheit aus. Ein anderer Teil der Versuchspflanzen entstammte einem Tümpel bei Lütten-Klein zwischen Rostock und Warnemünde. Auch hier fanden sich am Übergange von dem durchfeuchteten Tümpelrande zum trockneren Erdboden einige brandfreie Horste. Für den größten Teil der Versuche stand aber schließlich doch Material von einem sicher brandfreien Standorte, den Wiesen um den Conventer See bei Heiligendamm zur Verfügung. Diese Wiesen stehen durch den Conventer See und seinen Abfluß noch mit der Ostsee in direkter Verbindung und das oft dort zu beobachtende Eindringen von mehr oder minder brackigem Wasser mag vielleicht der Entwicklung des Pilzes Abbruch getan haben. Sicher brandfreie *Glyc. plicata*-Pflanzen konnten von einem Tümpel bei Hirschburg an der Straße Ostseebad Müritz-Ribnitz gesammelt werden. Die Versuchspflanzen wurden jeweils zu mehreren in Töpfe gesetzt und nach einiger Zeit des Anwachsens zu den Infektionsversuchen verwendet. Alle nicht infizierten Kontrollpflanzen, auch von den kritischeren Fundorten, sind während des ganzen Sommers 1930 brandfrei geblieben. Die Einheitlichkeit der Analysenergebnisse der experimentell infizierten Pflanzen spricht eben-

falls dafür, daß keine Spontaninfektionen neben den experimentellen Infektionen aufgetreten sind.

Für die Infektion selbst wurden zwei verschiedene Wege eingeschlagen. In der ersten Versuchsserie wurde den Pflanzen die sporidienhaltige Flüssigkeit durch eine Rekordspritze mit dünner Kanüle etwa in die Gegend des Vegetationspunktes injiziert. In der zweiten Versuchsserie wurden die Pflanzen etwas oberhalb des Vegetationspunktes gekappt und die Infektionsflüssigkeit teils direkt in den Stumpf eingeträufelt, teils durch tieferes Nachstechen mit der Spritze möglichst nahe an den Vegetationspunkt herangebracht. Diese etwas roh anmutende Behandlung schädigt die Pflanzen nicht allzusehr. Schon nach wenigen Tagen treiben die jungen Blätter aus der Schnittfläche heraus und entwickeln sich späterhin ganz normal. Natürlich muß für genügende Luftfeuchtigkeit gesorgt werden, um ein Vertrocknen der zarten Blätter zu verhindern.

Um Mischinfektionen zu vermeiden und etwaige Spontaninfektionen sicher erkennen zu können, wurden für die Grundversuche stets die gleichen Haplontenstämme benutzt. Es waren dies die Stämme (vgl. I p. 433):

Ungarn I Nr. 7. $D = AB^2$
Ungarn I Nr. 9. $E = A^5B$
Ungarn II Nr. 24. $L = AB^1$

Sie wurden jeweils in der früher geschilderten Weise in Petrischalen bei 15° zur Copulation gebracht. Als Copulationsmedium wurde nach neueren Versuchen die Nährlösung von Schreiber (1925) mit einem Zusatz von 0,01 Proz. Eisensulfat benutzt Zur Infektion wurden die Sporidiengemische 2—4 Tage nach dem Ansatz verwendet, zu einem Zeitpunkt also, wo bereits reichlich Copulationspaare bzw. Suchfäden vorhanden sind.

Die Ergebnisse der Infektionsversuche mit den erwähnten Stämmen sind in der Tab. 3 zusammengestellt. Als prinzipiell wichtige Tatsache geht daraus hervor, daß Brandsporenbildung nur bei Verwendung von Sporidienkombinationen, die nach dem Suchfadentypus reagieren, erzielt wurde, daß sie dagegen bei Kombinationen mit Wirrfadenreaktionen stets ausblieb. Dadurch hat also unsere früher ausgesprochene Vermutung ihre volle experimentelle Bestätigung gefunden. Gehen wir näher auf die Ergebnisse der verschiedenen Infektionsmodi ein, so bringen auch diese noch weitere, gleichsinnige Detailbefunde. Die Infektion der gekappten Pflanzen hat nämlich

Tabelle 3.

Ergebnisse der experimentellen Infektionen.

Topf Nr.	Infektionspflanze	Haplontentypen	Infektionsart	Schnallenmycel	Brandsporen
1.	*Glyc. aquatica*	$D = A B^2$ × $E = A^5 B$	injiziert	—	
2.					
3.			gekappt	nach 7 Tagen	
4.					
5.	*Glyc. aquatica*	$D = A B^2$ × $L = A B^1$	injiziert	—	
6.					
7.			gekappt	—	
8.					
9.	*Glyc. aquatica*	$D = A B^2$ × $E = A^5 B$	injiziert	—	Nr. 93; 100; 103; 104; 112
10.					Nr. [97]; 101; [105]
11.			gekappt	nach 4 Tagen	
12.				nach 12 „	Nr. [90]
13.	*Glyc. aquatica*	$D = A B^2$ × $L = A B^1$	injiziert	—	
15.			gekappt	—	
16.					
37.	*Glyc. plicata*	$D = A B^2$ × $E = A^5 B$	gekappt	—	Nr. 95; 108
38.					
39.					Nr. 98
40.			injiziert	nach 6 Tagen	Nr. 102
41.					
42.					

recht erfreuliche Beobachtungen über den Infektionsverlauf selbst ermöglicht. Schon in ganz kurzer Zeit nach der Infektion treiben die jugendlichen Blätter der gekappten Pflanzen aus und entwickeln sich trotz der erheblichen Verletzung zu leidlich normalen Blättern, wenn sie auch häufig einseitige Vorwölbungen und Verkrümmungen aufweisen. Vom 4. Tage nach der Infektion ab treten auf ihnen auffallende, weißlich-gelbliche Flecken von mehr oder minder großem Umfang auf. Oberflächenschnitte von diesen Blattstellen zeigen ein dichtes Mycel von schnallenführenden Hyphen, das in Form und Größe dem Schnallenmycel junger Brandlager der *U. longissima* aus der Natur entspricht. Diese Infektionsflecken und dies Schnallenmycel treten nur bei den Pflanzen auf, die mit suchfadenbildenden Sporidiengemischen infiziert waren, während sie bei allen Pflanzen mit Wirrfadeninfektionen stets vermißt wurden. Allerdings dürfen diese Infektionsflecke nicht mit etwas andersartigen, kleineren Flecken verwechselt werden, wie sie sich auch einige Male bei Pflanzen mit Wirrfadeninfektionen einstellten. Diese zeigten bei eingehendster Musterung keinerlei Mycel und werden vermutlich auf die bei der Infektion gesetzten Verletzungen der jungen Blätter durch die Einstiche mit der Kanüle zurückzuführen sein. Da die Infektionsflecke und das Schnallenmycel schon 4 Tage nach der

Infektion bemerkbar werden, ist dieser Infektionsmodus ein sehr bequemes und schnell zum Ziele führendes Mittel, um sich über die Fähigkeit zweier Haplonten, schnallenführendes Mycel zu bilden, zu orientieren. Diese Methode hat sich auch in weiteren, zu anderen Zwecken unternommenen Infektionen bewährt. Der Nachweis des Schnallenmycels berechtigt aber andererseits absolut nicht zu der Erwartung, daß sich auf der betreffenden Pflanze auch Brandsporenlager entwickeln werden. Im Gegenteil, die mit der Injektionsmethode behandelten Pflanzen haben etwa doppelt so reichlich Brandsporen geliefert als die gekappten Pflanzen. Für die Bildung der Brandsporen scheinen noch andere Bedingungen maßgebend zu sein. Einiges darüber läßt sich aus dem Verlauf der Versuche noch entnehmen. Die ersten beiden Infektionsserien (Topf Nr. 1—8) waren mit einer ganz dicken Sporidienaufschwemmung angesetzt worden. Die gekappten Pflanzen der Töpfe Nr. 3 und 4, die ursprünglich Schnallenmycel enthalten hatten, fingen sehr bald an zu kränkeln und gingen schließlich ein. Fig. 2 zeigt einen Topf mit drei gekappten Pflanzen, die schon 14 Tage nach der Infektion zugrunde gingen. Auch die vierte Pfanze wurde im Verlauf einer weiteren Woche von dem Pilz zum Absterben gebracht. Der daneben stehende Topf war gleichzeitig mit einem Wirrfadengemisch infiziert und zeigt leidlich entwickelte Pflanzen, die sich auch den ganzen Sommer über erhalten ließen. Hier muß also die massige Infektion die Pflanze zum Erliegen gebracht haben. Auf diese Erfahrung hin wurde späterhin die Sporidienaufschwemmung erheblich verdünnt mit dem Erfolg daß jetzt auch gekappte Pflanzen am Leben erhalten werden konnten und in einigen Fällen auch Brandsporen lieferten. Zur Brandsporenbildung scheint also außer den Vorbedingungen von seiten des Pilzes

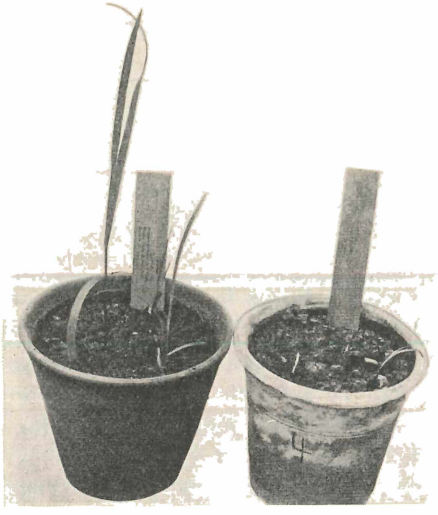

Fig. 2.

ein guter Status der Wirtspflanze, der reichliche Assimilationsfähigkeit und Ansammlung von Assimilaten gewährleistet, erforderlich zu sein. Es erscheint so auch nicht verwunderlich, daß das schonendere Injektionsverfahren schließlich mehr Pflanzen mit Brandsporen ergeben hat als das rohere Kappverfahren. Ob außerdem noch andere Faktoren für den Infektionserfolg von Bedeutung sind, vermag ich im Augenblick noch nicht zu überschauen. Einige Infektionsversuche mit bestimmten anderen Haplontenkombinationen, die erst im Spätsommer ausgesetzt wurden, haben nicht zur Brandsporenbildung geführt, obgleich die betreffenden Kombinationen Schnallenmycel entwickelten. Vielleicht ist hierfür die im Sommer erlangte „Härte" der Versuchspflanzen oder auch die geänderten Stoffwechselverhältnisse beim Herannahen des herbstlichen „Einziehens" verantwortlich zu machen.

Interessant ist es, wie aus den Versuchen 37—42 hervorgeht, daß der Brandpilz von *Glyc. aquatica* ohne weiteres auf *Glyc. plicata* übergeht. Bei *U. longissima* liegt also noch keine biologische Rassenbildung vor.

Analyse der F_1-Brandsporen.

Zu den Infektionsversuchen waren die beiden Haplonten $D = AB^2$ und $E = A^5B$ benutzt worden. Die aus der sexuellen Reaktion zwischen beiden Haplonten hervorgegangenen F_1-Brandsporen müssen also die genetische Konstitution AA^5BB^2 besitzen. Es war theoretisch zu erwarten, daß bei der Reduktionsteilung dieser Zygoten durch Neukombination der Gene außer den ursprünglichen Haplonten auch die beiden Typen AB und A^5B^2 herausgespalten würden. Die Analyse der F_1-Brandsporen hat diese theoretische Erwartung vollkommen bestätigt. Das diesbezügliche Material ist in Tab. 4 zusammengestellt. Da die Ergebnisse bei allen infizierten Pflanzen übereinstimmen, erübrigt sich jegliche weitere Diskussion. Zur Methode der Analyse sei nur erwähnt, daß jede Brandsporenpflanze isoliert für sich untersucht wurde, daß die Brandsporen von allen Lagern der betreffenden Pflanze entnommen wurden und daß zur Sporidienisolierung eine Aufschwemmung von jeweils mehreren hundert Brandsporenkolonien verwendet wurde. Durch diese Maßnahmen hätten etwaige Wildinfektionen, die praktisch nie mit absoluter Sicherheit auszuschließen sind, erkannt werden müssen. Auch keinerlei Mutationen kamen zur Beobachtung.

Nur einige Befunde verdienen eine besondere Besprechung. Es sind dies die unter den Op. Nr. 90, 97 und 105 (in Tab. 3 durch

Tabelle 4.

Analysen der F_1-Brandsporen.

Op. Nr.	Haplontentypen		Zahlenverhältnis
93.	$D = AB^2$ $E = A^5B$	$F = AB$ $G = A^5B^2$	16 D : 2 E : 3 F : 9 G
95.	„	„	14 D : 3 E : 10 F : 3 G
98.	„	„	7 D : 7 E : 9 F : 7 G
100.	„	„	9 D : 3 E : 3 F : 15 G
101.	„	„	7 D : 8 E : 8 F : 7 G
102.	„	„	8 D : 6 E : 8 F : 8 G
103.	„	„	8 D : 2 E : 6 F : 3 G
104.	„	„	5 D : 4 E : 4 F : 7 G
108.	„	„	3 D : 6 E : 5 F : 6 G
112.	„	„	6 D : 3 E : 6 F : 5 G

Umrandung gekennzeichneten) analysierten Brandsporen. Op. Nr. 90 ist die einzige infizierte Pflanze des Topfes Nr. 12; die anderen beiden Op. Nr. entstammen Topf Nr. 10, der außer ihnen noch eine Pflanze mit ganz normalem Befund lieferte (vgl. Tab. 3). Äußerlich war den betreffenden Pflanzen wie auch den Brandsporen gar nichts Besonderes anzusehen. Um so überraschender war das Bild, das die Brandsporenaussaaten auf Malzagarplatten beim Heranwachsen boten. Eine normale Brandsporenaussaat macht nach 6—8 tägigem Wachstum einen recht einheitlichen Eindruck. Fast alle Kolonien haben einen dichten Suchfadensaum entwickelt und sind ungefähr von gleicher Größe. Daneben ist meist stets eine geringe Anzahl von Kolonien ohne Suchfadensaum zu beobachten. Das sind für gewöhnlich Kolonien von einheitlichem Geschlechtscharakter. Sie entstammen vermutlich einzelnen Sporidien, die sich immer in frischem Brandmaterial vorfinden und die auf vorzeitige Keimungen einzelner Brandsporen zurückgehen. Die Brandsporenplatten der erwähnten Op. Nr. boten nun ein ganz abweichendes Aussehen. Die Größe der Kolonien schwankte außerordentlich zwischen extrem großen und ganz winzig kleinen, eben mit freiem Auge erkennbaren. Der gewohnte Suchfadensaum war bald überaus stark entwickelt, bald fehlte er vollkommen. Auf manchen Platten waren mehr Kolonien ohne Suchfadensaum als solche mit Suchfadensaum zu finden. Daneben herrschte eine so bunte Mannigfaltigkeit bezüglich der Kolonieform und des ganzen Habitus, daß es kaum möglich war, Ordnung in dieses bunte Bild hineinzubringen. Bei schwächerer Vergrößerung zeigten die glattrandigen Kolonien vielfach einen kleinen Suchfadensaum oder überhaupt nur vereinzelte

Suchfäden. Häufig wichen auch die Suchfäden selbst von der gewohnten geraden, fast starren Form ab, indem sie sich wellig hin und her schlängelten. Die kleinen Kolonien erreichten erst 1—2 Wochen nach den Normalkolonien abimpfbare Größen. Zuerst wurde bei der Untersuchung der gewohnte Weg der „Massenanalyse" — Isolierung der einzelnen Sporidien aus einer Mischaufschwemmung von mehreren hundert Brandsporenkolonien — eingeschlagen. Die Ergebnisse waren aber so unübersichtlich, daß es ratsam schien, an Stelle der „Massenanalyse" eine „Individualanalyse" einzelner Brandsporenkolonien vorzunehmen. Aber auch hierbei mußten Enttäuschungen mit in Kauf genommen werden: Von einer ganzen Reihe von Brandsporenkolonien, besonders von den kleineren Typen, ließen sich keine Sporidienkolonien gewinnen. Die betreffenden Sporidien mußten so lebensschwach sein, daß sie auf den Sporidienplatten zugrunde gingen. Die Aussaaten anderer Kolonien gingen nur zögernd an und erreichten erst in doppelter und dreifacher Zeit gegenüber der Norm abimpfbare Größen. Dann wieder reagierten die von einer Brandspore abstammenden Sporidienkulturen untereinander nicht in der gewohnten Weise, sie schienen vollkommen asexuell geworden zu sein. Beim Ansatz mit den Teststämmen dagegen reagierten sie wieder ganz leidlich, so daß schließlich doch die Bestimmung ihrer genotypischen Natur möglich war. Dann wieder traten Stämme auf, die schon in den Kontrollen einen dichten Suchfadensaum bildeten und die deshalb nach der gewohnten Technik nicht verarbeitbar waren. Im großen und ganzen bekommt man so den Eindruck, als ob bei diesen Brandsporen sehr viel pathologische Prozesse und Entwicklungsabnormitäten vor sich gehen, die auf die Vitalität der Sporidien und auf die genetischen Grundlagen ihrer Sexualreaktionen von bestimmendem Einfluß sind. Zwei Leitpunkte haben sich im Laufe der Zeit aus dem ganzen bunten Chaos herausarbeiten lassen.

1. Es gibt Sporidienstämme, die sich durch eine auffallende Kleinheit ihrer Zellen auszeichnen. Während die normalen großzelligen Sporidienstämme auch nach längerer Kultur auf Nährböden noch reichlich mehrzellige „Fruchtträger" bilden (vgl. Bauch, 1923), ist dieses Fruchtträgerstadium bei den „Kleinsporidien" vollkommen unterdrückt. Sie sprossen vielmehr in gleicher Weise wie die Sporidien der *U. violacea* direkt zu neuen Sporidien aus. Entsprechende Kleinsporidien werden auch bei anderen Brandpilzen gebildet. So berichtet Goldschmidt (1928) über fast bakterienähnliche Kleinsporidien bei *U. violacea*, die sich teilweise nur schwer kultivieren ließen und überhaupt nicht zur Sexualreaktion zu bringen waren.

Im Gegensatz dazu reagieren die Kleinsporidien der *U. longissima* sexuell recht gut mit genetisch entsprechenden Partnern. Nur sind die Suchfäden, bedingt durch die geringere Plasmamenge, recht klein und zart und besitzen anscheinend nicht genügende Vitalität, um durch Abspaltung von Haplosporidien und erneute Copulationen mit freiem Auge erkennbare Suchfädensäume um die Kombinationskolonien zu bilden. Mikroskopisch dagegen kann man die einzelnen Suchfäden, die aus der Kolonie herausstrahlen, natürlich leicht erkennen. Das ganze Bild entspricht etwa den jüngsten Reaktionsstadien normaler Kombinationskolonien, wie sie auf der Taf. 15 Fig. 3 der vorhergehenden Arbeit wiedergegeben sind. Bei Kombinationen von Kleinsporidien mit genetisch entsprechenden Normalsporidien dagegen werden wieder normale, mit unbewaffnetem Auge sichtbare Suchfädensäume gebildet, die auch wieder die gewohnte vegetative Aufspaltung in die Haplonten zeigen und damit die Feststellung der genetischen Konstitution der Kleinsporidien erleichtern. Hier stellen also die Normalstämme wieder die reichlichen (oder die gesunden?) Plasmamengen zur Verfügung, die die Ausbildung normaler Suchfädensäume gewährleisten. Das spricht dafür, daß die Kerne der Microsporidien ihre normalen Funktionen bewahrt haben und daß ihre Abnormitäten auf plasmatischer Grundlage beruhen. Ein kurzes Bild der Reaktionen der Kleinsporidien untereinander und in Kombination mit Normalsporidien gibt Tabelle 5

Tabelle 5.

Suchfadenbildung bei Kombination von Normal- und Kleinsporidien; Agarmethode; Ablesung nach 3 Tagen mit unbewaffnetem Auge.

		A^5B^2			
		105,16	105,22	105,7	105,12
		normal		klein	
AB	105,17 normal	+	+	+	+
	105,1 klein	+	+	—	—

wieder. In diesem Zusammenhange sei bereits mitgeteilt, daß Kleinsporidien auch in ganz anderer Weise, nicht aus geschädigtem Brandsporenplasma, sondern als „Mutanten“ aus besonderen Sporidienstämmen entstehen können, bei denen die Fähigkeit zur sexuellen Reaktion zum Teil vollkommen erloschen ist.

2. Es gibt Sporidienstämme, die schon allein, ohne Kombination mit entsprechenden Geschlechtspartnern, makroskopisch sichtbare

Suchfädensäume ausbilden. Diese Säume bestehen aus haploiden Suchfäden, wie sie schon früher (vgl. Bauch, 1923) geschildert wurden. Die Sporidien neigen bei diesen Stämmen dazu, fädig auszukeimen, das Plasma tritt in den Faden ein und kammert hinter sich nach entsprechendem Wachstum Zellwände ab in gleicher Weise, wie dies auch bei den diploiden Suchfäden geschieht. An der Spitze dieser Fäden werden dann erst neue Sporidien gebildet, analog der vegetativen Aufspaltung diploider Suchfäden in ihre haploiden Komponenten (siehe Bauch, 1923). Derartige Haploidsuchfäden sind entsprechend der Erwartung auch einkernig. Die Sexualreaktionen dieser Stämme können mit der „Agarmethode" natürlich nicht geprüft werden, vielmehr muß auf die unständlichere „Wassermethode" zurückgegriffen werden bzw. mikroskopische Durchmusterung der Agarkombinationen vorgenommen werden. Bisher sind aber bei diesen Stämmen weder in Kombinationen unter sich noch mit normalen Haplonten Sexualreaktionen gefunden worden. Sie sollen dementsprechend als „neutrale" Stämme bezeichnet werden. Alle bisher aufgefundenen neutralen Stämme zeigen die gleiche Eigentümlichkeit des fädigen Auskeimens der Sporidien und dadurch bedingt die Ausbildung von dicht verfilzten Suchfädensäumen in den Agarkulturen. Hier muß also eine besondere Modifikation der Beziehungen zwischen Plasma und Kern vorliegen, zumal, wie später ausgeführt wird, vermutlich verschiedene genetische Konstitutionen bei den verschiedenen Stämmen vorliegen. Diese neutralen Stämme zeigen noch eine andere, außerordentlich bemerkenswerte Erscheinung. Sehr viele von ihnen spalten nach einiger Zeit der Kultur wieder normale sexuell reagierende Haplonten und anormale neutrale Kleinsporidien, die nicht mehr fädig auskeimen, ab. Die abgespaltenen Normalstämme können verschiedenen Genotypen angehören. Über diese äußerst interessanten Abspaltungen der neutralen Stämme soll späterhin im Zusammenhang mit ähnlichen Abspaltungen bei den bereits früher geschilderten haplosynoezischen (homothallischen) Stämmen berichtet werden.

Die Erkenntnis dieser beiden besonderen Haplontentypen gab dann den Schlüssel zum Verständnis aller Besonderheiten, die die genannten drei Brandsporenproben boten. Es war bereits oben erwähnt worden, daß auf den Brandsporenplatten sehr viele Kolonien ohne Suchfädensäume auftraten. Diese stellten sich nunmehr zum größten Teil als diploide Kolonien heraus, die aus Kleinsporidien bestanden. Daneben fanden sich allerdings auch „geschlechtsreine" Kolonien aber nicht in besonders auffallendem Maße. Diese

mögen, wie auch unter normalen Verhältnissen, nicht aus Brandsporen, sondern aus einzelnen Sporidien entstanden sein, die bereits auf der Pflanze aus Brandsporen gekeimt waren. So waren z. B. bei Op. Nr. 105 unter 67 von den Brandsporenplatten abgeimpften Kolonien, die keinen Suchfadensaum gebildet hatten, 41 Stämme diploider Natur, während die restlichen 26 Stämme „geschlechtsrein", also haploid waren. Ihrem Genotypus nach verteilen sie sich auf die zu erwartenden vier Haplontentypen. Sehen wir von den Besonderheiten, die die Kleinsporidien bieten, einmal ab und betrachten nur die erhaltenen Genotypen, wie sie in Tabelle 6 zusammengestellt

Tabelle 6.

Analysenergebnisse der F_1-Brandsporen mit „Kleinsporidien".

Op. Nr.	Art der Analyse	Haplontentypen
90	Massenanalyse	11 D : 5 E : 4 F : 9 G
97	„	6 D : 3 E : 8 F : 12 G
97 Spore 1	Individualanalyse	7 D : 3 E : 6 F : 2 G
Spore 2	„	10 D : 5 E
Spore 9	„	10 D : 10 E
Spore 11	„	10 F : 10 G
105 Spore 1	„	6 F : 8 G
Spore 2	„	6 F : 14 G
Spore 3	„	14 D : 6 E
Spore 4	„	5 F : 3 G
Spore 5	„	8 D : 9 E

sind, so ordnen sich auch diese, anfangs recht schwierigen Fälle widerspruchslos dem bereits oben geschilderten Bilde ein. Außer den beiden in die Kreuzung hineingeschickten Genotypen finden sich auch die erwarteten Umkombinationen der beiden Genpaare. Bei den Individualanalysen einzelner Brandsporen ist bald Zweier-, bald Viererspaltung zu konstatieren.

Schwieriger dagegen ist eine Deutung der Untersuchungen, bei denen neutrale Stämme auftreten. Aus Tabelle 7, die Individualanalysen einzelner Brandsporen umfaßt, läßt sich entnehmen, daß manche Brandsporen nur neutrale Sporidien liefern, andere außer neutralen Stämmen noch einen normalsexuellen Haplontentyp ergeben, während eine dritte Gruppe (Op. Nr. 97 Spore 8) außerdem noch zwei normale Haplontentypen erzeugt. Diese Spaltungserscheinungen in normalsexuelle und neutrale Haplonten legen auf den ersten Blick eine Deutung im mendelistischen Sinne recht nahe. Man könnte etwa annehmen, daß die neutrale Reaktionsweise durch

Tabelle 7.

Analysenergebnisse der F_1-Brandsporen mit Abspaltung von neutralen Sporidien.

Op. Nr.	Art der Analyse	Haplontentypen
90 Spore 1	Individualanalyse	10 neutral: 10 G
Spore 4		20 neutral
97 Spore 3		8 neutral: 8 D
Spore 4		19 neutral
Spore 6		17 neutral
Spore 7		5 neutral: 5 E
Spore 8		10 neutral: 14 D : 6 E
Spore 10		20 neutral

eine spezifische pathologische Veränderung der Faktoren der B-Reihe bedingt wäre. Tritt die Erkrankung in beiden elterlichen Kernen auf, so liefert die betreffende Brandspore bei der Reduktionsteilung ausschließlich neutrale Sporidien. Würde nur der eine der elterlichen Faktoren verändert, so würden wir nach der Reduktionsteilung, je nachdem ob Zweier- oder Viererspaltung eingetreten ist, entweder nur einen normalen und einen neutralen Haplontentyp oder zwei normale Haplonten und neutrale Haplonten erwarten. Bei den neutralen Haplonten des letzten Falles und natürlich auch bei den verschiedenen Möglichkeiten des ersten Falles würde die Neutralität dann verschiedene Genotypen maskieren. Abgesehen davon, daß ein Beweis für genotypische Verschiedenheit der neutralen Stämme kaum zu erbringen sein wird, läßt sich aber bereits aus den ermittelten Haplontentypen entnehmen, daß eine derartige einfache mendelistische Erklärung den Tatsachen nicht gerecht wird. Denn bei Erkrankung eines der elterlichen B-Faktoren müßten die gesunden Sporidien immer den gleichen B-Faktor besitzen und nicht zwei verschiedene, wie es experimentell gefunden wurde. Mendelistische Erklärungsweise ließe sich andererseits doch halten, wenn man für die Neutralität besondere Gene annehmen würde, die zu den bisher bekannten zwei Genpaaren noch hinzutreten und unabhängig von ihnen vererbt würden. Doch sind diese Verhältnisse noch zu unklar und in Anbetracht der Neutralität der Stämme mit unseren heutigen genetischen Methoden auch kaum klärbar, so daß es zweckmäßiger erscheint, von derartig weitgehenden Hypothesen vorläufig abzusehen. So ist es im Augenblick also nicht möglich, zu einer einigermaßen gesicherten Deutung dieser auffallenden Spaltungserscheinungen zu kommen. Dagegen kann man vielleicht über die Außenumstände, die die „Erkrankung“

bzw. die „Mutation“ ausgelöst haben, einiges vermuten. Da zu allen Kreuzungen stets die gleichen Genotypen und gleichen Haplontenstämme verwendet wurden, bleibt nichts anderes übrig, als Wechselbeziehungen besonderer Art zwischen Pilz und Wirtspflanze, etwa besondere Abwehrreaktionen der Pflanze gegen die pilzliche Infektion anzunehmen, die den Pilz in verschiedenen wichtigen Punkten seines Stoffwechsels erheblich schädigen. Auf Grund der außerordentlich differenten Vitalität der keimenden Brandsporen (s. oben) möchte man an plasmatische Schädigungen denken. Übrigens ist das Auftreten neutraler Stämme nicht etwa ein spezifisches Produkt der experimentellen Infektion, sondern sie lassen sich auch in wildem Brandsporenmaterial aus der Natur gelegentlich nachweisen.

Für unsere ursprüngliche Fragestellung ist das Auftreten der neutralen Stämme aber nur von untergeordneter Bedeutung. Für diese ist nur wichtig, daß wir auch hier wieder die elterlichen Haplonten und Umkombinationen ihrer beiden Genpaare vorfinden.

Fassen wir nun die Ergebnisse der Infektionsversuche und der Analysen der daraus erhaltenen F_1-Brandsporen zusammen, so läßt sich folgendes feststellen:

1. Haplonten, die einen identischen A-Faktor besitzen und untereinander in der Form von Wirrfadencopulationen sexuell reagieren, sind nicht befähigt, *Glyceria*-Pflanzen zu infizieren und in ihnen Brandsporen zu bilden.

2. Haplonten, die in beiden Faktoren voneinander verschieden sind und unter dem Bilde von Suchfadencopulationen sexuell reagieren, sind zur Infektion der Wirtspflanzen befähigt und bilden in ihnen lebensfähige Brandsporen aus.

3. F_1-Brandsporen spalten bei der Keimung sowohl die in die Kreuzung hineingeschickten Haplontentypen als auch die entsprechenden, theoretisch erwarteten Umkombinationen der beiden Faktorenpaare ab. Die Faktoren der A- und der B-Serie verhalten sich also als voneinander unabhängige Erbeinheiten.

Mit diesen experimentellen Feststellungen ist der Beweis für die früher geäußerte Vermutung erbracht, daß bei *U. longissima* eine funktionelle Differenzierung der beiden Faktorenpaare vorliegt. Die Faktoren der A-Reihe führen in homozygoter Kombination zur Lebensunfähigkeit oder Infektionsunfähigkeit der betreffenden Haplontenpaare und entsprechen somit den von Diplobionten her bekannten Letal- oder Sterilitätsfaktoren. Für die Faktoren der B-Reihe gilt der von Kniep

aufgestellte Satz „Gleiches kopuliert nicht mit Gleichem“ unbedingt. Sie scheinen also die eigentlichen Sexualfaktoren oder — wenn man sich im Anschluß an Kniep vorsichtiger ausdrücken will — copulationsbedingende Faktoren darzustellen (vgl. hierzu auch p. 128 und Bauch, 1930 a). Wenigstens sprechen im Augenblick keinerlei experimentelle Befunde gegen eine derartige Auffassung.

Theoretische Betrachtungen.

Nachdem die „multipolare Sexualität“ von *U. longissima* nunmehr als ein Zusammenspiel von Sterilitätsfaktoren mit Sexualfaktoren, die unabhängig voneinander vererbt werden, aufgedeckt ist, soll untersucht werden, wieweit sich die manchmal reichlich verwirrenden Sexualphänomene bei Hymenomyceten und Brandpilzen auf einen gemeinsamen Generalnenner bringen lassen.

Vor allem gilt es zu entscheiden, ob die für *U. longissima* aufgedeckten Gesetzmäßigkeiten auch für die tetrapolar sexuellen Hymenomyceten Gültigkeit besitzen. In der vorhergehenden Arbeit ist bereits auf die Ähnlichkeit der „Durchbrechungscopulationen“ bei manchen Hymenomyceten mit den Wirrcopulationen der *U. longissima* hinreichend verwiesen worden und eine Gleichheit der Sexualgesetzmäßigkeiten für beide Pilzgruppen postuliert worden. Diese Vermutung hat durch die inzwischen erschienene Arbeit von Oort (1929 und 1930) über die Sexualität von *Coprinus fimetarius* eine recht gewichtige experimentelle Unterstützung erfahren.

Oort erhielt bei diesem tetrapolar sexuellen Pilz bei Kombinationen von Haplonten mit identischen A-Faktoren (B-Kombinationen seiner Nomenklatur!) schnallenführende Mycelien und Fruchtkörper. Die Schnallen treten meist mehr oder minder unregelmäßig an einigen Hyphen und dort auch nicht an allen Querwänden auf und können manchmal erst nach längerer Durchmusterung der Präparate aufgefunden werden. Häufig werden sie auch durch Pseudoschnallen ersetzt. Sie finden sich in einem hohen Prozentsatz der betreffenden Kombinationen und Oort vermutet, daß sie sich bei Verwendung junger Mycelien (vgl. seine Zweisporenkulturen!) wohl in allen Fällen nachweisen lassen werden. Die Fruchtkörper zeigen im Gegensatz zu den legitimen Diplofruchtkörpern die verschiedensten Entwicklungsstörungen und sind auch in ihrer Sporenproduktion gegenüber den Diplofruchtkörpern erheblich herabgesetzt. Für diese, auf Grund der entwickelten Gesetzmäßigkeiten ursprünglich nicht zu erwartenden Fruchtkörper konnte Oort eine ganz besondere Entstehungsweise feststellen. Sie sind Chimärenfruchtkörper, die

durch Zusammenwachsen der beiden genetisch verschiedenen Mycelien zu einem gemeinsamen Hut entstehen. Sie wurden teilweise in 100 Proz. der betreffenden Kombinationen erhalten. Wenn auch in dieser Arbeit das wichtigste Kriterium, der Sexualakt selbst, noch nicht untersucht wurde, sondern nur von den sekundären Erscheinungen der Schnallen- und Fruchtkörperbildung, die sich an ihn anschließen, auf den vorangegangenen Sexualakt geschlossen wurde, tritt trotzdem die Übereinstimmung mit den entsprechenden Kombinationen der *U. longissima* klar zutage. Das spricht auch der Verf. selbst in einer Nachschrift zu seiner Arbeit klar aus. Es wird somit kein allzu voreiliger Schritt sein, wenn wir die für *U. longissima* bewiesene Differenzierung der beiden Faktorengruppen in Sterilitäts- und Sexualfaktoren in ihren prinzipiellen Grundzügen generell auf die tetrapolar sexuellen Hymenomyceten übertragen.

Eine weitere wichtige Frage ist die nach der genetischen Natur der bipolar sexuellen Formen, wie sie bei den Brandpilzen die Regel sind und auch bei den Hymenomyceten verschiedentlich gefunden worden sind. Gedanklich liegen hierfür verschiedene Möglichkeiten der Deutung vor. Einmal könnte man annehmen, wie dies bereits von Kniep und anderen Untersuchern geschehen ist, daß bei ihnen Sterilitätsgene vollkommen fehlen und daß ein monofaktorieller Erbgang nur der Sexualitätsgene vorliegt. Zweitens könnte man sich vorstellen, daß Sterilitätsgene hier ebenfalls vorhanden sind, sie sich aber morphologisch in der Art des Sexualaktes nicht herausheben, sondern erst später in ihrer Wirkung bei der Fruchtkörper- bzw. Brandsporenbildung erkenntlich werden. Da diese meist nicht oder nicht in genügendem Ausmaß untersucht worden ist, konnte eine derartige genetische Grundlage nicht erkannt werden. Und schließlich, worauf auch bereits Kniep (1922 p. 26) hinweist, könnte es sich um einen Fall von absoluter Kopplung zwischen beiden Faktorengruppen handeln, so daß etwa aus einer Zygote $A A_1 B B_1$ stets nur die beiden Haplontengruppen $A B$ und $A_1 B_1$ herausspalten würden.

Es wird zweckmäßig sein, bei der Diskussion dieser Gedankengänge Brandpilze und Hymenomyceten gesondert zu behandeln, da sich ganz wesentliche Unterschiede zwischen der bipolaren Sexualität beider Gruppen konstatieren lassen. Bei den bipolar sexuellen Hymenomyceten ist bisher ausnahmslos, soweit überhaupt Untersuchungen in dieser Richtung angestellt wurden, eine mehr oder minder große Fertilität standortsfremder Rassen, d. h. genetisch ausgedrückt ein Vorhandensein von Reihen multipler Allele festgestellt

worden, während diese Fertilität den zweigeschlechtigen Brandpilzen anscheinend völlig abgeht [1]).

Für die Brandpilze ist es im Augenblick noch nicht möglich, eine Entscheidung vor allem zwischen der ersten und der zweiten Annahme zu treffen. Experimentelle Handhaben dafür würden vor allem Kreuzungen zwischen bipolar und tetrapolar spaltenden Arten und Infektionsversuche unter Berücksichtigung aller aus diesen Gedankengängen sich ergebenden Kriterien bieten. Eigene Untersuchungen in dieser Hinsicht sind bisher wenigstens für die Kreuzung der beiden Arten *U. longissima* und *U. grandis* zu einem Abschluß gekommen. Sie bieten viel Interessantes, geben aber für sich allein noch keinen endgültigen Aufschluß in dieser Richtung. Sie müssen erst noch durch Infektionsversuche ergänzt werden, die für den Sommer 1931 geplant sind. Wenn es aber erlaubt ist, sich wenigstens vorläufig zu äußern, so wäre zu sagen, daß vieles aus den bisher vorliegenden Versuchen für die erste Möglichkeit — Wirkung allein der Sexualgene und Fehlen der Sterilitätsgene — spricht.

Bei den bipolar sexuellen Hymenomyceten liegt dagegen die Sachlage ganz anders. Hier bietet die stets vorhandene Fertilität standortsfremder Rassen Verdachtsmomente in ganz anderer Richtung. Wenn es auch a priori nicht ausgeschlossen erscheint, daß multiple Allele auch im monofaktoriellen Erbgang der Sexualgene auftreten könnten, so erweckt doch die Tatsache, daß bei den bipolaren Brandpilzen und weiter auch den zweigeschlechtigen Mucorineen und Ascomyceten bisher nichts dergleichen gefunden worden ist, den Verdacht, daß es sich bei den Hymenomyceten nur um einen maskierten bifaktoriellen Erbgang handelt. Das erscheint besonders wahrscheinlich in solchen Fällen, wo ein und derselbe Pilz von verschiedenen Untersuchern als bipolar und als tetrapolar angegeben wird, wie es bei *Hypholoma fasciculare* der Fall ist. Kniep (1920) und Funke (1924) sprechen ihn als tetrapolar an, während Vandendries (1923) ein bipolares Verhalten angibt. Wenn wir weiter bedenken, daß die Fähigkeit, Schnallenmycel aus Durchbrechungskopulationen zu entwickeln, anscheinend bei den verschiedenen Hymenomyceten sehr verschieden ist — so finden wir Arten, die sie fast regelmäßig bilden, während andere ein ganz unverfälschtes Viererschema bieten, das durch keinerlei Durch-

---

[1]) Dies gilt auf jeden Fall für folgende Brandpilze, bei denen Abtestungen mehrerer Herkünfte vorgenommen wurden: *Ustilago violacea, U. bromivora, U. grandis* (noch unveröffentlicht), *U. utriculosa.*

brechungskopulationen gestört wird — so mag es in hohem Grade wahrscheinlich erscheinen, daß alle bipolar spaltenden Hymenomyceten eigentlich tetrapolar sind und nur durch die gleichmäßige Entwicklung des Schnallenmycels aus beiden Kombinationstypen als bipolar erscheinen. Entscheiden läßt sich diese Frage ohne weiteres dadurch, daß man nicht nur, wie bisher, das Schnallenmycel als Kriterium für einen vorangegangenen Sexualakt benutzt, sondern auch nach Möglichkeit den Sexualakt selbst und die Fertilität der verschiedenen Haplontenkombinationen untersucht. Die von Oort (1930) gefundenen Verhältnisse bei *Coprinus fimetarius* lassen auch eine Analyse der Bastardfruchtkörper und ihrer Sporennachkommenschaft als erforderlich erscheinen. Diesen Ansprüchen genügt bisher noch keine Untersuchung auf diesem Gebiet. Hier heißt es also von neuem anzufangen.

Bezüglich der oben als dritte angeführten theoretischen Möglichkeit, der absoluten Kopplung zwischen Sterilitätsgenen und Sexualfaktoren, muß man leider gestehen, daß uns im Augenblick keine Handhaben zur Verfügung stehen, um sie genetisch von einem rein monofaktoriellen Erbgang unterscheiden zu können. Deshalb ist in der vorhergehenden Auseinandersetzung auf sie nicht Bezug genommen worden.

Wenn es auch den Anschein hat, als ob wir mit der Einsicht in das Zusammenspiel zwischen Sterilitätsgenen und Sexualfaktoren den Generalnenner gefunden haben, auf den sich die manchmal reichlich komplizierten Erscheinungen der multipolaren Sexualität bringen lassen werden, so erwecken manche Einzelbeobachtungen der Hymenomycetenliteratur doch die Befürchtung, daß wir diese Anschauungen vielleicht noch weiter modifizieren müssen. Da sind vor allem jene seltenen Fälle zu nennen, wo Durchbrechungscopulationen bei Gleichheit der B-Faktoren, also der postulierten Sexualfaktoren, gefunden worden sind. Abgesehen von vereinzelten Beobachtungen anderer Autoren tritt uns dies besonders in den Versuchen von Heldmaier (1929) entgegen (vgl. dazu Bauch 1930 p. 456, wo weitere derartige Fälle zusammengestellt sind). Das gleiche gilt auch für die letzt erschienene Arbeit von Oort (1930), wo mehrere derartige Durchbrechungscopulationen und Fruchtkörperbildung aus ihnen notiert sind. Leider hat Oort diese Fruchtkörper aus A-Kombinationen (seiner Nomenklatur) nicht weiter analysiert. Wenn wir auch mit der Möglichkeit rechnen können, daß hierbei Mutationen des einen oder des anderen Faktors mitgespielt haben, wie sie ja von Kniep (1923) durch Analysen der Nach-

kommenschaften sicher gestellt worden sind, so braucht das doch nicht immer der Fall zu sein. Die zukünftige Forschung wird sich dieser Ausnahmeerscheinungen ganz besonders annehmen müssen. Das gleiche gilt für die von VANDENDRIES (1924 und 1925) als Hetero-Homothallie bezeichnete Erscheinung, die durch VANDENDRIES bei *Coprinus radians* und NEWTON (1926) bei *Coprinus Rostrupianus* festgestellt wurde. Beide Pilze werden von den Autoren als bipolar sexuell angegeben und bei beiden zeigen eine größere Anzahl von Einspormycelien nach einiger Zeit der Kultur Schnallen. VANDENDRIES deutet diese Fälle dahin, daß hier ein Umschlag eines haploheterözischen Pilzes in den haplosynözischen Zustand (Homothallie!) eingetreten sei. Leider ist aber eine Entscheidung darüber, ob es sich tatsächlich um derartige Umschläge der sexuellen Grundstimmung oder um Faktorenmutationen handelt, zu denen beide Pilze vielleicht in besonders großem Maße neigen, noch nicht zu fällen. Analysen in dieser Richtung liegen noch nicht vor, anscheinend einzig aus dem Grunde, weil die plötzlich schnallentragenden Mycelien nicht fruchten. Wenn man in Betracht zieht, daß die Pilze aber sonst sporentragende Hüte ausbilden, mag dieses Nichtfruchten der „umgeschlagenen" Stämme eher für einfache faktorielle Mutationen als für eine derartig prinzipielle Umstimmung, wie sie VANDENDRIES annimmt, sprechen. Auf jeden Fall müssen hier noch weitere mühsame Analysen eventuell unter Zerspaltung des diploid gewordenen Mycels in seine Kernkomponenten (Herbeiführung der Oidienbildung zur „vegetativen Aufspaltung" oder microchirurgische Operationsmethoden, wie sie HARDER (1926 und 1927) ausgearbeitet hat) einsetzen, ehe man diese Fälle eindeutig in unser Gesamtbild der Sexualgenetik der Pilze einreihen kann. In die gleiche Sphäre noch ungeklärter und weiter zu beachtender Erscheinungen gehören auch die Beobachtungen von vollkommener Sterilität von Haplonten verschiedener, standortsfremder Fruchtkörper, die in sich kombiniert jeder ein klares Viererschema bieten. Derartige Fälle sind von VANDENDRIES (1927 und 1929) bei *Coprinus micaceus* und KNIEP (1928) bei *Collybia cirrhata* beobachtet worden. Da seitdem kein neues Beobachtungsmaterial vorgelegt wurde, das weitere Einblicke in diese Verhältnisse gestattet, sei für die theoretische Auswertung dieses Phänomens auf die Besprechung von KNIEP in seinem Buche (1928 p. 412 ff.) und in seiner zusammenfassenden Darstellung (1929 p. 423 ff.) verwiesen.

Einen Fall von ganz besonderer theoretischer Bedeutung stellt der Maisbrand, *U. Maydis*, dar. Wenn es auch nach den ersten

Arbeiten von Stakman und Christensen (1927) und vor allem von Hanna (1929) schien, als ob dieser Pilz tetrapolar sexuell wäre, ist durch die neuen Bastardierungsversuche von Christensen (1929) die ungemeine Kompliziertheit der genetischen Konstitution dieses Pilzes hervorgetreten. Die Analyse der F_1-Sporidien von Kreuzungen beliebiger Haplonten ergab immer eine große Anzahl von verschiedenen Haplontentypen, von denen teilweise keiner dem anderen glich. Allerdings ist hierbei zu bedenken, daß bei *U. Maydis* die Copulation selbst, da sie innerhalb der Pflanze vor sich geht, nicht beobachtet werden kann, sondern daß nur aus dem Infektionserfolg auf den vorhergegangenen Sexualakt geschlossen werden kann. Somit haben die gleichen Bedenken, wie sie weiter oben (vgl. S. 122) auseinandergesetzt worden sind, auch hierfür Geltung. Wenn aber, wie Christensen selbst es anzunehmen geneigt ist, außer den eigentlichen Sexualfaktoren nnd den von ihnen unabhängigen Sterilitätsfaktoren noch weitere Faktoren für „pathogenicity" mit entsprechenden multiplen Reihen mit im Spiel sind und wir somit zu Erbgängen kommen, bei denen drei, vier oder noch mehr Faktoren, jeder wieder in Serien multipler Allelomorphe auftretend, unabhängig voneinander spalten, dann sind derartig komplizierte Spaltungsvorgänge, wie sie Christensen beobachtete, wohl verständlich. Da wir ja auch aus dem Hymenomycetengebiet über Befunde verfügen, die besondere Gene für die Fruchtkörperbildung recht wahrscheinlich machen (vgl. Zattler, 1924), die in richtiger Kombination zusammentreten müssen — entsprechend „richtige" Kombination der Sterilitäts- und Sexualgene vorausgesetzt — um eine Ausbildung von Fruchtkörpern zu ermöglichen, würde dies nicht weiter überraschen. Doch das wären dann aber Faktoren, die mit der Sexualität im engeren Sinne nichts mehr zu tun haben und uns für unsere Gedankengänge erst in zweiter Linie interessieren würden.

Von zwei Seiten sind in letzter Zeit Gedanken geäußert worden, die die bei der „multipolaren Sexualität" wirkenden Faktoren in ganz anderer Weise interpretieren wollen, als das von uns geschehen ist. Gwynne-Vaughan und Williamson (1928 und 1930) untersuchten den Ascomyceten *Humaria granulata* und deckten bei ihm eine eigenartige Form der „Heterothallie" auf. *H. granulata* gehört zu den apandrischen Discomyceten, bei denen wohl Archikarpien ähnlich den bekannten von *Pyronema* gebildet werden, denen aber Antheridien vollkommen fehlen. In Einspormycelien werden normale Archikarpien reichlich angelegt. Sie gehen aber frühzeitig zugrunde und entwickeln nie ascogene Hyphen und sporende Fruchtkörper. Daraus

ergibt sich, daß jede Einsporkultur entweder zwittrige (haplosynözische) oder rein weibliche Geschlechtstendenzen besitzt. Bei Kombinationen bestimmter Einspormycelien bilden sich aber an den Berührungsstellen der Mycelien reichlich Fusionen und späterhin auch Asci mit reifen Sporen. Diese Fusionen haben anscheinend Kernübertritte zur Folge und es scheint, daß die sexuelle Funktion von den ursprünglich vorhandenen Antheridien auf einfache Mycelzellen übergegangen ist. Neun untersuchte Einspormycelien lassen sich eindeutig in zwei Gruppen (+ und —) einteilen nnd nur bei Kombinationen von Angehörigen verschiedenen Vorzeichens kommt es zur Ausbildung von Fruchtkörpern. Gwynne-Vaughan und Williamson bezeichnen diese Erscheinung als „nutritive Heterothallie" und nehmen an, daß hier Sterilitätsgene einer zwittrigen Grundlage gewissermaßen aufgepfropft sind und unabhängig von ihr vererbt werden. Von dieser Beobachtung an *Humaria* aus schließen sie auf die Verhältnisse bei der multipolaren Sexualität und gelangen zu der Ansicht, daß das, was bisher für eine typische Sexualreaktion angesehen wurde, dieser nutritiven Heterothallie in hohem Maße entspricht. Noch schärfer formuliert Miß Caylay (1931) in einer Arbeit über die Erblichkeit der Abstoßungserscheinungen zwischen bestimmten Mycelien des Ascomyceten *Diaporthe perniciosa* diese Gedankengänge, indem sie annimmt, daß Selbsterilitätsgene auf einer zwittrigen Grundlage teils in mono-, teils in dihybridem Erbgange eine Heterözie nach bipolarem oder tetrapolarem Schema nur vortäuschten: Thus heterothallism in the Hymenomycetes may not be due to sex or sex factors, but, as in *Humaria granulata*, may be a form of heterothallism based on one or more self-sterility factors (and possibly in some cases inter-racial sterility factors [1])) in a haplosynoecious species; and further, that the so-called homothallic species only differ from the heterothallic in that they carry no self-sterility factors."

Auch diesen Gedankengängen ist ebenso wie der ursprünglichen Auffassung von Brunswik (1924) unbedingt zuzugeben, daß sie rein gedanklich den empirischen Tatsachen vollkommen gerecht werden. Sie haben nur den Nachteil, daß sie, bis zur letzten Konsequenz durchdacht, jegliche Getrenntgeschlechtigkeit bei Haplobionten als eine — fast möchte man sagen böswillige — Täuschung hinstellen müssen, die die Natur mit diesen Sterilitätsfaktoren vorgenommen

---

[1]) Vgl. jene seltenen Fälle von völliger Sterilität zwischen Haplonten standortsfremder Rassen, auf die oben (S. 125) Bezug genommen wurde.

hat. Im Prinzip ist es natürlich absolut angängig, die Sexualitätserscheinungen ganz allgemein von zwei verschiedenen Seiten her zu betrachten, indem man einmal das Schwergewicht auf die „Abstoßung des Gleichen [1])“, das andere Mal auf die „Anziehung des Verschiedenen“ legt. Doch wird es Geschmackssache des einzelnen Forschers sein, sich dieser oder jener Richtung je nach seiner psychologischen Grundeinstellung anzuschließen. Im übrigen wird man dem Satz, mit dem Kniep (1925) sein kritisches Referat über die Arbeit von Brunswik (1924) abschließt, wohl immer noch beistimmen können: „In einem Punkte dürften wohl alle Untersucher übereinstimmen: eine endgültige Entscheidung, welche Deutung die richtige ist, kann zur Zeit nicht getroffen werden. Deshalb möge die Aufgabe der Zukunft vor allem in der Beibringung neuer Tatsachen bestehen.“ Zu erwähnen wäre noch, daß Miß Caylay in ihren Ausführungen noch nicht derartig weit geht, sondern daß sie einem „true sex heterothallism“ der Phycomyceten, Uredineen und Ustilagineen (abgesehen von den Verhältnissen bei *U. longissima*) einen „heterothallism based on self-sterility factor or factors“ bei einem haplosynözischen Pilz wie *Humaria granulata* und möglicherweise der heterothallischen Hymenomyceten gegenüberstellt.

Eine Diskussion über die theoretische Auffassung der bei der multipolaren Sexualität mitwirkenden Gene kann sich nunmehr, nachdem von uns selbst gezeigt worden ist, daß das eine Genpaar ein Sterilitäts- bzw. Letalfaktor ist, natürlich nur auf die Gene der B-Reihe beziehen, die von uns als copulationsbedingende oder direkter als Sexualgene bezeichnet worden sind. Diese sind es allein, die vom Standpunkt einer allgemeinen Sexualitätstheorie aus noch Beachtung verdienen, während die Sterilitätsgene der A-Reihe für sie erheblich an Interesse verloren haben. Dementsprechend schaltet Hartmann (1931) in seiner letzten Darstellung der Theorie der relativen Sexualität die Erscheinung der multipolaren Sexualität vollkommen aus seinen Darlegungen aus. Unserer augenblicklichen Auffassung nach ist das bereits etwas zu weit gegangen. Im Gegenteil, es muß der Versuch unternommen werden, zu untersuchen, ob und in welcher Form sich die Sexualgene der B-Reihe in das von Correns (1928) und Hartmann (1929, 1930, 1931) errichtete Gebäude einfügen lassen. Wir wissen von diesen Genen, daß sie in Serien multipler Allele auftreten können, von denen bei der *U. longissima*

---

[1]) Vgl. dazu auch die Gedankengänge von Prell (1921), der mit „Oppositionsfaktoren“ arbeitet.

bisher nur drei gefunden sind, während die Hymenomyceten größere Reihen von ihnen aufweisen. Die größere Zahl der Allele bei den Hymenomyceten beruht auf ihrer starken Neigung zu Mutationen, die sich sowohl in der Kultur auf synthetischen Nährmedien wie in der Natur bemerkbar macht. Bei *U. longissima* fehlen Mutationen dieser Art in der Kultur vollkommen. Können wir nun diese Gene mit den männlichkeits- und weiblichkeitsbestimmenden Genen, den α- und γ-Realisatoren, wie sie nach CORRENS und HARTMANN der einfachen bisexuellen Form der haplogenotypischen Geschlechtsbestimmung zugrunde liegen, identifizieren? Stellen wir uns auf den Boden der von HARTMANN neuerdings entwickelten Theorie der relativen Sexualität, so steht dem prinzipiell nichts im Wege, den einen der drei Faktoren der *U. longissima* als α-Realisator, den anderen als γ-Realisator und den dritten etwa als α^1-Realisator von besonderer Valenz anzunehmen. Diese Valenz gestattet es ihm, mit dem relativ stärker oder relativ schwächer gedachten α-Realisator in sexuelle Reaktionen einzutreten, die für HARTMANN der Ausdruck einer relativen Sexualität sind. Das gleiche würde dann auch für die komplexeren Vorgänge der Hymenomycetengene anzunehmen sein. Aber dieser Annahme gegenüber würden noch die gleichen Bedenken Geltung haben, die KNIEP (1929/30) in seiner kritischen Besprechung des HARTMANN'schen Werkes geäußert hat. Vor allem würden aus sexuellen Reaktionen zwischen zwei Haplonten mit den beiden männlichkeitsbestimmenden Realisatoren α und α^1 Zygoten entstehen, die stets nur wieder männlichbestimmte Nachkommenschaft, allerdings von verschiedener Valenz liefern würden (vgl. Schema II [1]) p. 268 bei KNIEP). „Ganze Serien von Generationen müßten ausschließlich männliche oder weibliche Tendenz haben und trotzdem copulationsfähige Haplonten liefern.“ Diese Annahme würde weiter mit der von KNIEP aufgestellten Deutung der Faktorenserien als Reihen multipler Allelomorphe, also quantitativ verschiedenwertiger Einheiten auf gleicher qualitativer Grundlage, in Konflikt kommen müssen. Wir haben auch heute noch keinerlei Anhaltspunkte, die zu einer Aufgabe dieses Standpunktes zwingen würden, und wir haben keinerlei Anhaltspunkte, die eine Gegenüberstellung eines der Faktoren als α gegen andere

[1]) Aus den vorhergehenden Erörterungen geht natürlich ohne weiteres hervor, daß das Schema, das HARTMANN ursprünglich für die dihybrid spaltenden Formen annahm, nicht mehr zur Diskussion steht, sondern daß hierfür, nachdem die eine der beteiligten Allelenreihen als Faktorengruppe ganz anderer Dignität erkannt ist, nur noch das ursprünglich für den monohybriden Erbgang mit multiplen Allelen aufgestellte Schema in Betracht kommt.

als γ rechtfertigen würden. Vielleicht würden wir theoretische Erfordernisse und empirische Tatsachen besser vereinen können, wenn wir annehmen, daß jeder unserer B-Faktoren eine Resultante von quantitativ verschiedenwertigen α- und γ-Realisatoren darstellt, daß die Haplonten also unter Berücksichtigung der Sterilitätsfaktoren als $A\alpha\gamma$ und $A^1\alpha^1\gamma^1$ geschrieben werden müßten. Diese Setzung würde dem ursprünglichen Hartmann'schen Schema für die tetrapolaren Formen entsprechen. Aber auch diesem Bemühen würden Schwierigkeiten anderer Art entgegenstehen, auf die Kniep (1929/30 p. 270—271) bereits hingewiesen hat.

Andererseits könnte man folgern: Wenn es nicht möglich ist, unsere Sexualfaktoren der B-Reihe mit den α- und γ-Realisatoren zu identifizieren, liegt dann nicht vielleicht der Schluß nahe, daß sie in Wirklichkeit etwas anderes als Sexualfaktoren darstellen, etwa eine zweite Garnitur von Sterilitätsfaktoren, wie das Brunswik und die vorher erwähnten englischen Autoren wollen? Demgegenüber ist aber zu betonen, daß wir im Augenblick keine experimentelle Tatsache kennen, die zu dieser Auffassung irgendwie berechtigen oder gar zwingen würde. So scheint es keinen allzu großen Zweck zu haben, bereits heute für die zur Diskussion stehenden Erbgänge Theoriengebäude zu errichten oder ihre Eingliederung in bereits bestehende Anschauungen zu erzwingen. Wir müssen uns bescheiden und die multipolare Sexualität als ein Phänomen sui generis auffassen und die weitere Aufklärung von der zukünftigen Forschung erhoffen.

Botanisches Institut Rostock, April 1931.

Literaturverzeichnis.

Bauch, R. (1923): Über Ustilago longissima und ihre Varietät macrospora. Zeitschr. f. Bot. Bd. 15 p. 241—279.

— (1930): Über multipolare Sexualität bei Ustilago longissima. Arch. f. Protistenk. Bd. 70 p. 417—466.

— (1930a): Die genetischen Grundlagen der multipolaren Sexualität der Pilze. Der Züchter Bd. 2 p. 174—182.

Brunswik, H. (1924): Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei der Hymenomycetengattung Coprinus. Bot. Abhandl., herausg. von Goebel Heft 5.

Cayley, Dorothy M. (1931): The inheritance of the capacity for showing mutual aversion between mono-spore mycelia of Diaporthe perniciosa (Marchal). Journ. of Genetics Vol. 24 p. 1—63.

CHRISTENSEN, J. J. (1929): Mutation and Hybridization in Ustilago Zeae. Part II. Hybridization. Technical Bulletin 65. University of Minnesota. Agricultural Experiment Station p. 89—108.

CORRENS, C. (1928): Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. Handb. d. Vererbungswissensch., herausg. von E. BAUR und M. HARTMANN Bd. 2.

FUNKE, G. L. (1924): Die Isolierung von Basidiosporen mit dem Micromanipulator von JANSE und PÉTERFI. Zeitschr. f. Bot. Bd. 16 p. 619—623.

GOLDSCHMIDT, VIKTOR (1928): Vererbungsversuche mit den biologischen Arten des Antherenbrandes (Ustilago violacea PERS.). Ein Beitrag zur Frage der parasitären Spezialisierung. Zeitschr. f. Bot. Bd. 21 p. 1—142.

GWYNNE-VAUGHAN, H. C. I. (1928): Sex and nutrition in the fungi. British Association for the advancement of science. Glasgow. Section K.-Botany p. 2—16.

GWYNNE-VAUGHAN, H. C. I. und WILLIAMSON, H. S. (1930): Contributions to the study of Humaria granulata QUEL. Ann. of Bot. Vol. 44 p. 127—145.

HANNA, W. F. (1929): Studies in the physiology and cytology of Ustilago Zeae and Sorosporium Reilianum. Phythopathology Vol. 19 p. 415—442.

HARDER, RICHARD (1926): Mikrochirurgische Untersuchungen über die geschlechtliche Tendenz der Paarkerne des homothallischen Coprinus sterquilinus FRIES. Planta Bd. 2 p. 446—453.

— (1927): Zur Frage nach der Rolle von Kern und Protoplasma im Zellgeschehen und bei der Übertragung von Eigenschaften. Zeitschr. f. Bot. Bd. 19 p. 337—407.

HARTMANN, MAX (1929): Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Protisten und Thallophyten. Handb. d. Vererbungswissensch., herausg. von E. BAUR und M. HARTMANN Bd. 2.

— (1930): Die Sexualität der Protisten und Thallophyten und ihre Bedeutung für eine allgemeine Sexualitätstheorie. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre Bd. 54 p. 76—126.

— (1931): Relative Sexualität und ihre Bedeutung für eine allgemeine Sexualitäts- und eine allgemeine Befruchtungstheorie. Die Naturwissenschaften Bd. 19 p. 8—16, 31—37.

HELDMAIER, CL. (1929): Über die Beeinflußbarkeit der Sexualität von Schizophyllum commune (FR.) und Collybia velutipes (CURT.). Zeitschr. f. Bot. Bd. 22 p. 161—220.

KNIEP, H. (1920): Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung (Untersuchungen an Basidiomyceten). Verh. Physik.-mediz. Ges. Würzburg Bd. 46 p. 1—18.

— (1922): Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung (Untersuchungen an Basidiomyceten). Ibid. Bd. 47 p. 1—28.

— (1923): Über erbliche Änderungen von Geschlechtsfaktoren bei Pilzen. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre Bd. 31 p. 170—183.

— (1925): Referat über: BRUNSWIK, H. Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei der Hymenomycetengattung Coprinus. Zeitschr. f. Bot. Bd. 17 p. 470—475.

— (1928): Die Sexualität der niederen Pflanzen. Jena.

— (1929): Vererbungserscheinungen bei Pilzen. Bibliographia Genetica Bd. 5 p. 372—478.

Kniep, H. (1929—1930): Die „multipolare" Sexualität der Hymenomyceten und deren Deutung durch M. Hartmann. Zeitschr. f. Bot. Bd. 22 p. 266—273.

Kämmerling, H. (1929): Über Geschlechtsverteilung und Bastardierung von Ustilago longissima und ihrer Varietät macrospora. Ibid. Bd. 22 p. 113—142.

Newton, Dorothy E. (1926): The bisexuality of individual strains of Coprinus Rostrupianus. Ann. of Bot. Vol. 40 p. 105—128.

Oort, A. J. P. (1929): The sexuality of Coprinus fimetarius (Preliminary note). Proceed. Koninkl. Akad. van Wetensch. Amsterdam Vol. 32 Nr. 10.

— (1930): Die Sexualität von Coprinus fimetarius. Proefschrift Amsterdam.

Prell, H. (1929): Anisogametie, Heterogametie und Aëthogametie als biologische Wege zur Förderung der Amphimixis. Arch f. Entwicklungsmechanik Bd. 49.

— (1929a): Das Problem der Unbefruchtbarkeit. Naturwissenschaftl. Wochenschr. Bd. 36 N. F. Bd. 20 p. 440—446.

Schreiber, E. (1925): Zur Kenntnis der Physiologie und Sexualität höherer Volvocales. Zeitschr. f. Bot. Bd. 17 p. 337—376.

Stakman, E. C. und Christensen, J. J. (1927): Heterothallism in Ustilago Zeae. Phythopathology Bd. 17 p. 827—834.

Vandendries, R. (1923): Recherches sur le déterminisme sexuel des Basidiomycètes. Mém. Acad. Belg. Cl. des Sci. 2. Sér. Vol. 5 p. 1—98.

— (1924): Contribution nouvelle a l'étude de la sexualité des Basidiomycètes. La Cellule Vol. 35 p. 129—155.

— (1925): Les mutations sexuelles des Basidiomycètes. Bull. Soc. Roy. Bot. de Belg. Vol. 58 p. 10.

— (1925a): Recherches expérimentales prouvant la fixité du sexe dans Coprinus radians Desm. Bull. Soc. Mycol. de France Vol. 41 p. 358—374.

— (1927): Les mutations sexuelles, l'hétérohomotallisme et la stérilité entre races géographiques de Coprinus micaceus. Mém. Acad. Belg. Cl. des Sci. Vol. 9 8° p. 50.

— (1927a): Nouvelles recherches expérimentales sur le comportement sexuel de Coprinus micaceus. I. Ibid. 2. Sér. Vol. 9 p. 128.

— (1929): Comment résoudre le problème sexuel du Coprin micacé? Bull. Soc. Roy. Bot. d. Belg. Vol. 61 p. 123—135.

— (1929a): Les relations entre souches étrangères expliquées par les aptitudes sexuelles des individus parthénogéniques chez Coprinus micaceus. Extr. Bull. Soc. Mycol. de France Vol. 45 p. 216—248.

Vandendries, R. und Robyn, G. (1929b): Nouvelles recherches expérimentales sur le comportement sexuel de Coprinus micaceus. II. Mém. Acad. Belg. Cl. des Sci. 2. Sér. Vol. 9 p. 117.

Zattler, F. (1924): Vererbungsstudien an Hutpilzen (Basidiomyceten). Zeitschr. f. Bot. Bd. 16 p. 433—499.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1931

Band/Volume: 75_1931

Autor(en)/Author(s): Bauch Robert

Artikel/Article: Geographische Verteilung und funktionelle Differenzierung der Faktoren bei der multipolaren Sexualität von Ustilago longissima. 101-132