Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule zu Braunschweig.)

Genetische Untersuchungen über die Lichtentwicklung der Hutpilze.

I.

Von

Friedrich Bothe.

---

1. Fragestellung.

Daß einige Arten unserer einheimischen Hutpilze leuchten können, ist — zum Teil wenigstens — seit langem bekannt. In allen Fällen, wo diese Lichtentwicklung an Reinkulturen bestätigt oder aufgefunden wurde, handelt es sich um diploide Mycelien, die meistens durch Massenaussaat erhalten wurden und sicherlich ein Gewirr und Gemisch verschiedenster diploider Stämme darstellen. Die Frage, ob auch Einsporkulturen leuchten, wie sich diploide Mycelien verhalten, deren an der Kreuzung beteiligte Haplostämme bekannt sind, wie mithin die genetischen Grundlagen des Leuchtvorganges beschaffen sind, ist meines Wissens bisher nicht angeschnitten worden. Hierzu wollen die im folgenden niedergelegten Versuche einen ersten Beitrag liefern.

Bei der Auswahl der für solche Untersuchungen günstigen Leuchtpilze kam es einerseits darauf an, daß die betreffende Art häufig zu finden ist, um leicht eine Wiederholung zu ermöglichen. Andererseits mußte die Lichtentwicklung auf künstlichen Nährböden einigermaßen regelmäßig sein. Daher kamen die Bodenpilze *Mycena sanguinolenta*, *M. epipterygia*, *M. dilatata* und *M. stylobates* nicht in Betracht, weil das Leuchten hier, wie ich seinerzeit schilderte (3.), zu unberechenbar auftritt. Die cytologischen Verhältnisse des Hallimasch weichen stark von dem „Normalfall“ der Basidiomyceten

ab (KNIEP, 5.), deswegen war auch dieser Pilz wenigstens für den Anfang nicht geeignet. Unter den noch verbleibenden Arten wählte ich *M. galopus* PERS. aus und zog zum Vergleich noch *M. polygramma* BULL. heran.

2. Methodisches.

Die Einsporstämme, die mikroskopisch auf Schnallenlosigkeit geprüft wurden, erhielt ich auf die übliche Weise durch Plattenguß. Die Doppelkulturen wurden auf Malzagarböden (2 Proz. Biomalz, 1,8 Proz. Agar) in Reagenzröhren angelegt, indem jeweils zwei Haplonten in ungefähr 1 cm Entfernung zusammengeimpft wurden. Handelte es sich dabei um verschieden schnell wachsende Mycelien, so wurde der schneller wachsende Stamm einige Tage später geimpft, so daß eine etwa gleich große Ausbildung beider Mycelien gewährleistet war. Sobald die beiden Wuchsfelder sich gegenseitig berührten, begann die Beobachtung auf Lichtentwicklung. Die Kulturen wurden in der Dunkelkammer mit gut ausgeruhten Augen untersucht und in vier Helligkeitsstufen geordnet: Stark, gut, schwach, nicht leuchtend. Auf die gleiche Weise wiederholte ich die Beobachtungen alle 3—5 Tage mindestens 2 Monate hindurch. Nach dieser Zeit alterten im allgemeinen auch die am stärksten leuchtenden Mycelien, d. h. ihre Leuchtkraft ließ erheblich nach oder erlosch gar. Nach Abschluß eines Versuches wurde das Gesamtergebnis der einzelnen Beobachtungen zusammengestellt und in die Tabellen folgendermaßen eingetragen:

1. „—“ = kein Leuchten,
2. „+“ = starkes oder gutes Leuchten länger als 20 Tage andauernd,
3. „ · “ = schwaches Leuchten, nur ein oder wenige Male während der ersten 10 Tage beobachtet,
4. „(+)“ = mehr oder weniger gutes Leuchten, das in der Zeit zwischen dem 10. und 20. Tag nach der Impfung erlosch oder auch länger als 20 Tage dauerte, dann aber äußerst schwach war.

Die Pilze, deren Sporen zur Gewinnung der Haplokulturen verwandt wurden, stammen

1. von *Mycena galopus* I (abgekürzt „*gal.* I“), gesammelt am 22. November 1933 im Lechlumer Holz bei Braunschweig,

2. von *Mycena galopus* II („*gal.* II“), gesammelt am 22. November 1933 im Lechlumer Holz, etwa 50 m von der ersten Fundstelle entfernt,

3. von *Mycena polygramma* („*polygr.*“), gesammelt am 28. September 1933 im Kampstüh bei Braunschweig.

3. Ergebnisse.

Die Kenntnis des sexuellen Verhaltens der Einspormycelien muß selbstverständlich die unerläßliche Voraussetzung aller genetischen Untersuchungen über das Leuchtvermögen sein.

Die diesbezügliche Überprüfung ergab, wie zu erwarten, die völlige Übereinstimmung mit der seit Kniep's (6) Arbeiten für viele Hutpilze nachgewiesenen „Viergeschlechtlichkeit". Bei *M. galopus* und *M. polygramma* sind demnach auch zwei Anlagenpaare vorhanden, durch deren Zusammenwirken die Kopulation ausgelöst wird (vgl. Tab. 1, 2, 3). Sie wurden mit den durch Kniep (6) bzw. Bauch (1) eingeführten Formeln bezeichnet (Tab. 1, 2). Herkunft I erbrachte außerdem noch eine Durchbrechungskopulation (= E × J). Wenn man sie, wie Bauch (1), als eine den Wirrkopulationen homologe Bildung auffaßt, müssen die verschmelzenden Mycelien im B-Faktor verschieden sein (Tab. 1).

Tabelle 1.
Schnallenbildung in den Doppelkulturen von *Mycena galopus* I.

		A_1B_1	A_1B_1	A_1B_1	A_1B_1	A_1B_1	A_2B_1	A_1B_2	A_2B_2	A_2B_2	A_2B_2
		B	D	G	F	E	A	J	H	C	K
A_1B_1	B	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
A_1B_1	D	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
A_1B_1	G	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
A_1B_1	F	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
A_1B_1	E	—	—	—	—	—	—	(+)	+	+	+
A_2B_1	A	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
A_1B_2	J	—	—	—	—	(+)	+	—	—	—	—
A_2B_2	H	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—
A_2B_2	C	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—
A_2B_2	K	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—

Tabelle 2.
Schnallenbildung in den Doppelkulturen von *Mycena galopus* II.

		A_3B_3	A_3B_3	A_3B_3	A_3B_3	A_3B_3	A_4B_3	A_3B_4	A_3B_4	A_3B_4	A_3B_4	A_4B_4	A_4B_4
		h	e	d	b	n	c	i	g	m	a	k	f
A_3B_3	h	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
A_3B_3	e	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
A_3B_3	d	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
A_3B_3	b	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
A_3B_3	n	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
A_4B_3	c	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—
A_3B_4	i	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
A_3B_4	g	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
A_3B_4	m	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
A_3B_4	a	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
A_4B_4	k	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
A_4B_4	f	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—

Tabelle 3.

Schnallenbildung in den Doppelkulturen von *Mycena polygramma*.

	3	2	1	10	9	5	6	8	4	7
3	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
2	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
1	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
10	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
9	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
6	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
8	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
4	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
7	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—

Auch die Kreuzung beider Stämme von *M. galopus* ergab nichts Neues: Jeder Einsporstamm der einen Herkunft wies Schnallenbildung auf mit jedem Haplomycel der anderen. Wenn die kopulationsbedingenden Faktoren der Herkunft I mit A_1 A_2 B_1 B_2 bezeichnet wurden, müssen sie demnach für II A_3 A_4 B_3 B_4 lauten.

Das Leuchtvermögen der Einsporstämme ist nicht einheitlich. Ein Teil der Mycelien, und zwar annähernd ein Drittel (vgl. Tab. 4—6) leuchtete nicht und ließ sich auch durch besonders günstige Lebensbedingungen, wie erhöhte Temperatur von 20—22° oder vermehrten Nahrungsvorrat (4 Proz. Malzzusatz) nicht zur Lichtentwicklung bringen. Wie schon gesagt (S. 370) erstreckte sich die Beobachtung über mindestens 2 Monate und wurde auch an erneut angelegten Kulturen wiederholt. Die restlichen Einsporstämme sind

Tabelle 4.

Lichtentwicklung in den Doppelkulturen von *Mycena galopus* I.
(Die Diplonten sind umrahmt.)

		Einspormycelien: nicht leuchtend				Einspormycelien: leuchtend					
		D	F	A	H	E	B	J	G	C	K
Einspormycelien: nicht leuchtend	D	—	—	—	—	—	·	—	—	+	+
	F	—	—	—	·	—	—	—	—	+	+
	A	—	—	—	—	—	—	·	·	+	+
	H	—	·	—	—	—	—	—	(+)	(+)	·
Einspormycelien: leuchtend	E	—	—	—	—	·	·	—	—	+	+
	B	·	—	—	—	·	·	·	·	+	+
	J	—	—	·	—	—	·	·	·	(+)	(+)
	G	—	—	·	(+)	—	·	·	·	+	+
	C	+	+	+	(+)	+	+	(+)	+	+	+
	K	+	+	+	·	+	+	(+)	+	+	+

Tabelle 5.

Lichtentwicklung in den Doppelkulturen von *Mycena galopus* II.
(Die Diplonten sind umrahmt.)

		Einspormycelien: nicht leuchtend			Einspormycelien: leuchtend								
		a	i	n	c	b	d	e	h	k	f	g	m
Einspormycelien: nicht leuchtend	a	—	—	—	—	—	·	(+)	·	·	(+)	·	·
	i	—	—	—	·	—	—	·	(+)	·	(+)	·	(+)
	n	—	—	—	·	—	—	(+)	(+)	(+)	+	·	·
Einspormycelien: leuchtend	c	—	·	·	·	—	—	·	(+)	—	+	(+)	(+)
	b	—	—	—	—	·	·	·	(+)	(+)	+	—	·
	d	·	—	—	—	·	·	·	—	·	·	(+)	(+)
	e	(+)	·	(+)	·	·	·	(+)	(+)	+	+	+	·
	h	·	(+)	(+)	(+)	(+)	—	(+)	+	+	+	(+)	(+)
	k	·	·	(+)	—	(+)	·	+	+	(+)	(+)	·	+
	f	(+)	(+)	+	+	+	·	+	+	(+)	·	(+)	(+)
	g	·	·	·	(+)	—	(+)	+	(+)	·	(+)	(+)	·
	m	·	(+)	·	(+)	·	(+)	·	(+)	+	(+)	·	(+)

Tabelle 6.

Lichtentwicklung in den Doppelkulturen von *Mycena polygramma*.
(Die Diplonten sind umrahmt.)

		Einspormycelien: nicht leuchtend					Einspormycelien: leuchtend				
		3	2	10	6	5	1	9	4	7	8
Einspormycelien: nicht leuchtend	3	—	—	—	—	—	—	·	+	+	+
	2	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
	10	—	—	—	—	—	—	+	·	(+)	—
	6	—	—	—	—	—	(+)	·	·	(+)	(+)
	5	—	—	—	—	—	(+)	·	—	(+)	·
Einspormycelien: leuchtend	1	—	—	—	(+)	(+)	·	·	+	+	+
	9	·	—	+	·	·	·	·	(+)	·	+
	4	+	+	·	·	—	+	(+)	+	(+)	·
	7	+	+	(+)	(+)	(+)	+	·	(+)	·	(+)
	8	+	+	—	(+)	·	+	+	·	(+)	·

hinsichtlich ihrer Lichtstärke ebenfalls nicht gleich. Man kann unterscheiden zwischen stark leuchtenden, gut leuchtenden und solchen, deren schwaches Licht während der ganzen Beobachtungsdauer nur wenige Male wahrgenommen wurde. Daß zwischen den drei Gruppen keine scharfen Grenzen bestehen und bei der Beurteilung der Helligkeit das subjektive Empfinden mitspricht, ist wohl selbstverständlich.

Ob das Nichtleuchten bzw. die einzelnen Abstufungen erblich festgelegte Eigenschaften sind, läßt sich an den untersuchten Arten nicht entscheiden. Eine zweite Generation müßte gezogen werden; das ist aber hier nicht möglich, da *M. galopus* sowohl wie *M. polygramma* auf künstlichen Nährböden keine Fruchtkörper bilden. Die Tatsache aber, daß die Helligkeitsgrade auch nach Überimpfung und bei Mischkultur erhalten bleiben, läßt vermuten, daß es sich zum mindesten um schwer modifizierbare Eigenschaften handelt. So kann man z. B. durch Auswahl geeigneter Nährunterlagen erreichen, daß die schwächst leuchtenden Stämme erlöschen, während die Lichtentwicklung der übrigen erhalten bleibt, oder man kann — in einem anderen Fall — das Leuchten aller Mycelien mit Ausnahme der am stärksten leuchtenden unterbinden.

Von allen Doppelimpfungen, die den Haplomycelien einer Herkunft die Möglichkeit zur Verschmelzung bieten, sind nur die wenigen, die Schnallen aufweisen, für genetische Betrachtungen zu verwerten. Bei allen übrigen kann die Lichtentwicklung nur durch gegenseitige physiologische Beeinflussung der beiden zusammengeimpften Stämme verändert werden. Obgleich demnach nur verhältnismäßig wenig Doppelkulturen (bei *M. gal.* 30, bei *M. polygr.* 14 Stück) zur Beurteilung herangezogen werden konnten, ließ sich doch einwandfrei folgendes festlegen: Nicht alle schnallentragenden, also diploiden Mycelien einer Herkunft leuchten gut. Ein bestimmter Teil, der kein oder nur ein äußerst schwaches Licht aussendet, fällt aus (vgl. Tab. 7—9). Gerade diese „negativen" Kreuzungen, die völlig unerwartet kamen, wurden mehrfach wiederholt, so daß an der Richtigkeit der Ergebnisse nicht zu zweifeln ist. Auch die 120 Fremdkreuzungen (*gal.* I + *gal.* II), die wegen ihrer Schnallenbildung samt und sonders verwertbar waren, ergaben das gleiche Bild (vgl. Tab. 10).

Tabelle 7.

Lichtentwicklung der Diplonten von *Mycena galopus* I.

	B	D	G	F	E	A	J	H	C	K
B								—	+	+
D								—	+	+
G								(+)	+	+
F								·	+	+
E							—	—	+	+
A							·			
J					—					
H	—	—	(+)	·	—					
C	+	+	+	+	+					
K	+	+	+	+	+					

Tabelle 8.

Lichtentwicklung der Diplonten von *Mycena galopus* II.

	h	e	d	b	n	c	i	g	m	a	k	f
h											+	+
e											+	+
d											·	·
b											(+)	+
n											(+)	+
c								(+)	(+)	—		
i						·						
g						(+)						
m						(+)						
a						—						
k	+	+	·	(+)	(+)							
f	+	+	·	+	+							

Tabelle 9.

Lichtentwicklung der Diplonten von *Mycena polygramma.*

	3	2	1	10	9	5	6	8	4	7
3							—	+	+	+
2							—	+	+	+
1							(+)	+	+	+
10					+	—				
9				+						
5				—						
6	—	—	(+)							
8	+	+	+							
4	+	+	+							
7	+	+	+							

Tabelle 10.

Lichtentwicklung der Kreuzungen *Mycena galopus* I × *Mycena galopus* II.

	B	D	G	F	E	A	J	H	C	K
h	—	—	—	+	(+)	·	(+)	(+)	+	+
e	+	—	+	+	(+)	(+)	+	+	+	+
d	—	—	·	+	+	·	·	+	+	·
b	+	·	+	(+)	(+)	+	·	+	+	·
n	+	·	—	(+)	(+)	(+)	(+)	—	+	·
c	—	—	—	+	+	·	—	+	+	·
i	+	—	(+)	(+)	+	(+)	(+)	—	+	—
g	·	—	(+)	+	+	·	+	(+)	+	+
m	+	—	·	+	+	·	·	·	+	·
a	+	(+)	+	+	+	+	(+)	+	+	+
k	·	·	(+)	(+)	+	·	·	·	+	·
f	+	·	+	+	+	+	(+)	+	+	+

Wenn bisher einem Pilz Leuchtvermögen zugeschrieben wurde, so gilt jetzt diese Feststellung nicht ohne Einschränkung und nur für Massenaussaaten. Es gibt, wie die vorliegenden Untersuchungen

zeigen, auch von Leuchtpilzen gesunde und lebenskräftige Mycelien in Paarkernphase, die kein Licht entwickeln. Dieser Befund läßt sich zugleich auch zur Klärung der „Doppelrassigkeit“ von *Panus stipticus* (Bull.) Fr. heranziehen. Die europäische Form leuchtet nach Molisch's (9) und auch nach eigenen Beobachtungen an Massenaussaaten bestimmt nicht, während das Mycel der nordamerikanischen Form nach Buller's (4) Schilderung die Fähigkeit zur Lichtentwicklung besitzt. Dieser bisher vereinzelt dastehende Fall kann nun nicht mehr als Ausnahme gelten. Auch zwei einheimische *Mycena*-Arten und wahrscheinlich noch mehr Pilze weisen nichtleuchtende „Rassen“ auf, die allerdings in Massenaussaat und auch wohl am natürlichen Standort von den leuchtenden Hyphen, mit denen sie verflochten sind, überdeckt werden und daher nicht zur Geltung kommen können.

4. Auswertung der Ergebnisse.

Die Klärung der Frage, warum die diploiden Mycelien nur zum Teil Licht entwickeln, fällt nicht ganz leicht, zumal da sich schon bei der Auffassung der Einzelergebnisse Schwierigkeiten ergeben, die sich der einwandfreien Deutung in den Weg stellen. Wenn eine Doppelkultur — besonders anfangs — leuchtet, so ist damit noch nicht erwiesen, daß diese Lichtentwicklung wirklich von der Diplophase des Mycels herrührt. Es kann sich auch um ein Leuchten der zusammengeimpften Einsporstämme handeln, solange diese die Verschmelzung noch nicht oder noch nicht gänzlich eingegangen sind. Da dies „haploide Leuchten“ im allgemeinen innerhalb von 20 Tagen nach der Impfung erlischt, wurden nur solche Kulturen voll positiv gewertet, deren Lichtentwicklung diese Zeitspanne überdauerte und sich außerdem durch starke Helligkeit auszeichnete. Diejenigen Kulturen, deren Licht nur bis zu 10 Tagen anhielt und nebenbei kaum die Schwelle der Sichtbarkeit überschritt, wurden ebenso wie diejenigen, die überhaupt keine Lichtentwicklung zeigten, bei der Beurteilung als in der Diplophase nicht leuchtend betrachtet. Es wurde eben angenommen, daß das schwache Licht zu Beginn des Wachstums von noch nicht diploiden Mycelteilen ausgeht. Zweifelhaft aber bleiben die in der Mitte stehenden Fälle, deren mehr oder weniger gutes Leuchten in der Zeit zwischen 10 und 20 Tagen erlosch, oder die auch länger als 20 Tage, dann aber nur äußerst schwach leuchteten. Diese Kreuzungen — in den Tabellen mit „(+)“ bezeichnet — lassen beide Deutungen zu und sind dementsprechend für die genetische Auswertung nur bedingt brauchbar.

Wenn man nur die Ergebnisse der Selbstkreuzungen von Herkunft *gal.* I (Tab. 7) betrachtet, scheint eine Erklärung schnell gefunden. Das Leuchten richtet sich hier nach der Lichtstärke der beiden beteiligten Haplostämme. Zwei nicht leuchtende oder ein nicht leuchtender und ein schwach leuchtender ergeben kein oder schwaches Licht. Ist dagegen ein gut leuchtender Haplont an der Kreuzung beteiligt, so entwickelt auch das Diplomycel starkes Licht. Diese Annahme eines schon in der Haplophase erkennbaren Leuchtfaktors läßt sich jedoch nicht weiter durchführen. Schon die Ergebnisse der Herkunft *gal.* II und *polygr.* lassen sich auf diese Weise nicht restlos deuten, und völlig ungeklärt bleiben dann die Kreuzungen der nicht leuchtenden Haplonten von *gal.* I mit denjenigen von *gal.* II (Tab. 11). Sie dürften alle kein Licht entwickeln; nach den Ergebnissen entspricht dieser Forderung aber nur ein Teil. Auch die Gegenrechnung stimmt nicht: Alle Fremdkreuzungen, die mindestens einen gut leuchtenden Einsporstamm enthalten, müßten Licht entwickeln; auch hier wieder eine große Zahl von Ausfällen (z. B. K+i, B+h, D+h, G+h usw.).

Tabelle 11
Kreuzungen der nicht leuchtenden Einsporstämme von *Mycena galopus* I × *Mycena galopus* II.

	D	F	A	H
a	(+)	+	+	+
i	—	(+)	(+)	—
n	·	(+)	(+)	—

Tabelle 12.
Kreuzungen, die bei Annahme eines rezessiven Hemmungsgens nicht leuchten dürfen.

	A	B	D	E	H	J
a	+	+	(+)	+	+	(+)
c	·	—	—	+	+	—
d	·	—	—	+	+	·
f	+	+	·	+	+	(+)
i	·	+	—	+	—	(+)
k	·	·	·	+	·	·

Die Annahme eines einzigen Faktors, der sich schon in der Haplophase durch verschieden starkes Licht bemerkbar macht, ist also gänzlich ausgeschlossen. Vielmehr muß man aus der Tatsache, daß auch Kreuzungen nicht leuchtender Haplostämme Lichtentwicklung ergeben können, schließen, daß auch ihnen die Fähigkeit zukommt, in der Diplophase Licht hervorzurufen. Wie schon gesagt, läßt sich die ganze Frage nach dem Leuchten der Einsporstämme hier nicht beantworten. Die Entscheidung muß späteren Arbeiten vorbehalten bleiben. Demnach kann im folgenden auch nur über die Lichtentwicklung diploider Mycelien gesprochen werden.

Wenn es nun richtig ist, daß die Möglichkeit zur Lichtentwicklung allen Haplostämmen gemeinsam ist, kann ein Nichtleuchten

in der Diplophase auf folgende Weise zustande kommen. Entweder es sind Hemmungsgene vorhanden, die — dominant oder rezessiv — das Leuchten in der Diplophase verhindern oder abschwächen. Oder aber auslösende Faktoren rufen das Licht erst hervor.

Für die Selbstkreuzungen der drei Herkünfte (*gal.* I, *gal.* II, *polygr.*) lassen sich alle vier Möglichkeiten mit Leichtigkeit anwenden, d. h. das jeweilige Kreuzungsbild (Tab. 7—9) kann erklärt werden, sowohl wenn ein rezessives als auch, wenn ein dominantes Hemmungsgen angenommen wird. Ein dominanter Auslösefaktor verhält sich praktisch wie ein rezessives Hemmunsgen, und Entsprechendes gilt für einen rezzesiven Auslösefaktor.

Das Kreuzungsbild der Herkünfte *gal.* I und *gal.* II (Tab. 7/8) ist geklärt, wenn für H und I (bzw. A) und für d, a, i ein dominanter Hemmungsfaktor angenommen wird. Ein rezessives Hemmungsgen läßt sich errechnen für A, B, D, E, H, J, F, G und für d, k, f, c, a, i. Bei den Selbstkreuzungen kann mithin jede Annahme mit Leichtigkeit durchgeführt werden, die Schwierigkeiten treten aber bei den Fremdkreuzungen auf. Da z. B. H und d den dominanten Hemmungsfaktor besitzen sollen, darf keine der Fremdkreuzungen, die ein H oder d enthalten, Licht entwickeln. Die Versuchsergebnisse aber lauten anders: „Positiv" sind z. B. H+a, H+b, H+c, H+d, E+d, C+d (vgl. Tab. 10). Daß auch die Annahme eines rezessiven Hemmungsgens nicht durchführbar ist, geht aus der Tabelle 11 eindeutig hervor.

Die Annahme, das Leuchten in der Diplophase sei durch einen Faktor bedingt, erwies sich als unhaltbar. Ich versuchte daher durch Einführung von zwei und drei Faktoren der Lösung näher zu kommen. Die umfangreichen Berechnungen, die zu diesem Zwecke durchgeführt wurden, seien hier fortgelassen. Man kann zwei oder drei Gene selbstverständlich in der mannigfachsten Weise kombinieren, kann annehmen, daß sie jedes für sich oder nur vereint wirken. Aber alle diese Deutungsversuche führten nicht zum Ziel, immer blieb ein Teil der Kreuzungen ungeklärt. Auch verschiedene Annahmen mit Genen, welche in multiplen Reihen vorliegen — ähnlich den „Sexual"-Faktoren der Hut- und Brandpilze — verliefen ergebnislos.

Wenn nun im folgenden zwei Lösungsmöglichkeiten aufgezeigt werden, so sei damit nicht bezweckt, sie als die allein in Frage kommenden hinzustellen. Sie sind lediglich als vorläufiger Versuch aufzufassen. Daß sie überhaupt im einzelnen dargelegt wurden, und ebenso, daß auch die negativ verlaufenen Berechnungen erwähnt

wurden, geschah aus dem Grunde, um darauf hinzuweisen, daß die genetischen Grundlagen der Lichtentwicklung anscheinend doch recht verwickelt liegen.

Meine beiden Deutungsversuche gehen von den Erwägungen aus, daß einerseits die Selbstkreuzungen, wie schon gesagt, leicht durch einen Hemmungs- bzw. Auslösefaktor zu erklären sind, daß aber für die Fremdkreuzungen mehr als zwei Faktoren herangezogen werden müssen. Es lassen sich nämlich von *gal.* I sechs und von *gal.* II sieben Gruppen zusammenfassen, die sich gegenüber der entgegengesetzten Herkunft verschieden verhalten; innerhalb einer Gruppe stimmen die Stämme miteinander überein (Tab. 13). Aus dieser Tatsache geht schon hervor, daß eine Erklärung, die sich auf einen oder zwei Faktoren stützt, nicht in Frage kommen kann, denn dann dürften ja bei jeder Herkunft höchstens vier Gruppen auftauchen.

Bei Annahme von vier gleichwertigen Faktoren und zwar z. B. von vier dominanten Auslösegenen geht die Rechnung glatt auf. Die einzelnen Stämme würden danach die in Tabelle 13 eingesetzten Formeln erhalten. Wie aus dieser Tabelle ersichtlich, tritt Leuchten immer dann auf, wenn jeder der vier Faktoren wenigstens einmal durch seine Dominante vertreten ist. Daß von den 14 möglichen Kombinationen bei 10 bzw. 12 Einsporstämmen nicht alle vorhanden sein können, ist weiter nicht auffällig.

Nimmt man nun dieses Schema als Grundlage, dann bleiben allerdings mehrere Selbstkreuzungen ungedeutet. Am einfachsten läßt sich diese Schwierigkeit beheben, wenn man außer den vier Faktoren noch zwei rezessive Gene annimmt, ein hemmendes und ein auslösendes. Diese beiden letzten müßten nun, ähnlich wie die „Sexualfaktoren", in multiplen Allelen auftreten. Wir hätten dann für *gal.* I h_1 und h_2 bzw. f_1 und f_2, für *gal.* II, h_3 und h_4 bzw. f_3 und f_4 einzusetzen. In den Fremdkreuzungen kann infolge dieser Formulierung nie Homozygotie eintreten, d. h. die Wirkung der vier Faktoren kann durch h und f nicht gestört werden. Andererseits würden h und f in den Selbstkreuzungen durch Homozygotie einen entscheidenden Einfluß auf die Lichtentwicklung ausüben. In der Tabelle 13 sind die entsprechenden Formeln in der äußeren Randspalte eingetragen.

Außer dieser Lösungsmöglichkeit, die insgesamt sechs Faktoren benötigt, sei noch auf eine weitere hingewiesen, die mit fünf Genen auskommt:

Daß sich bezüglich der Fremdkreuzungen sechs bzw. sieben Gruppen aufstellen lassen, kann statt durch vier Faktoren auch durch zwei gedeutet werden, die dann allerdings in multiplen Allelen vorliegen

Tabelle 13.

Lichtentwicklung sämtlicher Kreuzungen.
(Ergebnisse nur in + oder — angegeben.)

			f_3h_3	f_3h_3	f_4h_3	f_4h_4	f_3h_3	f_3h_4	f_4h_4	f_3h_3	f_3h_4	f_4h_4	f_4h_3	f_3h_4	f_1h_2	f_1h_1	f_1h_1	f_2h_2	f_1h_1	f_1h_1	f_1h_1	f_2h_1	f_2h_2	f_1h_2
			WXYZ	WxyZ	wxyZ		WxYZ		wxYZ		WXyz			wxyz	wXYz		wXYZ	WXYZ			wxyz	WXYz	WXyz	
			a	b	c	d	e	f	g	h	i	m	n	k	A	G	B	C	E	F	D	H	J	K
f_1h_2 f_1h_1	wXYz	A	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—									—	
		G	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—				+				—		+
f_1h_1	wXYZ	B	+	+	—	—	+	+	—	—	+	+	+	—				+				—		+
f_2h_2	WXYZ	C	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+	+			
f_1h_1		E	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				+				—		+
f_1h_1		F	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				+				—		+
f_1h_1	wxyz	D	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—				+				—		+
f_2h_1	WXYz	H	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—		—	—		—	—	—			
f_2h_2 f_1h_2	WXyz	J	+	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—									
		K	+	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—		+	+		+	+	+			
f_3h_3	WXYZ	a			—																			
f_3h_3	WxyZ	b						+						+										
f_4h_3 f_4h_4	wxyZ	c	—						+		—	+												
		d						—						—										
f_3h_3 f_3h_4	WxYZ	e						+						+										
		f		+		—	+			+			+											
f_4h_4 f_3h_3	wxYZ	g			+																			
		h						+						+										
f_3h_4 f_4h_4 f_4h_3	WXyz	i			—																			
		m			+																			
		n						+						—										
f_3h_4	wxyz	k		+		—	+			+			—											

Tabelle 14.

Lichtentwicklung sämtlicher Kreuzungen.
(Ergebnisse nur in + oder — angegeben.)

				f_4h_3	f_4h_4	f_3h_3		f_4h_4	f_4h_3	f_3h_4	f_4h_4	f_4h_3	f_3h_4	f_3h_4	f_4h_3	h_2f_1	h_1f_1	h_1f_1	h_2f_1	h_1f_1	h_1f_1	h_1f_1	h_1f_2	h_1f_2	h_2f_1
				R	R	r	r	R	R	R	R	r	r	r	R	R	R	R	R	R	R	r	R	r	
				H_4V_4	H_3V_3	H_3V_1		H_3V_4		H_4V_1		H_1V_3			H_1V_1	H_1V_1		H_2V_1	H_2V_2			H_3V_1	H_1V_2	H_1V_3	
				a	b	c	d	e	f	g	h	i	m	n	k	A	G	B	C	E	F	D	H	J	K
h_2f_1	R	H_1V_1	A	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—									—	
h_1f_1	R		G	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—				+				—		+
h_1f_1	R	H_2V_1	B	+	+	—	—	+	+	—	—	+	+	+	—				+				—		+
h_2f_1	R	H_2V_2	C	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+	+			
h_1f_1	R		E	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				+				—		+
h_1f_1	R		F	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				+				—		+
h_1f_1	r	H_3V_1	D	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—				+				—		+
h_1f_2	R	H_1V_2	H	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—		—	—		—	—	—			
h_1f_2	r	H_1V_3	J	+	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—									
h_2f_1	r		K	+	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—		+	+		+	+	+			
h_3f_4	R	H_4V_4	a			—																			
h_4f_4	R	H_3V_3	b						+						+										
h_3f_3	r	H_3V_1	c	—						+		—	+												
	r		d						—						—										
h_4f_4	R	H_3V_4	e						+						+										
h_3f_4	R		f		+		—	+			+			+											
h_4f_3	R	H_4V_1	g			+																			
h_4f_4	R		h						+						+										
h_3f_4	r	H_1V_3	i			—																			
h_4f_3	r		m			+																			
h_4f_3	r		n						+						—										
h_3f_4	R	H_1V_1	k		+		—	+			+			—											

müßten. Homozygotie gleicher Allele würde dann das Leuchten verhindern. Man kommt so zu einem Ergebnis (Tab. 14), daß alle Fremdkreuzungen bis auf 2 Gruppen (D+imn und JK+cd) erklärt, und dessen zwei Faktoren (H und V) je vier Allele aufweisen. Von ihnen entfallen auf *gal.* I: H_1, H_2, H_3, $V_{,1}$, V_2, V_3 und auf *gal.* II: H_1, H_3, H_4, V_1, V_3, V_4. Um die Selbstkreuzungen zu deuten, muß man auch hier wieder die Gene h und f einführen, und schließlich wird das Leuchten von D+imn und IK+cd durch einen einfachen rezessiven Faktor (r) verhindert.

Die Tatsache, daß aus einem Fruchtkörper drei Allele herausspalten, nicht nur zwei, läßt sich begreiflich machen, wenn man entweder die KNIEP'schen (7, 8) Versuche heranzieht, die ein Mutieren der Sexualfaktoren während der Diplophase erweisen. Oder man muß zu der Hilfsannahme greifen, über die auch KNIEP verschiedentlich gesprochen hat, daß ein Pilzfruchtkörper nicht genetisch einheitlich zusammengesetzt zu sein braucht, sondern chimärenartig aus mehreren genetisch abweichenden Hyphen aufgebaut sein kann. Für die Rostpustel hat PIESCHEL (10) kürzlich solche chimärenartige Zusammensetzung nachgewiesen:

Wir hätten also bei dieser zweiten Lösungsmöglichkeit drei Arten von Faktoren vor uns:

1. Ein rezessiv wirkendes Hemmungsgen,

2. Zwei rezessiv wirkende Hemmungs- bzw. Auslösegene, die ähnlich wie die „Sexualfaktoren" in multiplen Reihen vorkommen, so daß in zwei Fruchtkörpern selten oder nie die gleichen Allele anzutreffen sind,

3. Zwei rezessiv wirkende Hemmungsgene, die ebenfalls multiple Allelie zeigen, nur daß in diesem Fall die Zahl der Allele beschränkt ist, wie es etwa bei den „Sexualfaktoren" von *Ustilago longissima* (SOW.) TUL. (BAUCH 1, 2) bekannt ist.

Zum Schluß möchte ich nochmals betonen, daß die Versuchsergebnisse zwar auf die angegebene Art erklärt werden können. Ob aber diese vorläufigen Deutungen sich bei der weiteren Durcharbeitung der Frage werden aufrecht erhalten lassen, läßt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht sagen. Die Entscheidung hierüber sei späteren Arbeiten vorbehalten.

Literaturverzeichnis.

1) Bauch, R. (1930): Über multipolare Sexualität bei Ustilago longissima. Arch. f. Protistenk. Bd. 70 p. 417.
2) — (1931): Geographische Verteilung und funktionelle Differenzierung der Faktoren bei der multipolaren Sexualität von Ustilago longissima. Ibid. Bd. 75 p. 101.
3) Bothe, Friedrich (1931): Über das Leuchten verwesender Blätter und seine Erreger. Planta Bd. 14 p. 752.
4) Buller, A. H. R. (1924): Researches on fungi III. London.
5) Kniep, H. (1911): Über das Auftreten von Basidien im einkernigen Mycel von Armillaria mellea Fl. Dan. Zeitschr. f. Bot. Bd. 3 p. 529.
6) — (1922): Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung (Untersuchungen an Basidiomyceten). Verh. phys.-med. Gesellsch. Würzburg Bd. 47 p. 1.
7) — (1923): Über erbliche Veränderung von Geschlechtsfaktoren bei Pilzen. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-Lehre Bd. 31 p. 170.
8) — (1930): Über Selectionswirkungen in fortlaufenden Massenaussaaten von Schizophyllum. Zeitschr. f. Bot. Bd. 23 p. 510.
9) Molisch, H. (1912): Leuchtende Pflanzen. Jena.
10) Pieschel, E. (1934): Über eine weißsporige Uredoform eines Rostpilzes und über die Entstehung zusammengesetzter Uredopusteln. Phytopath. Zeitschr. Bd. 7 p. 393.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1935

Band/Volume: 85_1935

Autor(en)/Author(s): Bothe Friedrich

Artikel/Article: Genetische Untersuchungen über die Lichtentwicklung der Hutpilze. 369-383