

Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens* Kuntze. II¹).

Von H. Burgeff.

(Mit 13 Abbildungen im Text.)

I. Die Keimung der Zygosporen.

Bedingung für eine Analyse der Erblichkeit bei *Phycomyces* war die Möglichkeit, die Keimung der Zygosporen sicher und regelmäßig hervorzurufen, was nach Blakeslee's Erfahrungen nicht ganz leicht erschien. Merkwürdigerweise stellte sich heraus, daß bei den von mir verwandten Mycelien keine Schwierigkeiten bestanden. Nach einer Ruheperiode von etwa 5—6 Monaten trat eine ziemlich —, manchmal ganz regelmäßige Keimung ein. Über 12 Monate alte Zygosporen pflegen weniger regelmäßig zu keimen.

Die Zygosporen wurden durch Aufimpfen je eines + und — Keimmycels auf den schief erstarrten Agar einer Kulturröhre erhalten. Die Impfung wurde so vorgenommen, daß der entstehende Zygosporenstrich der Länge nach über die Agaroberfläche lief. Auf Bierwürzagar ließ sich so eine sehr große Zygosporenmenge erhalten; auf Pferdemistagar war es zweckmäßiger, eine Mischung von + und — Sporen in sterilem Wasser gleichmäßig auszusäen, wobei dann die Zygosporen in regelmäßiger Schicht den Agar bedeckten. In allen Fällen wurden die Kulturen durch doppelten Wattepropf verschlossen und dunkel gehalten, um eine Ausbildung von Sporangiosporen nach Möglichkeit einzuschränken. Nach einer Ruhe von 6—12 Monaten fand jeweils die Auslage statt; d. h. einzelne Zygosporen wurden unter dem Präpariermikroskop in sterilem Wasser ihrer Tragäste beraubt und auf einen Leitungswasseragar ausgelegt. Trat trotzdem eine Mycelentwicklung aus den den Zygoten anhängenden Mycelresten ein, die selbst auf Leitungswasseragar zu einer Sporangienbildung führt, so ließen sich die von solchen Mycelresten freien Zygoten leicht absondern und auf frischen Agar übertragen.

1) Der vorliegende Teil der Arbeit ist ein fortlaufender Bericht über die Untersuchungen genannter Art. Es liegt in der Natur der Sache und des Materials, daß nicht alle Teile gleichmäßig bearbeitet sein können, und einzelne den Charakter vorläufiger Mitteilungen tragen.

Die Keimung erfolgt bei ausgereiften und bis zur Auslage dunkel gehaltenen Zygosporen am Licht nach etwa 14 Tagen. Nicht ganz ausgereifte brauchen 4—5 Wochen. Die Regelmäßigkeit der Keimung variiert nach dem Alter der Zygosporen und beträgt im günstigsten Falle, d. h. in der günstigsten Periode 90—100 %. Die wenigen nichtkeimenden Exemplare können durch den Druck der Präpariernadeln bei der Abnahme der Tragäste beschädigt worden sein.

Von 36 der gleichen Herkunft, die am 6. Sept. 1912 ausgelegt waren, keimen am

| | | |
|-----------|----|-------------|
| 18. Sept. | 2 | Zygosporen |
| 19. „ | 9 | „ |
| 20. „ | 15 | „ |
| 21. „ | 8 | „ |
| 22. „ | 1 | „ |
| Zusammen | | |
| | 35 | Zygosporen. |

Von 23 Zygosporen aus der Kreuzung *pil. VII + × nitens St.* — aus einer Pferdemistagarkultur vom 7. März 1912 keimen, ausgelegt am 9. Sept. 1912, am

| | | |
|-----------|----|-------------|
| 18. Sept. | 1 | Zygospore |
| 20. „ | 6 | Zygosporen |
| 21. „ | 5 | „ |
| 22. „ | 8 | „ |
| 23. „ | 3 | „ |
| Zusammen | | |
| | 23 | Zygosporen. |

Das Verhalten der beiden Serien ist insofern merkwürdig, als die zweite trotz 3 Tage späterer Auslage die erste in der Geschwindigkeit der Keimung fast eingeholt hat. Die Begründung liegt darin, daß die Mistagarröhre, die die Zygosporen enthielt, bei deren Entnahme am 6. Sept. belichtet wurde, was den Entwicklungsbeginn auslöste. Bei der wieder dunkel gehaltenen Röhre traten später eine große Zahl, allerdings verzögerter Keimungen ein.

Auslösender Faktor für die Keimung der Zygosporen ist also das Licht.

Deutlicher geht die Lichtwirkung aus folgendem Versuch hervor:

Von 60 Zygosporen werden am 23. Sept. nach der Auslage je 30 hell und 30 dunkel gehalten. Es keimen vom 3.—9. Okt.

am Licht 24,
im Dunkeln 10 Zygosporen.

Daß die Keimung bei einem Teil der Zygosporen auch im Dunkeln erfolgt ist, hängt wohl mit der bei der Auslage erfolgten Belichtung zusammen; die Auslage, d. h. die Übertragung auf einen frischen Agar resp. auf Leitungswasser scheint bedeutungslos, da die Zygosporen jeder ins Licht gebrachten Röhre auch ohne Übertragung auf demselben Substrat, auf dem sie entstanden, keimen.

Außer dem Licht beeinflußt noch das umgebende Medium die Keimung. Am 23. Sept. werden Zygosporen obengenannter Kreuzung einzeln in Röhren gebracht, die teils Leitungswasseragar, teils Bierwürzagar enthalten, und unter das Substrat geschoben. Bei 22 Stück bleibt eine Infektion des Substrats durch anhängende Mycelreste oder Sporangiosporen aus. Bis zum 9. Sept. erfolgt im Licht keine Keimung. Die Hälfte der Zygosporen wird jetzt herausgenommen und an die Oberfläche des Substrats (teils auf Bierwürz-, teils auf Leitungswasseragar) gebracht. Die erste Keimung tritt am 10. Okt. ein; die anderen bis auf eine bis zum 2. Dez. Die noch unter dem Agar befindlichen Zygosporen zeigen keine Veränderung, mit Ausnahme zweier, die durch eine an der Einstichstelle in den Agar entstandene Austrocknungsspalte an die Luft kamen und keimten.

Die Keimung erfolgt also nur an der Luft und nicht unter dem Agar, selbst wenn dieser als Bierwürzagar die Keimung der Sporangiosporen auslösen würde. Es liegt nahe, den erschwerten Gasaustausch unter dem Substrat für das Ausbleiben der Keimung verantwortlich zu machen, doch kann auch die verhinderte Transpiration von Bedeutung sein.

Da die Mycelkeimung unter dem Substrat nicht erfolgt, muß man sie, wenn man sie benötigt, gewaltsam durch Abschneiden des an der Luft erzeugten Trägers und Unter-das-Substrat-bringender Zygospore erzwingen, eine Methode, die auch Blakeslee anwandte. Will man eine Verletzung vermeiden, so kann man durch die Verhinderung des mit der Zygospore unter ein Stück vom Nährboden gelegten Keimträgers an die Luft kommen (etwa durch Auflegen eines Deckglases), Mycelregeneration aus der Zygospore oder ihrem Träger manchmal hervorrufen.

Die normale Keimung an der Oberfläche des Substrats wird äußerlich sichtbar durch das Auswachsen des Sporangienträgers an einer nicht durch die Orientierung der Zygospore bestimmten Stelle der Zygosporenwand. Er kann sogar auf der dem Substrat zugewandten Seite der Zygospore entstehen; richtet sich aber sofort mit einem Bogen auf, entsprechend seinem negativen Hydro- und positiven Heliotropismus.

Die Keimung der Zygosporen unterliegt einer ausgesprochenen Periodizität, der gleichen, die wir auch bei gewöhnlicher Trägerbildung feststellten (cf. I. Teil, pag. 261). Früh morgens erscheint bei zahlreichen Zygosporen der Keimträger, der sein Spitzenwachstum zwischen Nachmittag und Abend bei einer Länge von 8—12 mm einstellt, worauf die Entstehung des Keimsporangiums ihren Anfang nimmt. Während der Nacht werden die Sporen des Sporangiums reif, dieses verfärbt sich, und die bis zu 2 Tagen anhaltende Streckung des Sporangienhalses tritt ein. Gleichzeitig wird die vorher feste Membran des Sporangiums leicht zerfließlich.

Für die richtige Beurteilung dieses Vorgangs und der kommenden Schilderung des Verhaltens der Merkmale bei der Vererbung seien im folgenden die wesentlichen cytologischen Vorgänge geschildert.

II. Die Cytologie des Phycomyces.

[Vorläufige Mitteilung¹⁾].

Die vegetativen Kerne des Phycomyces sind sehr klein (1,4—1,6 μ Durchmesser). Sie entbehren anscheinend der Membran und bestehen aus Häufchen von Chromatinkörnern, die vielleicht mit den Chromosomen identisch sind. Die Kerne sind außerhalb der Sporangiosporen andauernd in Teilung begriffen. Bei der Teilung zerfällt der Chromatinhaufen einfach in zwei kleinere mit kleineren Körnern. Eine Teilung dieser Körner selbst kann wegen der Kleinheit der Objekte nicht beobachtet werden.

Die Kerne befinden sich während des Wachstums des Mycels im Plasma in andauernder Zirkulation.

Während der Sporenbildung zerfällt das den Raum zwischen Columella und Sporangiumwand anfüllende Plasma durch das Auftreten großer Vakuolen in ein maschiges Gewebe von Plasmasträngen, aus denen durch Zerfall die Sporen hervorgehen. Die Kerne hören vor dem Zerfall mit den Teilungen auf und werden zufällig auf die Sporen verteilt. Ihre Zahl schwankt zwischen 6 und 9 pro Spore, doch kommen häufig einzelne Sporen mit höheren Zahlen (bis 12) und geringere Zahlen (bis 5) vor.

Bei der Kopulation zwischen einer Hyphe des + und des — Mycels sammeln sich die Kerne in den aneinander stoßenden Teilen

1) Betreffend Fixierung und Färbung sei folgendes bemerkt: Als Fixiermittel diente Juel'sches Gemisch mit einem etwa 4%igen Agarzusatz in heißem Zustande; gefärbt wurde ausschließlich mit Haemalaun.

des Kopulationsschlauchs an. Die durch die innerhalb der ersten 24 Stunden eintretende Querwandbildung abgeschnittenen Gametangien enthalten neben einer ziemlich großen Vakuole einen dichten Plasmeschlauch nebst sehr zahlreichen Kernen. Rasch auf die Abtrennung der Gametangien erfolgt die Resorption der Zwischenmembran; die beiden Protoplasten behalten zunächst einige Zeit ihre Lage bei, um sich dann nach und nach auszudehnen, bis sie den ganzen jetzt abgerundeten Raum einnehmen, der in den zweiten 24 Stunden zur Kugel heranwächst. Infolge einer außerordentlich raschen Plasmaströmung in den Tragästen, die auf die junge Zygospore zu gerichtet ist, gewinnt es den Anschein, als strömte die ganze Masse durch die trennenden Wände in die Zygospore hinein. Tatsächlich scheint es sich aber nur um Teile der Gesamtmasse zu handeln. Die an die Zygospore angrenzenden Wände der Tragäste sind an fixierten Präparaten auf beiden Seiten von vollständig kornlosem Plasma umlagert, dessen Körnung sowohl nach dem Innern der Zygospore wie nach dem des Tragastes zunimmt. Ein großer Teil der zuströmenden Massen dürfte auch für die innerhalb dieser Periode beginnende Ausbildung der den Tragästen aufsitzenden verzweigten Dornen verbraucht werden. Eigenartige, stark färbbare, knollenförmige Gebilde in den Tragästen einzelner reifer Zygosporen stellen vielleicht unverbrauchte Reste der zuströmenden Materialien dar.

Die Kerne sind in dieser zweiten Periode über den ganzen Zygosporenraum gleichmäßig verteilt. Sie sind schwer differenzierbar, wohl wegen der zum Teil färbaren Reservesubstanzen in der Zygospore und liegen in unregelmäßigen Gruppen beisammen. Von einer Verschmelzung ist nichts zu bemerken.

In den dritten 24 Stunden vergrößert sich die Zygospore weiter; die Wand wird dicker; die Kerne sind etwas von den Wänden der Tragäste abgerückt.

Am 4. Tage ist die normale Größe erreicht, die Dornen sind fertig; es beginnt eine wichtige Veränderung des Zygosporeninhalts. Allenthalben treten kleine, Öl enthaltende Vakuolen auf; daneben in Gruppen zusammenliegende stark färbare körnige Massen, die wohl eiweißähnliche Reservesubstanzen darstellen; zwischen diesen keine Kerne.

Am 5. Tage vergrößern sich die Öl vakuolen und nehmen an Zahl ab. Die Kerne erscheinen lockerer, die einzelnen Chromatinkörper deutlicher.

Am 6. und 7. Tage fließen die Ölvakuen zu wenigen großen Kugeln zusammen. Die Kerne sind alle in der Peripherie der Zygospore gelagert. Das Plasma ist sehr feinkörnig geworden.

2—4 Monate nach der Entstehung, im Ruhestadium, ist eine zentrale Ölkugel vorhanden. Die Kerne liegen in der äußersten Schicht der die Ölkugel umgebenden kornlosen, schwach färbaren Plasmahohlkugel. Sie sind immer noch homogen ohne Membran, aber von einem feinen hellen Hof umgeben, der vielleicht auf die Fixierung zurückzuführen ist.

Die Keimung: 5 Monate alte Zygosporen sind teilweise bereits keimfähig. 2—3 mal 24 Stunden nach der Auslage auf Leitungswasseragar sind die ersten Veränderungen sichtbar. Die Kerne aller Zygosporen der Kreuzung *pil. V II + × nit. St.* liegen immer noch auf der Peripherie der Plasmakugel, sind aber alle zu Paaren geordnet. Eine wechselnde Anzahl von ihnen scheint zu verschmelzen, andere sich ohne Verschmelzung wieder zu trennen; in etwas älteren Stadien liegen die Kerne nicht mehr konjugiert, doch unterscheidet man deutlich große und kleine nebeneinander.

Bei Zygosporen von 53 *pil. + × pil. —*, die mit über 90 % Regelmäßigkeit keimen, zeigt sich dieses Stadium bereits einen Tag nach der Auslage. Die Annahme liegt nahe, daß das konjugierte Stadium schon vor der Auslage absolviert werden kann und absolviert worden ist¹⁾.

Bei einer genauen Betrachtung mit Zeiss Apochromat, Hom. Imm. 1,5 mm; 1,3 Num. Ap. scheinen die Kerne eine feine Membran zu besitzen und einzelne unregelmäßig große Chromatinkörper zu enthalten; große und kleine Kerne liegen nebeneinander.

3 mal 24 Stunden nach der Auslage zeigen die Zygosporen von 53 *pil. + × pil. —* unveränderte Kerne; die Protoplasmakugel färbt sich stärker.

4 mal 24 Stunden: Die Plasmahohlkugel wird von außen nach innen vakuolisiert. Die Kerne sind unverändert.

5 mal 24 Stunden: Die äußeren vakuolisierten und hyalinen Partien der ursprünglichen Plasmakugel beginnen sich von den inneren stark zu unterscheiden, die eine körnige Struktur annehmen; hyaline Plasmabrücken verlaufen in der Übergangszone und charakterisieren die gekörnelten Massen als Reservematerial. Die Kerne sind größer, schlechter differenzierbar.

1) Bei kürzlich untersuchtem Material von 105 *p + × n —* (cf. pag. 404) trat die Keimung erst 3—4 Wochen nach der Auslage ein. Alle Zygosporen zeigen bei der Auslage gepaarte Kerne.

7 mal 24 Stunden: Die Trennung in Plasma und Reservestoffe wird deutlicher, die hyaline Plasmaschicht greift unter stärkerer Vakuolenbildung weiter nach innen vor. Die wieder etwas gewachsenen Kerne zeigen deutliche Membran und bei guter Färbbarkeit durchscheinende Stellen, die die Anwesenheit getrennter Körner im Innern vermuten lassen. Der Unterschied in der Größe ist noch deutlich sichtbar. Sie rücken allmählich in das Innere der Zygospore vor.

8 mal 24 Stunden: Hyalines Plasma mit großen (Öl enthaltenden?) Vakuolen erfüllt den größeren Teil der Zygospore. Der zentrale Ölraum ist verkleinert. Die vorher eine Hohlkugel bildenden, körnigen, stark färbbaren Massen sind auseinandergerissen und liegen als einzelne Klumpen in der Nachbarschaft des Ölraums. Die Kerne sind allenthalben in den Plasmamaschen verteilt, wieder etwas größer, in der Größe einander genähert und von eckigem Äußeren.

11—12 mal 24 Stunden: Keimung: Hyalines Plasma, dahinter die körnigen Massen rücken in den hervorgebrochenen Träger aus; die Zygospore zeigt immer noch einen schwachen Wandbelag vakuolisierten Plasmas. Die Kerne sind sehr groß; im Keimschlauch abgerundet mit Nucleolus und Chromatinkörnern. Sie haben 6—7 μ Durchmesser, Unterschiede in der Größe sind nicht mehr erkennbar.

13—14 mal 24 Stunden: Entwicklung des Keimsporangiums. Der in der Nacht entstehende, gegen Morgen sichtbare Träger beginnt mittags mit der Anlage des Keimsporangiums. Das Spitzenwachstum hört auf und die Spitze verdickt sich zur Kugel. In diesem Augenblick tritt ein Teil der großen Kerne in der jüngsten Anlage des Sporangiums und im oberen Teil des Trägers in Mitose ein.

Der genaue Ablauf der Mitose ist sehr schwer zu ermitteln. Deutlich sind eigentlich nur Stadien der Prophase, bei denen der Nucleolus verschwunden ist. Das Chromatin tritt zu einfachen, sehr kleinen Chromosomen zusammen, die in der Kernmembran eingeschlossen sind. Ihre Zahl lässt sich mit annähernder Genauigkeit durch Zählung und Schätzung als 24 bestimmen. Sie scheinen zu je 12 innerhalb der Membran nach den Polen auseinanderzugehen und sich dort nach Lösung der Membran mit einer neuen zu umgeben. Ein der Äquatorialplatte entsprechendes Stadium gelangt nicht zur Beobachtung. Die haploiden Kerne zerfallen anscheinend in einer zweiten homeotypischen Teilung in die bekannten, mit distinkten Chromatinkörpern versehenen membranlosen Kerne, die sich nun fortwährend weiter teilen.

Das Keimsporangium wächst inzwischen heran. Gegen abend, vor Eintritt des Zerfalls des Protoplasmas zu Sporen, enthält es kleine membranlose, aus der Reduktion der großen entstandene und in lebhafter Teilung begriffene Kerne, neben großen unveränderten Membrankernen.

Der Zerfall des Plasmas zu Sporen erfolgt in der Nacht. Durch das Auftreten von Vakuolen bekommt die Plasmamasse eine maschige Struktur. In die einzelnen Maschenstücke lagert sich je ein Kern, worauf die Verbindungen unterbrochen werden. Wenig zahlreiche, große mit Nucleolus versehene Membrankerne und kleine, jetzt ebenfalls mit einer Membran umgebene nucleoluslose zerfallen im Augenblick der Trennung der einzelnen Sporen oder etwas später durch zwei aufeinander folgende Teilungen in vier (seltener bloß zwei) Kerne, deren Provenienz aus kleinen oder großen Kernen nicht mehr zu erkennen ist.

Während die Sporen nun die ihnen charakteristische Gestalt annehmen und feste Membran bekommen, verfärbt sich das Keimsporangium von gelb nach schwarz. Es setzt dann wie beim vegetativen Sporangium die interkalare Streckung des Sporangienhalses ein, die nach 2—3 Tagen zum Stillstand kommt. Die Sporangienwand ist unterdessen leicht zerfließlich geworden.

Die Spore des Keimsporangiums, die ich im folgenden mit Urspore bezeichnen will, keimt normal, das aus ihr entstehende Mycel erzeugt Sporangien. Alle Mycelien, auch die „neutralen“, enthalten ausschließlich membranlose, sich außerhalb der Sporen fortwährend teilende Kerne. Bei der vegetativen Sporenbildung zerfällt der Inhalt des Sporangiums in ähnlicher Weise wie beim Keimsporangium in Plasmabortionen. Die gleichmäßig in der ganzen Plasmamasse verteilten Kerne gelangen zu je 6—11 Stück in eine Spore. Teilungen finden während dieser Periode nicht mehr statt.

Das Schicksal der Kerne, das uns im Interesse der später vorzunehmenden Analyse der Erblichkeit interessiert, ist also kurz zusammengefaßt folgendes:

Die aus den Gametangien¹⁾ in die Zygospore gelangten + und

1) Die durch die Wand abgeschnittenen Teile der kopulierenden Myceläste bezeichnet man gewöhnlich als Gameten. Ich habe diesen Ausdruck hier vermieden, weil er bei der anschließenden Betrachtung über die Erblichkeit für den ganzen Phycomyces einerseits für die kopulierenden Kerne samt ihrem Plasma andererseits verwandt wird.

— Kerne bleiben bis zur Keimung der Zygospore unverändert. Beginnt diese, so legen sie sich alle zu Paaren nebeneinander. Ein Teil verschmilzt, ein anderer geht ohne Verschmelzung auseinander. Alle umgeben sich mit Membran, wachsen stark heran und erhalten einen Nucleolus. Die Membrankerne werden teilweise im jungen Keimsporangium reduziert und verlieren dabei ihren Nucleolus. Die den vegetativen gleichen Tochterkerne vermehren sich stark. Die noch zusammenhängenden jungen Sporen enthalten je einen reduzierten nucleoluslosen oder einen großen nucleolusführenden Kern. Beide Arten zerfallen im Augenblick der Trennung der Sporen in zwei und dann in vier membranlose nucleoluslose Kerne. Eine Reduktion lässt sich bei dem Zerfall der großen Kerne in der Spore nicht beobachten. Allerdings sind die Prophasenbilder hier ziemlich undeutlich.

Für die Deutung dieser komplizierten Verhältnisse kommen zwei Möglichkeiten in Betracht: Eine liegt nahe:

Alle Membrankerne mit Nucleolus sind diploid. Die im Keimsporangium reduzierten ergeben sexuell aktive, die in den Sporen reduzierten sexuell neutrale (heterokaryotische) Mycelien.

Stimmt dies, so müssen die nicht kopulierten Kerne zugrunde gegangen sein, da die Zygospore in den letzten Tagen vor dem Erscheinen des Keimträgers nur Membrankerne mit Nucleolus enthält.

Die leichte Deutung der neutralen Mycelien hat mich diese Deutung nur sehr ungern aufgeben lassen, doch widersprechen ihr verschiedene Punkte:

Einmal ist eine Resorption von Kernen in der Zygospore nach der Ruheperiode nicht nachweisbar. Die kleinen nicht kopulierten Kerne scheinen vielmehr neben den großen kopulierten zu Membrankernen heranzuwachsen.

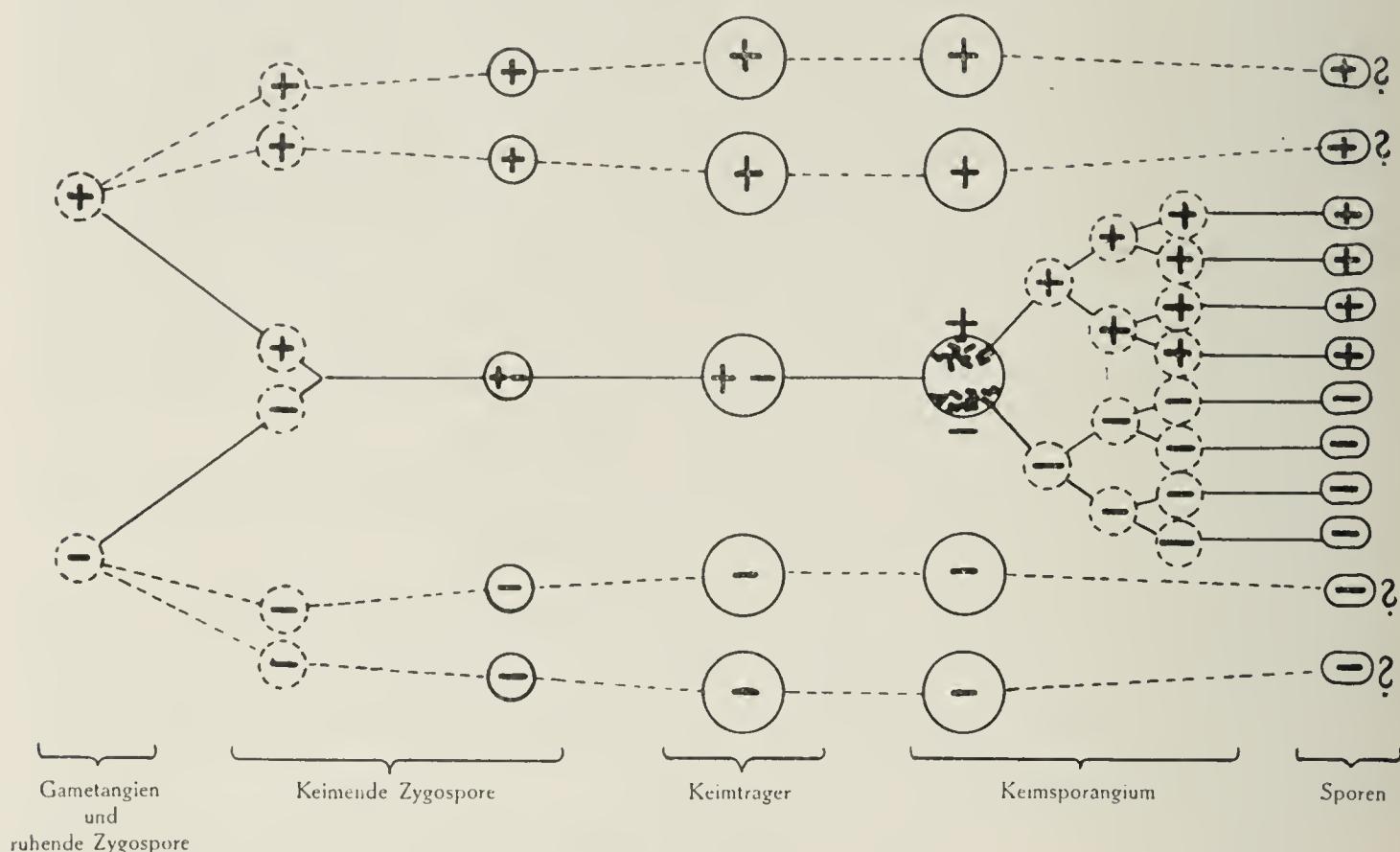
Ferner wird die Entstehung der neutralen Mycelien nach mehrmaligem Durchgang der Kerne durch die Zygospore zu einer verhältnismäßig seltenen Erscheinung und damit als Ausnahme charakterisiert, die durch das gelegentliche Auftreten zweikerniger, bisweilen biskuitförmig gestalteter Sporen im Keimsporangium ihre zureichende Erklärung findet.

Es bleibt eine zweite Möglichkeit bestehen:

Die Membrankerne der keimenden Zygospore sind teils diploid, teils haploid. Haploide, nicht kopulierte Membrankerne wachsen neben den diploiden kopulierten zu Membrankernen

heran und zerfallen ohne Reduktion erst in den Sporen, während die diploiden nach der Reduktion im Keimsporangium zahlreiche Teilungen durchmachen und erst dann zu Sporen werden (vgl. Schema).

Schema zum wahrscheinlichen Verhalten der Kerne in der Zygospore.



Wir müssen daher auf jeden Fall mit der Möglichkeit rechnen, im Keimsporangium wenigstens eine kleine Zahl apogam entstandener Sporen vorzufinden, wenn sie auch in vielen Fällen nicht keimen werden, wofür Belege vorhanden sind.

Es braucht kaum betont zu werden, daß die geschilderten cytologischen Feststellungen noch nicht den Gesamtkomplex von Vorgängen in allem richtig umfassen und von mir selbst vielleicht einmal beträchtlich modifiziert werden müssen. Schuld daran ist einmal das außerordentlich unregelmäßige Verhalten des Materials, zum anderen die Kleinheit der nahe an der Grenze der Auflösungsfähigkeit des Mikroskops liegenden Objekte.

Das Material kann vielleicht durch wiederholte Kultur durch die Zygospore zu einheitlichem Verhalten gezwungen werden. Die Beobachtung läßt sich vielleicht einmal auf photographischem Wege verbessern.

Jedenfalls wissen wir soviel, daß in den Zygosporen eine Kopulation der Kerne mit darauf folgender Reduktion stattfindet. Ob nebenbei apogame Kerne durch die Zygospore hindurchwandern, wird sich vielleicht bei den Ergebnissen der Vererbungsversuche zeigen müssen.

Kreuzt das Vererbungsexperiment bei höheren Organismen die diploiden Phasen und überläßt den von ihnen gebildeten Gameten die Möglichkeit zufälliger Kombination, um aus dem Unterschied neuer diploider Phasen auf die stattgefundene Gametenspaltung zu schließen, so kombinieren wir hier die Gameten selbst zu diploiden Phasen und beobachten direkt die Aufspaltung in neue Gameten.

III. Die Kreuzung der Variante mit der Stammform.

Die relative Reinheit der selektionierten Varietas piloboloides ließ es natürlich als die wichtigste Aufgabe erscheinen, den Versuch der Kreuzung mit der Stammform vorzunehmen. Freilich konnte man dabei in erster Generation kein entscheidendes Resultat erwarten, da man mit dem Vorhandensein von nitens-+ Kernen im piloboloides-Mycel rechnen mußte und nur bei einem Teil der Kerne jeder Zygospore die Kreuzung piloboloides + \times nitens — (im übrigen nitens+ \times nitens—) erhalten konnte.

Im März 1912 wurde die erste Kreuzung von piloboloides VII+ mit nitens St. — durch Aussaat von Sporen beider Formen auf Pferdemistagar in Röhren vorgenommen. Regelmäßige Keimung erhielt ich nach 6 Monaten, im September und Oktober.

A. Die Form der Keimsporangien.

Es keimen von Serie:

| Serie: | ausgelegt: | keimen: | mit nitens-: | mit piloboloides-Keimsporangium: |
|--------|---------------|---------|--------------|----------------------------------|
| I | 6. IX. 12 | 35 | 29 | 6 |
| II | 9. IX. 12 | 23 | 20 | 3 |
| III | 9. IX. 12 | 47 | 33 | 14 |
| IV | 15. X. 12 | 42 | 35 | 7 |
| I—IV | 6. IX.—15. X. | 147 | 117 | 30 |

Die Regelmäßigkeit der Keimung der Zygosporen beträgt, wie schon früher bemerkt, zuweilen kaum weniger als 100%.

Die Keimsporangien fallen verschieden aus. 30 von 147 zeigen Charaktere des *piloboloides* (Fig. 1, *a*—*h*). Eine Anzahl

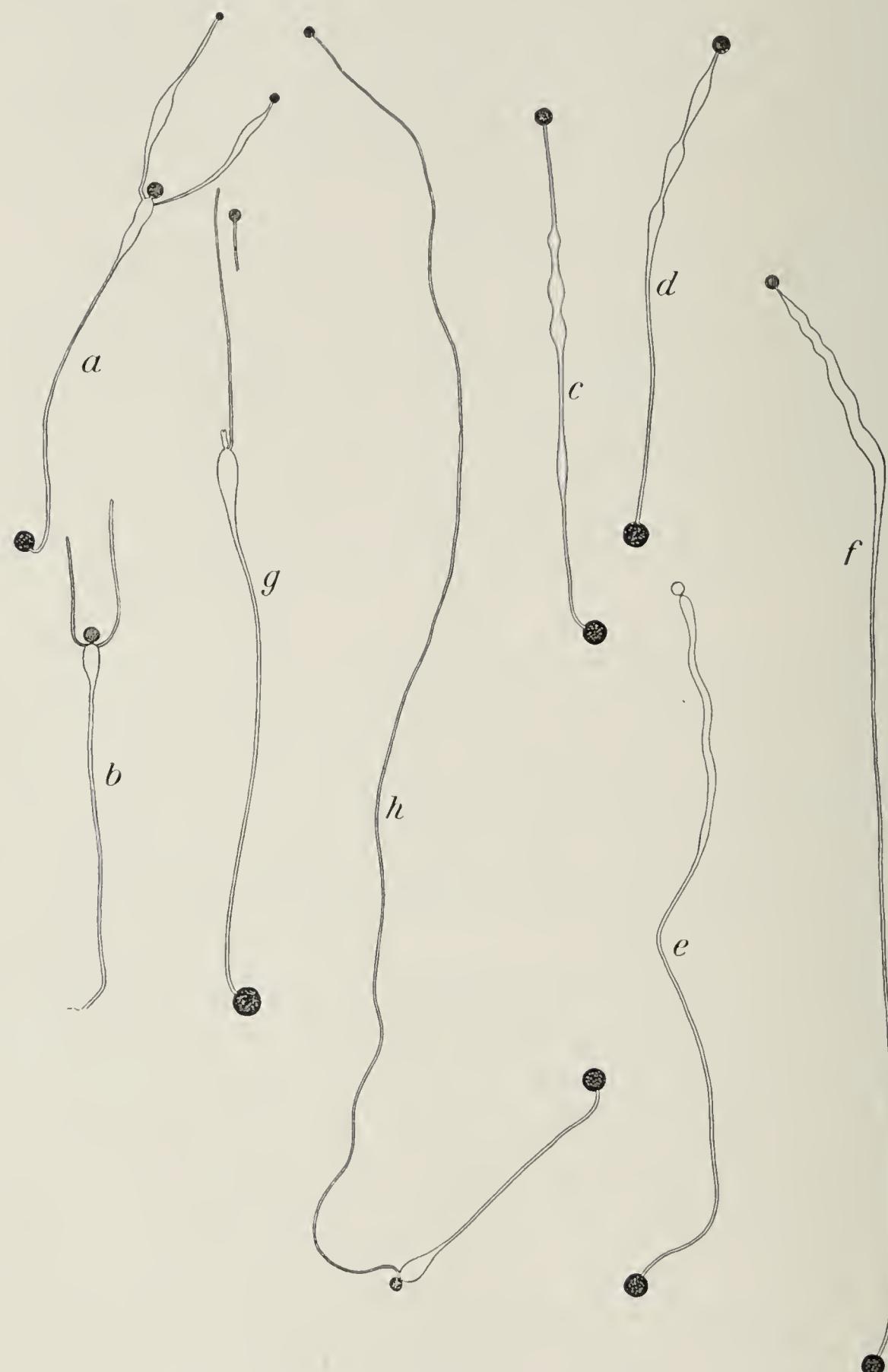


Fig. 1. Keimsporangien von Zygosporen aus der Kreuzung *piloboloides* + \times *nitens* —. *a*—*d* *piloboloides*-, *e*, *f* elongate *piloboloides*-Keimsporangien; *g*, *h* *piloboloides*-Keimsporangien mit sekundärem *nitens*-Träger.

von Übergängen nach *nitens* kommen dabei vor (Fig. 1, *c*). *Piloboloides*-Keimsporangien erzeugen immer (Fig. 1, *a*, *b*, *g*, *h*), *nitens*-Keimsporangien,

meistens sekundäre Äste. Bei *piloboloides* sind sie zuweilen reine *nitens* (Fig. 1, *g*, *h*), doch nie bei *nitens piloboloides*. Die nach *nitens* strebende Tendenz tritt also auch hier zutage. Abweichende Formen sind Keimsporangien mit elongaten und solche mit perl schnur förmigen Kröpfen (Fig. 1, *c*, *d*, *e*, *f*).

Das Auftreten des *piloboloides*-Charakters bei den Keimsporangien der Zygosporen, also in der diploiden Phase, erscheint von besonderer Wichtigkeit. Die vorhergehende Tabelle gibt die Zahlen der einzelnen *piloboloides*- und *nitens*-Keimungen an (Übergangssporangien sind als *piloboloides* gerechnet). Es ist mit den Zahlen aber so gut wie nichts anzufangen. Diese F1-Generation sollte eigentlich homogen ausfallen. Wir müssen die Frage hier fallen lassen, indem wir uns erinnern, daß wir nicht *piloboloides* mit *nitens*, sondern ein an *piloboloides*-Kernen angereichertes Mycel mit einem reinen *nitens*-Mycel kreuzten, und somit in der gleichen Zygospore *piloboloides* + \times *nitens* — und zugleich *nitens* + \times *nitens* — Kopulationen vorliegen können.

B. Die Keimung der Urs Sporen (Sporen der Keimsporangien).

Bei vielen Keimsporangien ist die Keimung der in ihnen enthaltenen Sporen eine sehr unregelmäßige. Man erhält nur von einem, meist relativ kleinen Teil der Zygosporen Keimsporangien, in denen alle oder fast alle Sporen regelmäßig keimen. Auch Blakeslee scheint ähnliche Erfahrungen gemacht zu haben. So geht seine Nummerierung der Keimungen bis Nr. 142, dabei bringt er auf Tabelle 4 (1906) nur 33 isolierte Keimsporangien. Bei seiner Kultur C, die 10 Monate alt war, erhielt er von fünf Keimsporangien keine keimfähigen Sporen. Er schließt auf ein zu hohes Alter der Zygosporen.

Bei mir traten diese Anomalien anfänglich unter allen Umständen auf. Bei Zygosporen auf Mistagar ebenso wie auf Bierwürzagar, bei den ersten Keimungen einer Kultur wie bei den letzten, bei reiner Kopulation von *nitens* mit *nitens* wie bei Kreuzungen. Besonders ungünstig war das Verhältnis von Keimsporangien mit gesunden zu denen mit kranken Sporen bei zu alten Zygosporen, bei denen eine Anzahl überhaupt nicht mehr keimten.

Ein besonders ungünstiger Fall sei hier als Beispiel erwähnt. Im Dezember 1911 werden Zygosporen hergestellt zwischen Cl. + und Cl. —. Sie werden am 25. Nov. 1912 zur Keimung ausgelegt. Die Keimung beginnt am 4. Dez. 1912. Am 11. Dez. werden 14 Keimsporangien ausgesät.

- 5 Keimsporangien enthalten überhaupt keine lebendigen Sporen.
 2 geben zwar aufquellende, aber dann stationäre Sporen.
 1 blasig anschwellende Sporen, von denen einige zu normalen Mycelien auswachsen.
 5 Keimsporangien liefern Sporen, die zu den bekannten Blasenmycelien werden. Einzelne davon wachsen zu normalen aus.
 1 gibt langsam wachsende, aberrative Mycelien.
 5 führen normale keimfähige Sporen, die zu normalen Mycelien werden.

Die Anomalien bei der Kreuzung *piloboloides* + \times *nitens* — sind ähnlicher Art. Sie sollen zunächst klassifiziert und dann an einigen



Fig. 2. Verschiedene Sporenformen aus den Keimsporangien und ihre Keimung. *a* normale, *b* rundliche, *c* vakuolisierte, *d* als Blasensporen keimende; *e* Blasenmycel 30 Stunden alt, *f* Blasenmycelien 5-24 Stunden alt.

Beispielen geschildert werden. Ebenso wird mit den regelmäßig keimenden Sporenernten ihrem Charakter nach verfahren werden, da eine Anführung der äußerst umfangreichen Beobachtungsprotokolle nicht angängig ist.

1. Die Sporen keimen nicht. Man findet zuweilen wenig, manchmal sehr zahlreiche, zuweilen normal geformte, zuweilen vergrößerte Sporen, die des starken Lichtbrechungsvermögens gesunder Sporen entbehren und einen etwas vakuolisierten Inhalt haben (Fig. 2, *c*),

gelegentlich auch rundliche Sporen mit scheinbar normalem Inhalt (Fig. 2, b).

2. Die Sporen keimen und nehmen Kugelform an (Riesenzellen), die sofort oder nach der Ausbildung eines kurzen Keimschlauches stationär werden (Fig. 2, d).

3. Die Sporen keimen und werden zu Blasenmycelien (Fig. 2, e, f).

4. Die Sporen sind und keimen und normal (Fig. 2, a).

Zwischen diesen vier Möglichkeiten kommen alle Sorten von Übergängen vor, so kann ein Teil der Sporen zu Riesenzellen oder Blasenmycelien werden, ein anderer zu normalen Mycelien auswachsen; zuweilen gelingt dies unter tausenden nur einer Spore oder wenigen.

C. Die Aufspaltung der Charaktere in den Mycelien der Ursporen (piloboloides, nitens, +, -).

1. Beispiele einiger mehr oder weniger normaler Keimungen mit vollständiger Aufspaltung der in den Sporen enthaltenen Formen.

[24]¹⁾

Sporen des 5 cm langen nitens-Keimsporangiums, ausgesät am 23. Sept. 1912. Rasche normale Keimung. Zirka der fünfte Teil der Sporen wird zu Blasenmycelien; die anderen wachsen aus. Platte am 27. Sept. mit ca. 600 etwas elongaten piloboloides-Trägern bedeckt. 10 Mycelien, am 24. Sept. in Röhren pikiert, zeigen am 1. Okt. stark verkrümmte, sehr dicke, elongate piloboloides-Sporangienträger mit stark verzögerter Kopfbildung. Die Prüfung²⁾ ergibt nur piloboloides + Mycelien, alle kopulieren mit St. —. Vom Sept. 1912 bis Sept. 1914 in neun absoluten Reinkulturgenerationen kultiviert, bleibt die Form konstant, insbesondere führen die zu den Isolierungen der Einzelsporen hergestellten Aussatplatten je mehrere 1000 absolut einheitliche piloboloides-Träger.

[16]

Keimsporangium war ein piloboloides mit drei Kröpfen übereinander (Fig. 1, d). Die Sporen wurden ausgesät am 21. Sept. 1912. Gleich-

1) Die Umrahmung der Zahlen der einzelnen Keimungen deutet die Zygosporengeneration an: [Z] erste, [||Z] zweite, [|||Z] dritte.

2) Die Prüfung erfolgt mit dem + und — Mycel auf Bierwürzagar in Schalen von 20 cm Durchmesser. Die Anordnung ist auf Fig. 3 ersichtlich. Bis zu 20 Mycelien lassen sich auf eine Schale bringen.

mäßige, wenn auch langsame Sporenkeimung zu relativ dünnen, wenig verzweigten Mycelien. Einige wenige aberrativ als Haufenmycelien¹⁾.



Fig. 3. Die Prüfung der Mycelien mit dem + und - Mycel; vollständige Aufspaltung in alle vier Gameten. In der Peripherie und im Zentrum der 20 cm im Durchmesser aufweisenden Agarplatte wird je ein Kreis von Ausstichen des - und + Mycels angebracht. Zwischen beide werden die zu prüfenden Urmycelien durch Ausstiche aus den Originalkulturen der Reihe nach aufgeimpft. Die kreisförmig wachsenden Mycelien wachsen solange zusammen, bis sie sich berühren und erzeugen geradlinige Berührungsänder, an denen bei entgegengesetztem Geschlecht der sich treffenden Mycelien Zygosporen entstehen. In dem gegebenen Falle bei Gametenmycelien der Zygospore [II44] tritt der ungewöhnliche Fall ein, daß die Geschwister mit dem einen Prüfungsmycel, dem + Mycel, schwächer kopulieren als untereinander. (Über andere Fälle abgeschwächter sexueller Aktivität von Urmycelien cf. pag. 406.) Bei der Zygospore [II44] waren Mycel 1–10 piloboloides-, 11–20 nitens-Mycelien. Ihr Geschlecht läßt sich aus der Platte ohne weiteres ablesen: p1-; p2+; p3, p4, p5-; p6+; p7, p8-; p9+; p10-: n11, n12, n13-; n14+; n15, n16-; n17+; n18-; n19, n20+.

1) Haufenmycelien sind Blasen- oder blasenlose Keimmycelien, die infolge starker Verzweigung, bei langsamem Wuchs, Mycelhäufchen erzeugen, welche über

Am 25. Sept. ist die Platte mit jungen piloboloides-Sporangienträgern bedeckt, die ziemlich schmale Kröpfe tragen und wenig pigmentiert sind. Am 1. Okt. werden 17 auspikierte Mycelien mit Cl. + und St. — geprüft. Alle kopulieren gut mit St. — und sind piloboloides +. Dieser Stamm wird vom Sept. 1912 bis zum Juni 1913 in vier absoluten Reinkultur-Generationen kultiviert, bleibt konstant, geht aber dann infolge Austrocknens einer Kultur verloren.

[18]

Keimsporangium mit 4,5 cm langem nitens-Träger, ausgesät am 21. Sept. 1912. Etwa die Hälfte der Mycelien wird als Blasenmycelien stationär. Die anderen ergeben normale raschwachsende, nitens-ähnliche Mycelien. Am 25. Sept. ist die Platte mit ca. 400 piloboloides-Trägern bedeckt, die ziemlich schmale Köpfe haben. 18 am 22. Sept. auspikierte Mycelien kopulieren am 1. Okt. alle regelmäßig mit Cl. +, sind also piloboloides —. Der Stamm wird vom Sept. 1912 bis zum Aug. 1914 neun absoluten Sporengenerationen ohne Veränderung konstant erhalten.

[8]

Sporen eines piloboloides-Sporangiums mit zwei Kröpfen ausgesät am 19. Aug. 1912. Die Hälfte der Sporen wird zu Blasenmycelien die andere wächst aus. Die Aussaatplatte enthält am 24. Aug. überwiegend piloboloides- und etwa $\frac{1}{3}$ nitens-Sporangien, keine Pseudophoren oder Zygosporen. Die am 9. Sept. vorgenommene Prüfung von 21 Mycelien ergibt:

8 nitens —
12 piloboloides +

1 nitens neutral (bildet mit Cl. + und St. — Pseudophorenlinien ohne Zygosporen. Sporen aus Sporangien dieses Mycels ergeben reine nitens — Nachkommenschaft, ohne daß noch neutrale Mycelien auftreten. Die die Neutralität verursachende Beimischung von + Kernen kann in piloboloides + Kernen bestanden haben.)

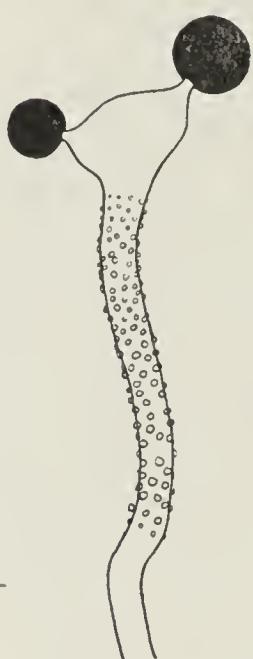
Der piloboloides Stamm wird vom Aug. 1912 bis zum Aug. 1914 in 10 absoluten Reinkulturgenerationen gezogen. In der zweiten Generation traten bei einem Träger, vielleicht infolge einer mechanischen

die Agaroberfläche hervorragen. Die Hyphenäste wachsen bei ihnen übereinander, während sie sich bei normalen Keimmycelien nicht zu berühren pflegen und an der Oberfläche des Substrats aufeinander treffend vor der Berührung für Wachstum einstellen. Haufenmycelien wachsen immer zu normalen aus.

Schädigung der Spitze, zwei Sporangien auf einem Kropf auf (Fig. 4), die aber normale Nachkommenschaft ergaben. Die Keimung der Sporen erfolgt jeweils mit fast absoluter Regelmäßigkeit, wie das auch bei anderen aus der Zygospore stammenden Stämmen der Fall ist.

[23]

Keimsporangium mit drei Kröpfen und nitensähnlichem Stielchen darauf (Fig. 1, c) wird am 20. Sept. 1912 ausgesät. Die Hälfte der



Sporen wird zu Blasenmycelien, die andere wächst aus. Am 25. Sept. sind die nitens- und piloboloides-Träger auf der Platte gleich zahlreich. Von 18 am 21. auspikierten Mycelien sind:

9 piloboloides +
1 piloboloides neutral
8 nitens —.

Der piloboloides-Stamm wird vom 20. Sept. 1912 bis zum Februar 1913 in fünf absoluten Reinkulturgenerationen kultiviert und bleibt konstant.

Entstehung zweier verschiedener piloboloides-Formen aus der Zygospore.

Fig. 4. Doppel-sporangium aus der Zygospore [8].

[26]

Keimsporangium als 6 cm langer nitens-Träger am 21. Sept. 1912 ausgesät. Etwa die Hälfte der Sporen keimen als Blasenmycelien, die übrigen normal. Die Platte enthält am 25. Sept. ausschließlich piloboloides-Träger nebst einigen elongat bekropften. 18 am 22. Sept. auspikierte Mycelien ergeben bei der Prüfung:

14 piloboloides +
4 piloboloides-elongatus +.

Die piloboloides und piloboloides-elongatus sind hier konstante Rassen, die nebeneinander vom September 1912 bis zum August 1914 in neun absoluten Reinkulturgenerationen gezogen wurden.

Auf die genaueren Unterschiede der Rassen der ersten Sexualgeneration wird später im Zusammenhang eingegangen werden.

Unvollständige Aufspaltung des Zygosporeninhalts in den Ursporen.

[22]

Aussaat der Sporen eines elongaten pil.-Keimsporangiums am 19. Sept. 1912. Am 21. Sept. sind auf der Platte unter ca. 400 Stück

aberrativen 36 normale Mycelien. Die Platte enthält auch Pseudophorenflecke. 18 normale und 9 aberrative werden auspikiert. Das Resultat ist am 25. Sept. folgendes:

Die aberrativen Mycelien sind ausgewachsen.

22 Mycelien ergeben *piloboloides-nanellus* (eine dem *piloboloides-nanus* sehr ähnliche nanistische Variante)

3 *piloboloides-elongatus*,

1 gelblichesträgerloses, nicht kopulierendes Mycel.

1 Mycel ist nicht ausgewachsen.

Alle übrigen Mycelien kopulieren bei der Prüfung mit St. —, sind also pil. + Mycelien.

Die drei elongaten *piloboloides* sind vom September 1912 bis zum August 1913 in acht absoluten Reinkulturgenerationen kultiviert und

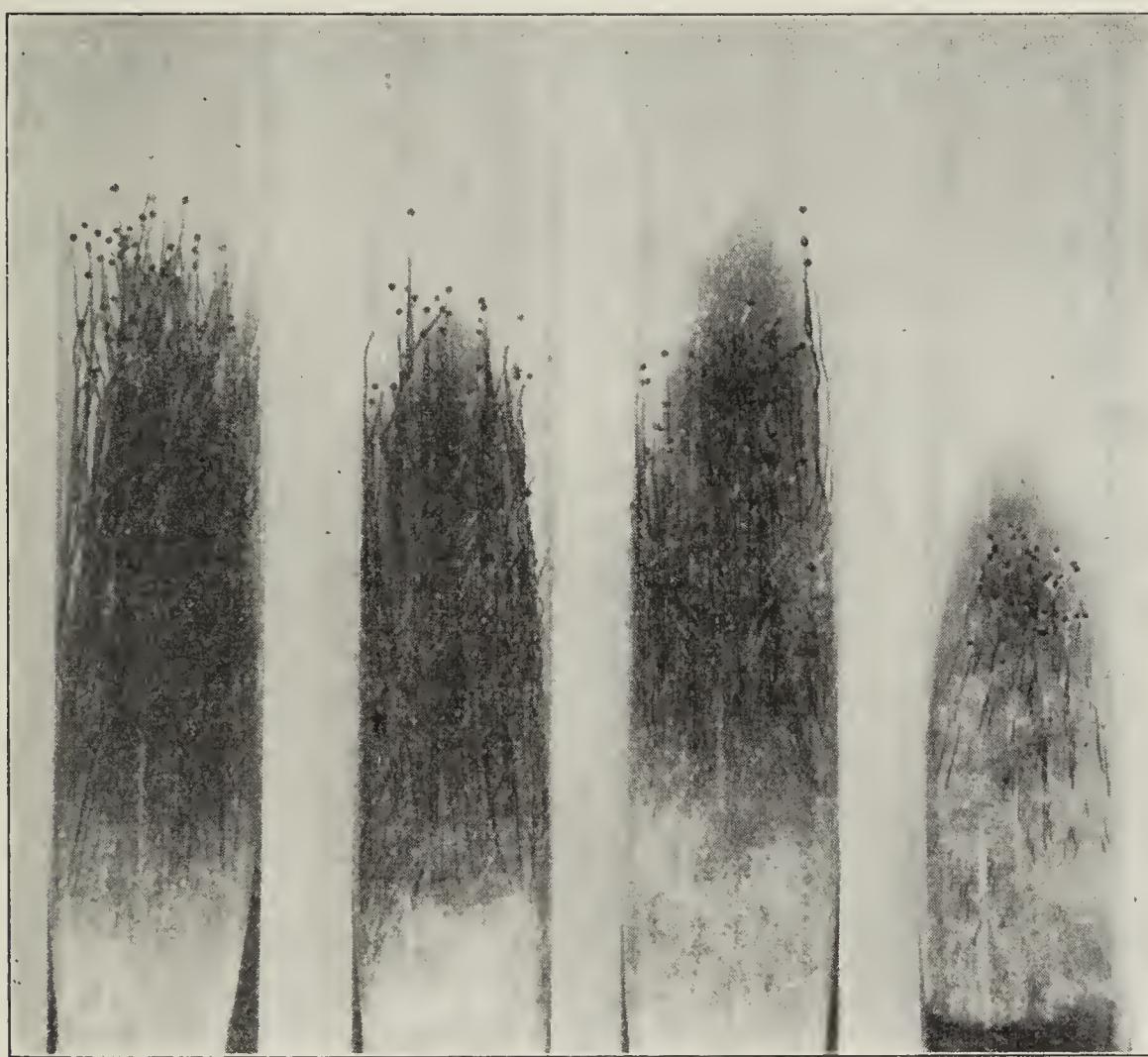


Fig 5. *piloboloides-nanellus* und die Abspaltung von *piloboloides-elongatus*.

vollständig konstant geblieben. Die Keimung der Sporen ist eine fast absolut regelmäßige. Die Aussaatplatten enthalten nur reine elongate *piloboloides*-Träger.

Die 22 nanistischen *piloboloides* (*nanellus*) spalten teilweise sofort nach ihrem Auftreten mehr oder weniger zahlreiche elongate pil.-Träger

ab, wie dies an der Kultur *c* von Fig. 5 zu sehen ist. *Piloboloides-nanellus* wird in der zweiten Generation durch Abimpfen eines kurzen Trägers scheinbar rein erhalten. Er läßt sich folgendermaßen beschreiben.

Kurze auf der Platte am Licht 0,7—1 cm lange Sporangienträger mit frühzeitiger, auch im Halbdunkel (vgl. Fig. 5) erfolgender Ausbildung der Köpfe, die ungleich groß sind und häufig nicht ausreifen, so daß die Sporen in ihnen keimen und sie mit einem dichten Hyphenfilz umgeben. Die Kröpfe sind unregelmäßig und kurz. Kopulation erfolgt spärlich mit St.—. Die anfänglich unregelmäßig ausgebildeten Sporen keimen ungleich, manche gar nicht, andere werden zu aberrativen Mycelien, die mehr oder weniger rasch zu *piloboloides-nanellus* auswachsen. Später finden sich Sporangien mit gleichmäßig keimenden Sporen. In fünf absoluten Reinkulturgenerationen vom September 1912 bis zum Juni 1913 kultiviert, bleibt die Form scheinbar konstant. Bei der fünften aber entsteht ein längerer Träger, dessen Sporangium abgeimpft wird und am 24. Juni 1913 als [22] VI,1' weiter kultiviert eine einheitliche *piloboloides-elongatus* Nachkommenschaft hat.

Gleichzeitig angestellte Aussaaten typischer *nanellus*-Sporangien ([22] n VI,1) ergeben aber ebenfalls nur elongate *piloboloides*-Sporangien. *Piloboloides-nanellus* bleibt verschwunden. Auch eine am 20. Dez. 1913 angestellte nochmalige aus [22] n V,1 vorgenommene Aussaat bringt die Variante nicht zurück, sondern entpuppt sich als *piloboloides-elongatus*. Die Sporen des *nanellus* scheinen infolge verminderter Resistenz gegen das Austrocknen zugrunde gegangen, und nur solche mit überwiegend *piloboloides-elongatus*-Kernen übriggeblieben.

Der Fall ist also fast genau der gleiche wie bei der früher geschilderten var. *plicans*.

Daß überhaupt zwei Varianten nebeneinander aus einer Spore des Keimsporangiums hervorgehen können, sei hier vorderhand nur als Ausnahme konstatiert. Die im folgenden geschilderten Fälle gehören zu derselben Kategorie.

[37]

[37] I. Sporen des *nitens*-Keimsporangiums Nr. 37 am 27. Okt. 1912 in Röhre als Strichkultur ausgesät. Von dieser Mischkultur wird am 19. Nov. eine Aussaat zahlreicher Sporen aus zahlreichen Sporangien vorgenommen. Am 20. Nov. sind auf der Platte vorhanden: circa der dritte Teil Blasenmycelien und zwei Drittel normale. Die Platte trägt am 24. Nov. etwa gleich viel *nitens*- und *piloboloides*-Träger. Von 18 auspikierten Individuen sind am 2. Dez. vorhanden:

[37] II. 14 nitens & piloboloides (heterocaryotisch)
4 nitens (scheinbar rein).

Die Prüfung ergibt, daß alle Mycelien — Mycelien sind. Es sind also im Keimsporangium heterocaryotische piloboloides- & nitens-Sporen einheitlichen Geschlechts entstanden. Die Frage lag nahe, ob diese Mycelien in ihrer Mischung fest oder labil sind und ob sich reine homocaryotische Formen aus ihnen selektionieren lassen. Zwei Selektionsversuche wurden unternommen.

Jeweils ein Sporangium der Form, nach der die Selektion gerichtet sein soll, wird abgeimpft und in eine Schale ausgesät; von der Schale wieder ein Sporangium abgeimpft und auf eine neue ausgesät und so fort, ohne Einzelmycelien zu isolieren, und das Resultat nach dem annäherungsweise geschätzten Verhältnisse der piloboloides- und nitens-Träger auf der Platte beurteilt. Der Einfachheit halber seien hier von den Protokollen nur die Daten und die Resultate angeführt:

Ausgangspunkt: ein piloboloides-Sporangium einer nitens- & piloboloides-Kultur von [37] II.

| | |
|-------------------------------------------------------------|---------------|
| [37] III p. | 6. Dez. 1912. |
| ca. $\frac{1}{2}$ nit., $\frac{1}{2}$ pil. | |
| [37] IV p. | 11. Dez. |
| ca. $\frac{1}{2}$ nit., $\frac{1}{2}$ pil. | |
| [37] V p. | 15. Dez. |
| ca. $\frac{1}{2}$ nit., $\frac{1}{2}$ pil. | |
| [37] VI p. | 18. Dez. |
| ca. $\frac{2}{3}$ nit., $\frac{1}{3}$ pil. | |
| [37] VII p. | 30. Dez. |
| ca. $\frac{1}{3}$ nit., $\frac{2}{3}$ pil. | |
| [37] VIII p. | 8. Jan. 1913. |
| Aussaat in einer Röhre auf einer Reise: überwiegend nitens. | |
| [37] IX p. | 13. Jan. |
| ca. $\frac{9}{10}$ nit., $\frac{1}{10}$ pil. | |
| [37] X p. | 17. Jan. |
| ca. $\frac{2}{3}$ nit., $\frac{1}{3}$ pil. | |
| [37] XI p. | 21. Jan. |
| ca. $\frac{1}{2}$ nit., $\frac{1}{2}$ pil. | |
| [37] XII p. | 28. Jan. |
| ca. $\frac{4}{5}$ nit., $\frac{1}{5}$ pil. | |

Ausgangspunkt: ein nitens-Sporangium einer scheinbar reinen nitens-Kultur von [37] II.

| | |
|-------------------------------------------------------------|---------------|
| [37] III n. | 6. Dez. 1912. |
| ca. $\frac{1}{2}$ nit., $\frac{1}{2}$ pil. | |
| [37] IV n. | 11. Dez. |
| ca. $\frac{4}{5}$ nit., $\frac{1}{5}$ pil. | |
| [37] V n. | 15. Dez. |
| ca. $\frac{4}{5}$ nit., $\frac{1}{5}$ pil. | |
| [37] VI n. | 18. Dez. |
| ca. $\frac{1}{2}$ nit., $\frac{1}{2}$ pil. | |
| [37] VII n. | 30. Dez. |
| ca. $\frac{3}{4}$ nit., $\frac{1}{4}$ pil. | |
| [37] VIII n. | 8. Jan. 1913. |
| Aussaat in einer Röhre auf einer Reise: überwiegend nitens. | |
| [37] IX n. | 13. Jan. |
| ca. $\frac{2}{3}$ nit., $\frac{1}{3}$ pil. | |
| [37] X n. | 17. Jan. |
| ca. $\frac{2}{3}$ nit., $\frac{1}{3}$ pil. | |
| [37] XI n. | 21. Jan. |
| ca. $\frac{1}{2}$ nit., $\frac{1}{2}$ pil. | |
| [37] XII n. | 28. Jan. |
| ca. $\frac{1}{2}$ nit., $\frac{1}{2}$ pil. | |

| | | | |
|--------------------------------------------|----------------|--------------------------------------------|----------------|
| [37] XIII p. | 5. Febr. 1913. | [37] XIII n. | 5. Febr. 1913. |
| ca. $\frac{2}{3}$ nit., $\frac{1}{3}$ pil. | | ca. | |
| 6 Sporen in Röhren pikiert: | | 6 Sporen in Röhren pikiert: | |
| 2 nit. & pil. | | 6 nit. (davon abgeimpft). | |
| 2 pil. & nit. (davon abgeimpft) | | | |
| 2 nicht gewachsen. | | | |
| [37] XIV p. | 10. Febr. | [37] XIV n. | 10. Febr. |
| ca. $\frac{1}{2}$ nit., $\frac{1}{2}$ pil. | | ca. $\frac{2}{3}$ nit., $\frac{1}{3}$ pil. | |

Die (allerdings in weniger scharfer Weise als bei dem im ersten Teil dieser Arbeit beschriebenen heterocaryotischen piloboloides ausgeführte) Selektion während 14 Generationen hat also keine wesentlichen Veränderungen in der Zusammensetzung der Mycelien ergeben. Das Gleichgewicht der Formen scheint allerdings etwas nach der nitens-Seite verschoben zu sein, verglichen mit dem ursprünglichen heterocaryotischen piloboloides. Der starke Wechsel in den Zahlen der pil- und nit.-Sporangien auf den Aussaatschalen beruht auf Unregelmäßigkeiten bei den Aussaaten; fallen diese dicht aus, so scheint nitens, fallen sie dünn aus, piloboloides zu überwiegen, wie man zuweilen auf Platten beobachten kann, die eine einseitig dichte, anderseitig dünne Aussaat des gleichen Materials enthalten.

[39]

Ein anderes Keimsporangium lieferte einen ähnlichen Fall: Ausgesät wurde die zweite Sporengeneration des Keimsporangiums [39] am 19. Nov. 1912. Die Platte enthielt am 24. Nov. etwa $\frac{1}{3}$ nitens-, $\frac{2}{3}$ piloboloides-Träger. 18 auspikierte Mycelien ergaben am 24. Nov.:

| | | |
|-------------------------|---|-----------------------------------------------------|
| 10 piloboloides | } | kopulieren alle mit Cl. +, sind also — Mycelien. |
| 7 piloboloides & nitens | | |
| 1 nitens & piloboloides | | |
| 1 nitens | | |

Von den scheinbar reinen piloboloides werden drei Sporangien auf Platten ausgesät. Resultat am 17. Jan. 1913:

| | | | | | | | |
|--------------------------------------------------------------------------------------------|---|---------------|---|---|---|---|---|
| [39] III p. 2 ca. $\frac{1}{4}$ nitens-, $\frac{3}{4}$ piloboloides-Träger auf der Platte. | | | | | | | |
| [39] III p. 3 ca. $\frac{2}{3}$ nitens-, $\frac{1}{3}$ | " | " | " | " | " | " | " |
| [39] III p. 4 ca. $\frac{1}{3}$ | " | $\frac{2}{3}$ | " | " | " | " | " |

Die scheinbar reinen piloboloides sind es also wirklich nur scheinbar.

Zur Selection wird einerseits vom scheinbar reinen nitens, andererseits von einem piloboloides-Sporangium einer pil.- und nitens-

Kultur ausgegangen und jeweils piloboloides- oder nitens-Sporangien auf Schalen ausgesät:

| | | | |
|------------------------------------------------------------------------------------------|--------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------|
| [39] III p. 1 | 6. Dez. 1912 | [39] III n. | 6. Dez. 1912 |
| ca. $\frac{1}{10}$ nit., $\frac{9}{10}$ pil. | | ca. $\frac{7}{8}$ nit., $\frac{1}{8}$ pil. | |
| [39] IV p. 1 | 11. Dez. | [39] IV n. | 11. Dez. |
| Wegen zu weniger Mycelien auf der Platte schwer zu beurteilen; überwiegend piloboloides. | | Wegen zu weniger Mycelien auf der Platte schwer zu beurteilen; überwiegend nitens, nur einzelne piloboloides-Träger. | |
| [39] V p. 1 | 15. Dez. | [39] V n. | 15. Dez. |
| 17 nitens, ca. 500 pil.-Träger. | | ca. 700 nit., keine pil.-Träger. | |
| [39] VI p. 1 | 18. Dez. | [39] VI n. | 18. Dez. |
| Wenige Mycelien auf der Platte, überwiegend pil. | | ca. $\frac{4}{5}$ nit., $\frac{1}{5}$ pil. | |
| [39] VII p. 1 | 25. Dez. | [39] VII p. n. | 25. Dez. |
| überwiegend pil., einzelne nitens-Träger. | | ca. 700 nit., keine pil.-Träger. | |
| [39] VIII p. 1 | 8. Jan. 1913 | [39] VIII n. | 8. Jan. 1913 |
| in Kulturröhre auf schiefem Agar: überwiegend pil., ein nit.-Träger. | | desgl. überwiegend nit., ein Teil pil.-Träger. | |
| [39] IX p. 1 | 13. Jan. | [39] IX n. | 13. Jan. |
| fast rein pil.; einzelne nit.-Träger. | | ca. $\frac{2}{3}$ nit., $\frac{1}{3}$ pil. | |
| [39] X p. 1 | 17. Jan. | [39] X n. | 17. Jan. |
| ca. $\frac{29}{30}$ pil., $\frac{1}{30}$ nit. | | ca. $\frac{1}{2}$ nit., $\frac{1}{2}$ pil. | |
| [39] XI p. 1 | 30. Jan. | [39] XI n. | 30. Jan. |
| einzelne nit., überwiegend pil.-Träger. | | überwiegend nit.-, einzelne pil.-Träger. | |

Das Keimsporangium [39] lieferte also die gleiche Mischung wie [37]. Nur zeigt sich bei der Selektion der beiden Komponenten eine Verschiebbarkeit des Gleichgewichtes in weiteren Grenzen. Zu reinen Formen führt sie hier ebensowenig. Auch die scheinbar reinen Formen erzeugen wieder die andere, und zwar meist in einem ziemlich großen Prozentsatz. Hat die Selektion während einiger Generationen Erfolg, so setzt meist plötzlich ein starker Rückschlag ein.

Jedenfalls kann angenommen werden, daß das Keimsporangium nur Mischformen enthielt. Die Sporen sind leider nicht auf ihre Mehrkernigkeit untersucht worden. Die Spaltung der Varianten innerhalb der Keimspore scheint bei gleichem Geschlecht erschwert bei ungleichem, wo sie beim Auftreten einzelner neutraler, pseudo

phorentragender Mycelien unter zahlreichen reinen Formen häufig ist, erleichtert.

Der Zerfall dieser neutralen Mycelien findet allerdings meist in der Form statt, daß bei der Aussaat eines Sporangiums eines aus einer neutralen Keimspore erhaltenen Mycels, nur die eine oder die andere Form der Komponenten des neutralen Mycels rein auftritt, neben neuen neutralen.

Neutrale Mycelien selbst können, wenn sie aus nit. und pil. kombiniert sind, ausschließlich einen oder auch beide Charaktere tragen, also piloboloides-Träger, piloboloides- und nitens-Träger oder nitens-Träger, das Mycel jeweils mit Pseudophoren.

Beispiele:

[13]

Sporen eines nitens-Keimsporangiums am 6. Okt. 1912 ausgesät, keimen etwa zur Hälfte als Blasenmycelien, zur Hälfte normal. Die Aussaatplatte trägt am 13. Okt. ca. 3000 nitens- und 10 piloboloides-Träger. 20 auspikierte Mycelien ergeben alle nitens —. Ein abgeimpftes piloboloides-Sporangium der Aussatschale wird als zweite Generation ausgesät. (13. Okt.) Keimung erfolgt mit ca. $\frac{1}{5}$ Blasenmycelien, die übrigen sind normal. Am 19. Okt. trägt die Platte ein regelmäßiges Mosaik von pseudophorenbedeckten und pseudophorenfreien Flecken. Neben etwa 600 piloboloides-Trägern sind 5 nitens-Träger auf ihr gewachsen. Acht auspikierte Mycelien sind neutral und erzeugen je 1—20 piloboloides-Träger.

Das neutrale Mycel ist hier ein scheinbar reiner piloboloides, der aus der Mischung piloboloides + mit nitens — zusammengesetzt nur nitens — rein abspaltet.

[21]

[21] I. Sporen eines piloboloides-Keimsporangiums (Fig. 1, *h*) mit sekundärem nitens-Ast am 23. Sept. 1912 ausgesät. Keimung rasch und regelmäßig, keine Blasenmycelien treten auf. Platte am 27. Sept. mit etwa 400 nitens- und etwa 100 piloboloides-Trägern nebst einer größeren Anzahl neutraler Flecke. Von 10 auspikierten Mycelindividuen sind 9 nitens +; 1 ist piloboloides neutral mit kurzen Trägern. Von einem solchen neutralen piloboloides-Sporangium wird abgeimpft und eine Aussaat vorgenommen:

[21] II p. Keimung am 3. Okt. 1912 mit ca. $\frac{2}{3}$ aberrativen Mycelien, von denen aber ein Teil (meist einseitig) zu normalen auswächst.

Am 8. Okt. ist die Aussaatplatte überwiegend neutral. 18 auspikierte Individuen ergeben folgende Formen:

5 nitens +

5 nitens + & neutral (stark mit St. — kopulierend) mit nitens-Trägern und wenig Pseudophoren.

3 piloboloides neutral mit einzelnen Trägern.

4 neutral ohne Träger (also nicht als piloboloides oder nitens zu klassifizieren, wenn auch zweifellos zu ersterem gehörig).

[21] III n. Aus [21] II nitens-Sporangium von der Aussaatplatte, ausgesät am 13. Okt. 1912, ergibt am 18. Okt. eine Platte mit nur nitens-Trägern und 13 neutralen Flecken.

[21] III p. Aus [21] II piloboloides-Sporangium von der Aussaatplatte ergibt eine rein neutrale Platte mit 49 Trägern, darunter ein nitens, 20 intermediäre und 28 piloboloides-Träger. Sechs isolierte Mycelien sind:

1 nitens +

1 nitens + & neutral

4 neutral ohne Träger, also jedenfalls piloboloides.

Der piloboloides-Charakter kann also bei den Zygosporen nur in Mischung mit dem entgegengesetzten Geschlecht von nitens beständig sein und fortwährend reine oder fast reine nitens abspalten. Die neutralen Mycelien treten in ihrer extremen Form als trägerlose oder wenige Träger besitzende piloboloides auf, in weniger extremen mit Übergangssporangien oder nitens-Trägern.

Zuweilen kann sich auch die Nachkommenschaft einer Zygospore so verhalten, als stammte sie aus der Kreuzung von nitens + \times nitens —, obgleich die Form des Keimsporangiums dagegen spricht:

[27]

[27] I. Aussaat eines piloboloides-Keimsporangiums am 20. Sept. 1912. Keimung aller Sporen regelmäßig. Keine Blasenmycelien. Am 25. Sept. sind 6—700 Stück nitens-Träger auf der Platte. 18 auspikierte Mycelien ergeben:

14 nitens +

4 nitens neutral.

[27] II. Der Inhalt mehrerer Sporangien der neutralen nitens-Kultur wird ausgesät. Die Platte ist am 9. Okt. ganz mit Pseudophoren bedeckt, an dichter Stelle der Aussaat finden sich mehrere 1000 dünner nitens-Träger. 6 auspikierte Mycelien ergeben am 13. Okt.:

2 neutral ohne Sporangien.

1 nitens neutral mit Sporangien.

1 nitens+ & neutral.

2 nitens+.

Auch hier scheint sich die — Form, die sich durch die Neutralität bemerkbar macht, schwer zu emanzipieren. Auf den reinen nitens-Charakter des neutralen Mycels kann aus der Form der isolierten Mycelien und vor allem der der Aussaatplatten geschlossen werden.

[12]

[12] I. Nitens-Keimsporangium, ausgesät am 6. Okt. Etwa die Hälfte der Sporen keimen als Blasenmycelien. Die Platte zeigt am 13. Okt. piloboloides-Sporangien mit unregelmäßigen, zum Teil verlängerten Köpfen. 14 auspikierte Mycelien ergeben:

13 piloboloides+

1 piloboloides & nitens neutral (mit piloboloides-nitens und Übergangsträgern).

Ein piloboloides-Sporangium des neutralen Mycels, ausgesät am 13. Okt., als

[12] II. p. neutr. Keimung mit ca. $\frac{1}{3}$ Blasenmycelien. Platte am 18. Okt. halb neutral, mit dicken nitens-Trägern. 10 auspikierte Individuen sind neutral mit zusammen 21 dicken nitens-Trägern, von denen einige einen schwachen Kropfansatz zeigen.

Ein nitens-Sporangium der neutralen Kultur [12] I wird am 13. Okt. ausgesät als

[12] II. n. neutr. Keimung mit ca. $\frac{1}{3}$ Blasenmycelien. Platte $\frac{3}{4}$ neutral mit dicken und kurzen nitens-Trägern und einem primären piloboloides-Träger. 10 auspikierte Individuen sind ebenfalls neutral und führen zusammen 30 dicke nitens-Träger, von denen wieder einige Kropfansatz haben.

In diesem Falle überwiegt also im neutralen Mycel der nitens-Anteil. Die Mischung ist so stabil, daß aktive Mycelien nur in sehr geringer Zahl zu entstehen scheinen.

Noch festere neutrale Mycelien erhielt ich aus dem Keimsporangium

[7]

[7] I. Aussaat der Sporen eines piloboloides-Keimsporangiums (aus der Kreuzung piloboloides+ \times Cl.—) am 10. April 1912. Keimung sehr unregelmäßig. Sporen teils zu Riesenzenellen anschwellend, teils zu Blasenmycelien auswachsend; wenige normal. Drei normale werden

isoliert und ergeben neutrale Mycelien, die eine dichtere Pseudophorenlinie mit dem St. — Mycel erzeugen, als mit dem Cl. + Mycel. Sie führen piloboloides-Träger.

Da die Mycelien mit viel Sporangienträgern im allgemeinen weniger neutral zu sein pflegen, als die mit wenigen oder keinen, wird eine Selektion von Mycelien mit möglichst zahlreichen Trägern begonnen.

7 II. Am 20. Mai 1912 Aussaat. Keimung ziemlich regelmäßig. 24. Mai Platte vorwiegend neutral mit piloboides-Trägern. An auspikierten Mycelien erhalten: 18 neutrale piloboloides, davon:

- 12 ohne oder mit einem,
- 4 mit mehreren,
- 2 mit vielen Trägern.

7 III. Am 6. Juni 1912 Aussaat. Platte mit vielen ungleich wachsenden Mycelien, neutral. Raschwachsende Mycelien pikiert. Am 13. Juni sind vorhanden: 18 neutrale piloboloides.

Nun wird zur Weiterkultur ein Sporangium von pseudophorenarmer Stelle der Aussaatplatte ausgesät:

7 IV. 12. Juni Aussaat dünn. 10 neutrale (pseudophorentragende) und 30 pseudophorenlose Mycelien auf der Platte. Sie werden aus der Platte ausgestochen und auf neue Schalen zwischen Cl. + und St. — Mycelien auspikiert. Alle sind wieder neutral, nur sechs Mycelien bilden mit St. — je 1—3 Zygosporen. Von einem dieser wird abgeimpft:

7 V. 18. Juni. Die sechs auspikierten Mycelien sind wieder neutral.

7 VI. 24. Juni. Platte und sechs auspikierte Mycelien sind neutral. Die Kulturen trocknen ein, und es wird nach 3 Monaten ein Mycelstück auf neuen Nährboden übertragen. Vom wachsenden Mycel ein Sporangium abgeimpft:

7 VII. 2. Okt. Keimung mit $\frac{1}{2}$ Blasenmycelien. 9. Okt. Platte fast ganz mit Pseudophoren und piloboloides-Trägern bedeckt. Sechs auspikierte Mycelien sind wieder neutral mit mehr oder weniger Pseudophoren und Trägern. Sie bilden einzelne Zygosporen mit St. —¹).

Ein Aufspalten des neutralen piloboides-Mycels ist also in diesem Fall nicht erreicht worden, oder doch nur soweit, daß einzelne Hyphenäste gelegentlich mit St. — Zygosporen bilden konnten. Die pseudo-

1) Dies ist an sich keine gegen die Neutralität sprechende Tatsache. Auch rein neutrale Mycelien bilden zuweilen einige Zygosporen mit + oder — Mycel; manchmal mit beiden zugleich.

phorenarmen Stellen der Aussaatplatten röhren von Mycelien mit starker Trägerbildung her. Starke Pseudophoren- und Trägerbildung schließen sich gegenseitig bis zu einem gewissen Grade aus.

Nach der Schilderung der Resultate einzelner Zygosporenkeimungen in ihrer ganzen Unregelmäßigkeit und in ihrer Fülle schwer verständlicher Komplikationen, möchte ich versuchen ein Gesamtbild von den Verhältnissen der ersten untersuchten Zygosporengeneration zu geben. Pädagogischer wäre ich vielleicht verfahren, die späteren, viel einfachere Verhältnisse bietenden Generationen vorwegzunehmen; doch habe ich davon abgesehen, weil mir die besonders für den Untersucher ähnlicher Dinge wichtige korrekte Angabe der Protokollierung damit auf besondere Hindernisse gestoßen wäre, und es überhaupt im Interesse der Darstellung erschien, die gleiche Synthese des Mannigfaltigen zur Einheit, die sich in meinem Kopf einmal vollzogen hatte, sich fast in der gleichen Weise noch einmal auf dem Papier vollziehen zu lassen.

Um eine größere Übersicht über die vorliegenden Möglichkeiten zu bekommen, wurde eine größere Zahl Zygosporen in etwas modifizierter Weise untersucht. Die Sporen der Keimsporangien werden auf schief erstarrten Agar in Röhren ausgestrichen. Die wachsenden Mycelien erzeugen nun eine große Masse von feinen Trägern, deren Sporen durch Aufgabe von sterilem Wasser gemischt auf eine Platte ausgesät werden. Ausstiche dieser Platte in Form langer über die ganze Platte gehender Streifen werden auf frischen Platten mit Cl. + und St. — geprüft: ebenso eine Anzahl von Sporangien der auf der Platte aufgetretenen Formen direkt auf die Prüfungsplatte abgeimpft. Das Resultat kann natürlich nur ein annähernd richtiger Begriff der Zusammensetzung der in den Keimsporangien erzeugten lebensfähigen Formen sein.

Da jedoch wegen der zu geringen Zahlen auspikierter Mycelien auch die genauer untersuchten analysierten Keimsporangien nicht ganz analysiert werden konnten, und es mir überhaupt bei der ersten aus unreiner Kreuzung stammenden Generation (pil.-heterocariotisch \times nitens - homocariotisch) erst in zweiter Linie auf die Analyse des Zygosporenhalts ankam, — konnten doch erst von Kreuzungen reiner Formen entscheidende Resultate erwartet werden — so begnüge ich mich hier zu zeigen, was in den Keimsporangien nebeneinander vorkommen kann, ohne einen Schluß auf die mir möglicherweise entgangenen Formen zu tun.

Im folgenden seien nun nach der Tabelle I die Fälle zusammengestellt, die vorkommen können.

1. Es entstehen aus dem Keimsporangium nur lebensfähige Sporen einer Form in einem Geschlecht. Der Fall entspricht vielleicht dem von *Mucor mucedo*, bei dem regelmäßig das Keimsporangium nur ein Geschlecht produziert. Blakeslee hat das in einem Fall auch bei *Phycomyces nitens* beobachtet. Freilich ist die Sache hier durch die nebeneinander hergehende Spaltung in die beiden Varianten kompliziert. Jede der vier möglichen Formen, also $n+$, $n-$, $p+$, $p-$, kann rein in allen lebensfähigen Sporen des Keimsporangiums auftreten, während jeweils die anderen drei unterdrückt werden. Ob dieser Ausfall bei der Kernverschmelzung, der Reduktionsteilung oder der Sporenbildung erfolgt, interessiert uns vorderhand nicht.

(Siehe Tabelle I pag, 382.)

Daß die ersten vier Fälle wirkliche sind und nicht einzelne der Zygosporen doch noch andere Gameten produzieren, wird durch die Einheitlichkeit der Trägerform auf der Aussaatplatte, ihre Pseudophorenlosigkeit und die einheitliche Kopulation des Plattenausstiches mit einem der beiden Prüfungsmycelien erwiesen.

Das Auftreten der Neukombination $p-$ ist natürlich von ganz besonderer Wichtigkeit, weil allein durch diese Tatsache der einwandfreie Beweis des Vorliegens echter Sexualität und sexueller Vererbung bei *Phycomyces* erbracht wird.

2. Das Keimsporangium enthält Sporen beider Varianten im entgegengesetzten Geschlecht, also entweder $p+$ und $n-$, oder $n+$ und $p-$.

3. Das Keimsporangium enthält beide Varianten im gleichen Geschlecht, die aber zu heterocaryotischen Sporen und Mycelien vereinigt sind und nicht getrennt werden können. Beide Fälle sind verwirklicht: $p+$, $n+$; $p-$, $n-$.

Ausgefallen sind also im Fall 2 und 3 je zwei Gametensorten. Noch eine dritte Kombination ist beim Ausfall von zwei Gametensorten möglich:

4. Im Keimsporangium entstehen Sporen einer Variante in beiden Geschlechtern, also $p+$ und $p-$; $n+$ und $n-$. Von beiden Fällen erscheint nur einer vorzuliegen: In der Zygospore [27] entstanden $n+$ Sporen und n neutral Sporen. Die $n-$ Sporen sind allerdings nicht rein aufgetreten.

Tabelle I.

Zygosporeninhalte aus der Kreuzung des heterocaryotischen philoboloides VII + mit nitens St. —.

1. Mit Wahrscheinlichkeit vollständig analysierte Keimsporangien.

| Inhalte: | Fall: | Nummern der Zygosporen u. Art des Keimsporangiums: | | | | | | | |
|-----------------|-------|----------------------------------------------------|----|---|----|---|----|---|----|
| n + | 1 | n | 52 | n | 55 | | | | |
| n — | 1 | p | 14 | n | 48 | n | 49 | n | 50 |
| p + | 1 | p | 16 | p | 22 | p | 26 | n | 24 |
| p — | 1 | n | 18 | p | 57 | | | | |
| n + p — | 2 | p | 58 | p | 63 | | | | |
| p + n — | 2 | p | 8 | p | 23 | n | 42 | p | 67 |
| (n + p +) | 3 | n | 69 | n | 70 | | | | |
| (n — p —) | 3 | n | 37 | n | 39 | n | 77 | | |
| (p + (n — p —)) | 5 | n | 38 | | | | | | |

2. Teilweise analysierte Keimsporangien.

| | | | | |
|----------------------------|-------|-----------------|----|---|
| n + n neutral | 4? | p | 27 | * |
| n + p neutral | 2? | p | 21 | p |
| n — p neutral | 2? | n | 43 | n |
| p + n neutral | 2? | p | 68 | |
| p — n neutral | 2? | p | 61 | |
| p + (n und p) neutral | 2? | n | 29 | |
| n neutral | 2? 4? | n | 51 | n |
| n neutral und + | 2? 4? | n | 53 | n |
| n neutral und — | 2? 4? | n | 47 | n |
| p neutral | 2? 4? | p ¹⁾ | 7 | |
| (n und p) neutral | 2? 4? | p | 60 | n |
| p neutral (n u. p) neutral | 2? 4? | n | 40 | n |
| | | | 41 | |

1) 7 aus der Kreuzung p + × Cl. —.

2) Mycelkeimungen, die durch Überdecken des jungen Keimsporangienträgers mit Agar als Regenerationen erhalten wurden.

Von den 6 möglichen Zweierkombinationen der 4 möglichen Gameten liegen also bis jetzt 5 vor: p+, n-; n+, p-; p+, n+; p-, n-; n+, n-. Es fehlt noch p+, p-.

5. Im Keimsporangium entstehen 3 von den möglichen 4 Gameten, aber in einem Geschlecht beide Varianten heterocaryotisch vereinigt. So Keimsporangium [38] mit p+ und (n & p-) Sporen.

Die folgenden auf der Tabelle aufgezählten Fälle ordnen sich als unvollkommen aufgespaltene Keimsporangium-Deszendenzen den vorhergehenden unter. n+ und p neutral; n- und p neutral; p+ und n neutral; p- und n neutral; p+ und (n & p) neutral gehören zu Fall 2, wenn wir bei den neutralen Mycelien die Möglichkeit der Dominanz einer der sie zusammensetzenden Formen zugestehen, die wir ja in sicheren Fällen bereits beobachtet hatten.

Die auf der Tabelle noch folgenden, überhaupt nicht aufgespaltenen Keimsporangiumsinhalte, n neutral; n neutral und +, n neutral und -, und p neutral können unter Fall 2 oder 4 subsumiert werden.

Von der Möglichkeit, daß in den beschriebenen Keimsporangiumsinhalten auch Gameten der Kreuzung *nitens* \times *nitens* vorliegen können, infolge der Heterocaryose des zu der Kreuzung verwandten piloboloides, ist bei der Beurteilung ganz abgesehen worden, ebenso von der Möglichkeit apogamen Kerndurchgangs durch die Zygospore¹⁾. Beim Vergleich der aus der unreinen Kreuzung erhaltenen Nachkommenschaft mit den aus später zu beschreibenden reinen erhaltenen müssen hier gemachte Fehler aufkommen.

D. Die Form der Keimsporangien in Beziehung zum Inhalt und zur Deszendenz der Zygospore.

Mit der Form der Keimsporangien hat es eine ganz eigenartige Bewandtnis. Ein Blick auf Tabelle I, auf der am Kopfe der einzelnen Zygospore die Keimungsart als n (= nitens) oder p (= piloboloides) verzeichnet ist, zeigt, daß eine Beziehung zwischen der Form eines Keimsporangiums und seinem Inhalt nicht besteht.

Von 11 nur nitens ergebenden Zygosporen keimen 6 mit n-, 5 mit p-Keimsporangium.

Von 9 nur piloboloides ergebenden 3 mit n- und 4 mit p-Keimsporangien.

1) Wenn ich von F1 Formen im Gegensatz zu den Elternformen spreche, so ist natürlich zu beachten, daß diese Gameten aus der F1 Generation darstellen.

Es liegt nahe, sich die Form der Keimsporangien als abhängig von den diploiden Kernen des Trägers zu denken. Wir hätten es dann hier mit einer unvollkommenen Dominanz des *nitens* über *piloboloides* zu tun, und es erweckt der Fall die Hoffnung, daß sich einmal Fälle mit vollkommener Dominanz einer Form finden lassen werden, die man direkt mit der bei höheren Pflanzen vorkommenden Faktorendominanz in Beziehung setzen könnte.

Nachdem so einige Ordnung in die verwickelten Verhältnisse, die sich bei der Kreuzung *nitens* - homo- \times *piloboloides* - heterocaryotisch ergaben, hineingebracht ist, wollen wir uns den aus der Kreuzung erhaltenen Formen als solchen zuwenden

Bei den Keimungsversuchen der Keimsporangiosporen oder Ursporen sind natürlich in allen Fällen die isolierten Individualmycelien genau auf ihren Wuchs untersucht und verglichen worden. Eine Angabe der Einzelbeobachtungen würde diese Arbeit außerordentlich verlängern und noch unübersichtlicher machen, als sie der Komplexität der geschilderten Vorgänge wegen schon ist. Es seien daher einige allgemeine Bemerkungen über die Richtung der bei den F1-Formen des *piloboloides* in die Erscheinung tretenden Variabilität gemacht. Sodann soll eine Reihe von F1 Formen des *piloboloides* in gleichzeitiger und gleichbedingter Kultur verglichen werden.

E. F1 Formen des *piloboloides*.

Das erste und am meisten in die Augen fallende Merkmal der *piloboloides*-Formen aus der Zygospore ist ihre Konstanz. Die Einkernigkeit der jungen Ursporen im Keimsporangium ist hier augenscheinlich in Beziehung auf die Heterocaryose absolut wirkendes Selektionsmittel.

Da nun in eine Anzahl von Ursporen auch je mehrere Kerne, vielleicht auch einzelne unreduzierte hineinzukommen scheinen (vgl. Cytologie, pag. 361), findet auch die Entstehung der inkonstanten (konstante in mehr oder weniger hohem Maß abspaltenden), neutralen (heterosexuellen) und nicht neutralen (heterophänen) Mycelien eine Erklärung. Letztere sind übrigens in ihrer Art auch konstant, insofern sie dauernd heterocaryotisch bleiben.

Unter den vorkommenden Formen interessiert natürlich zunächst die Kombination des *piloboloides* mit der — Qualität.

Piloboloides — wurde außer in den 5 auf der Tabelle I verzeichneten Fällen noch einigemal erhalten, indem eine größere Anzahl von Keim-

sporangien zusammen ausgesät wurde. Genau untersucht, ist jedoch nur die Form aus der Zygospore 18 (Fig. 6, 7).

Auffallend sind vor allem die dünnen, zahlreichen, spät fruktifizierenden, elongaten Träger. Das, was wir immer bei nitens als sekundären — Geschlechtscharakter anzusehen gewohnt sind, besonders die Dünne und große Zahl der Träger, tritt hier bei piloboloides auf. Auch die Kröpfe des piloboloides — aus der Zygospore 18 sind etwas schmäler als die bei piloboloides +.

Die anderen Formen aus der Zygospore seien im folgenden kurz beschrieben. Sie wurden zunächst auf schief erstarrtem Agar kultiviert. Hier kommt die mehr oder weniger große Tendenz zur Bildung elongater Kröpfe besonders gut zum Ausdruck. Die erste Gruppe von Formen 26 3 und 25 1 ähneln am meisten der Ausgangsform piloboloides (vgl. zu folgendem Fig. 6). Sie sind fast nicht elongat und zeigen dicke, relativ schwach pigmentierte Träger, kurze dicke Kröpfe und große Sporangien. Nicht minder charakteristisch ist das frühe Eintreten der Fruktifikation. 25 besitzt auf dem schiefen Agar (Fig. 6) eine ungewöhnlich starke Verzweigung der Träger.

Der geschilderten Gruppe steht gegenüber die der Mycelien aus den Zygosporen 18 11, 24 7, 26 8, deren Köpfe stark elongat sind. Wesentliche Unterschiede zwischen dem piloboloides + 24 7, 26 8 und dem piloboloides — 18 11 bestehen höchstens in den etwas dünneren Trägern des letzteren. Zwischen den beiden Formengruppen lassen sich die Ursorenmycelien 8 1 und 23 13 einschieben. 24 7 ist charakterisiert durch ganz besonders dicke Träger, deren elongate Kröpfe auf sehr feiner Spitze das kleine Sporangium tragen.

Der auf vegetativem Wege homocaryotisch erhaltene piloboloides-elongatus (vgl. Flora, N. F. Bd. VII, pag. 313) schließt sich eng der zweiten Gruppe an, wie piloboloides-heterocaryotisch der ersten.

Die ganzen Unterschiede bestehen also aus folgenden Momenten: Träger dick, dann wenig; oder dünn, dann viele; Kröpfe nicht elongat, dann hyalin; oder elongat, dann schwarz pigmentiert; Köpfe dick oder dünn.

Zur Kritik der Bedeutung der Unterschiede ist es von Wichtigkeit, die Kulturen einmal auf horizontal erstarrtem Agar wachsen zu lassen. Fig. 7 gibt ein Bild davon. Über die genannte Art der Kultur ist schon früher gesprochen worden (Flora, N. F. Bd. VII, pag. 280), Sie veranlaßt vor allem die Bildung nur einer einzigen Trägerserie.

Der erste Blick auf Fig. 7 zeigt den gänzlichen Mangel elongater Kröpfe. Die Träger kommen sehr plötzlich zur Fruktifikation und

zeigen ausnahmslos kurze Kröpfe. Desto deutlicher ist dafür das Wachstum der Träger und die Art der Verkrümmungen.

Unserer ersten Serie entspricht das Urmycel $\boxed{26}$ 3 und der heterocaryotische piloboloides XXXIV; $\boxed{25}$ 11, ein Geschwistermycel von $\boxed{25}$ 1, weicht etwas ab. Die Kulturen tragen wenige dicke, schwach und un-

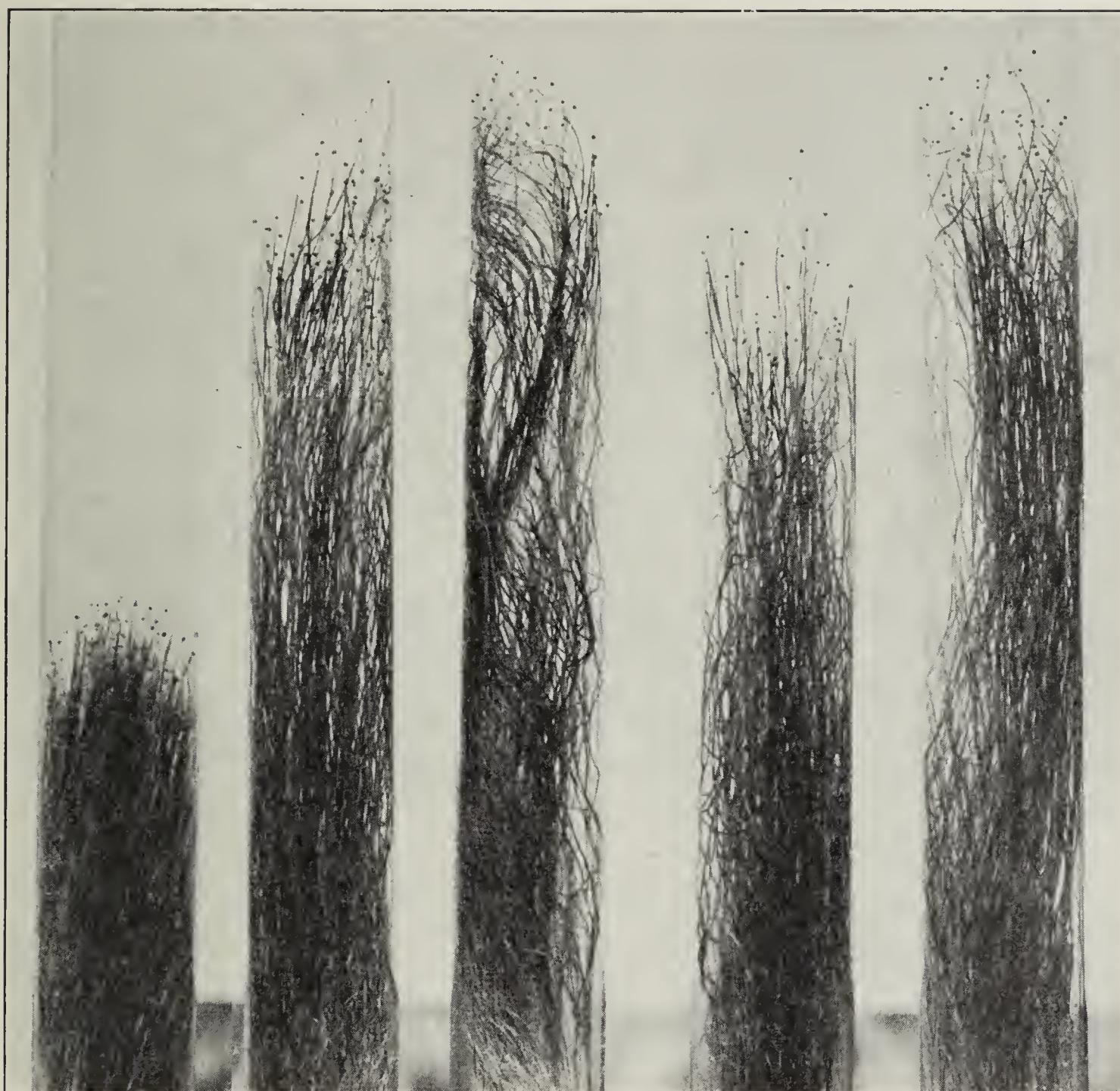
p V₁ $\boxed{26}$ II₃ $\boxed{25}$ II₁ $\boxed{8}$ V₁ $\boxed{23}$ II₁₃

Fig. 6. Urmycelien der ersten Zygosporangien-

regelmäßig verkrümmte Träger, die auch hier wieder schwach pigmentiert erscheinen. Sie fruktifizieren wieder frühzeitig. Alle anderen Mycelien, ausgenommen die Hemmungsform nanellus $\boxed{22}$ n (conf. pag. 372) zeigen scharf die täglichen Verkrümmungen und unterscheiden sich durch die späte, bei den ans Licht kommenden Trägern plötzlich eintretende Fruktifikation. Unsere elongaten Urmycete haben also

bei dieser Kulturform ebenso wie der auf vegetativem Wege entstandene elongatus (Fig. 7, elongatus XII, 1) ihr Aussehen beträchtlich geändert.

Eine Gegenüberstellung der Resultate der verschiedenen Formen der Kultur folgt nachstehend:



[22] II_n [18] II₁₁ [26] II_s [24] II₇ elo. IX₁
generation auf schief erstarrtem Agar.

Serie I (piloboloides-Formen).

Agar schiefl.
Zahlreiche Träger.
Verschiedene Trägerserien.
Schwache Verkrümmung.
Schwache Pigmentierung.

Agar horizontal.
Wenig zahlreiche Träger.
Eine Hauptserie.
Schwache Verkrümmung.
Schwache Pigmentierung.

| | |
|-------------------------------|---------------------------------|
| Agar schief. | Agar horizontal. |
| Frühe Fruktifikation. | Frühe Fruktifikation. |
| Kurze Kröpfe. | Kurze Kröpfe. |
| Starke sekundäre Verzweigung. | Schwache sekundäre Verzweigung. |

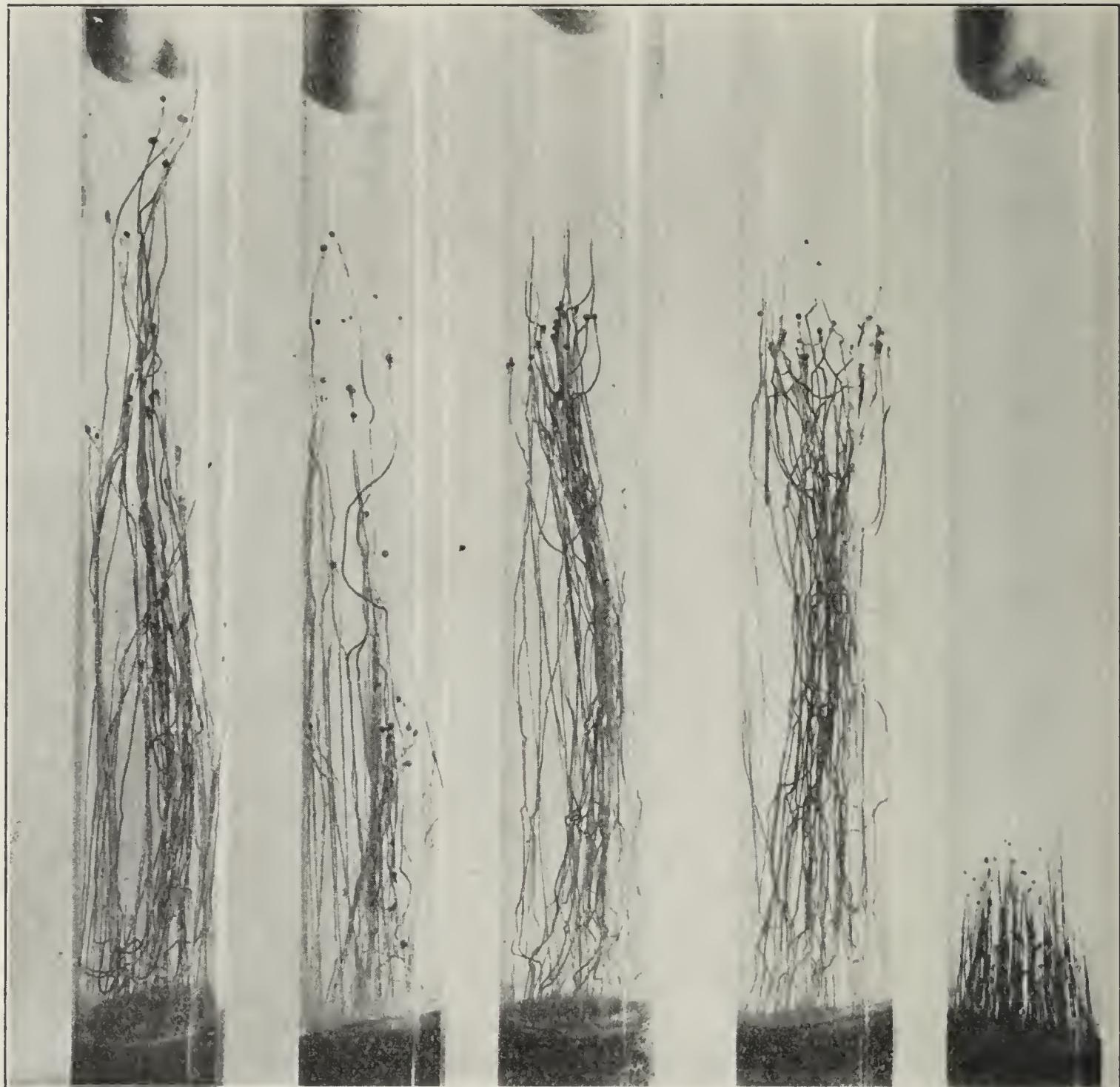
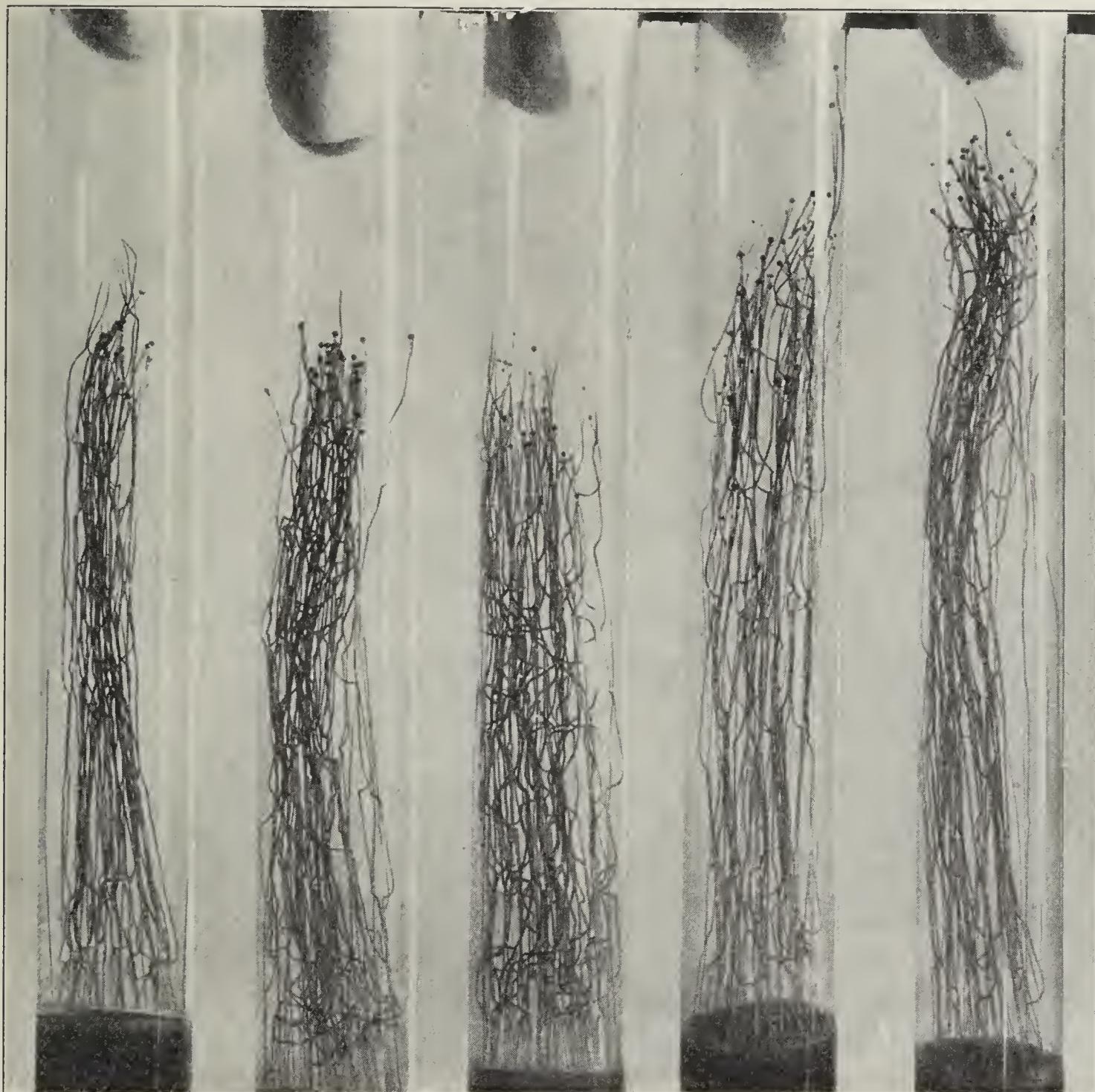


Fig. 7. Urmycelien der ersten Zygosporen-Serie II (piloboloides-elongatus ähnliche Formen).

| | |
|-----------------------------|---------------------------|
| Agar schief. | Agar horizontal. |
| Zahlreiche Träger. | Wenig zahlreiche Träger. |
| Verschiedene Trägerserien. | Eine Hauptserie. |
| Verkrümmungen unregelmäßig. | Verkrümmungen regelmäßig. |
| Starke Pigmentierung. | Starke Pigmentierung. |

| | |
|-----------------------|------------------------------------------------|
| Agar schief. | Agar horizontal. |
| Späte Fruktifikation. | Sehr späte Fruktifikation. |
| Kröpfe elongat. | Kröpfe kurz oder länglich, aber nicht elongat. |



[18] VI₁₁

[26] V₈

[24] VI₇

[22] V₂₂

elo. XII₁

generation auf horizontal erstarrtem Agar.

Da die Beherrschung der vorkommenden Unterschiede im Interesse der Kritik ihrer Bedeutung nötig erschien, wurden genaue Vergleichskulturen der aus der Zygote erhaltenen piloboloides-Rassen unter Beobachtung und Protokollierung angestellt, wovon im Anhang (pag. 444) bis 448 eine Probe gegeben werden soll.

Resumieren wir, so kehren bei den reinen Urmycelien aus den Zygosporen die beiden schon von heterocaryotischen piloboloides und

vom vegetativ von jenen abgespaltenen homocaryotischen piloboloides-*elongatus* bekannten Charaktere wieder. Sie sind wie die Nachkommenschaft der Zygospore [26] beweist, deren Ursporen beide Formen nebeneinander und konstant ergaben, selbständige Qualitäten, die aber bei einer Reihe von Abkömmlingen anderer Zygosporen, mit gewissen neuen Qualitäten (z. B. der relativen Dicke der Träger) gemischt, nicht mehr rein erscheinen.

Da die Analyse dieser untergeordneten Eigenschaften außerordentlich schwer erschien, beschränkte ich mich bei der Feststellung der Ge-

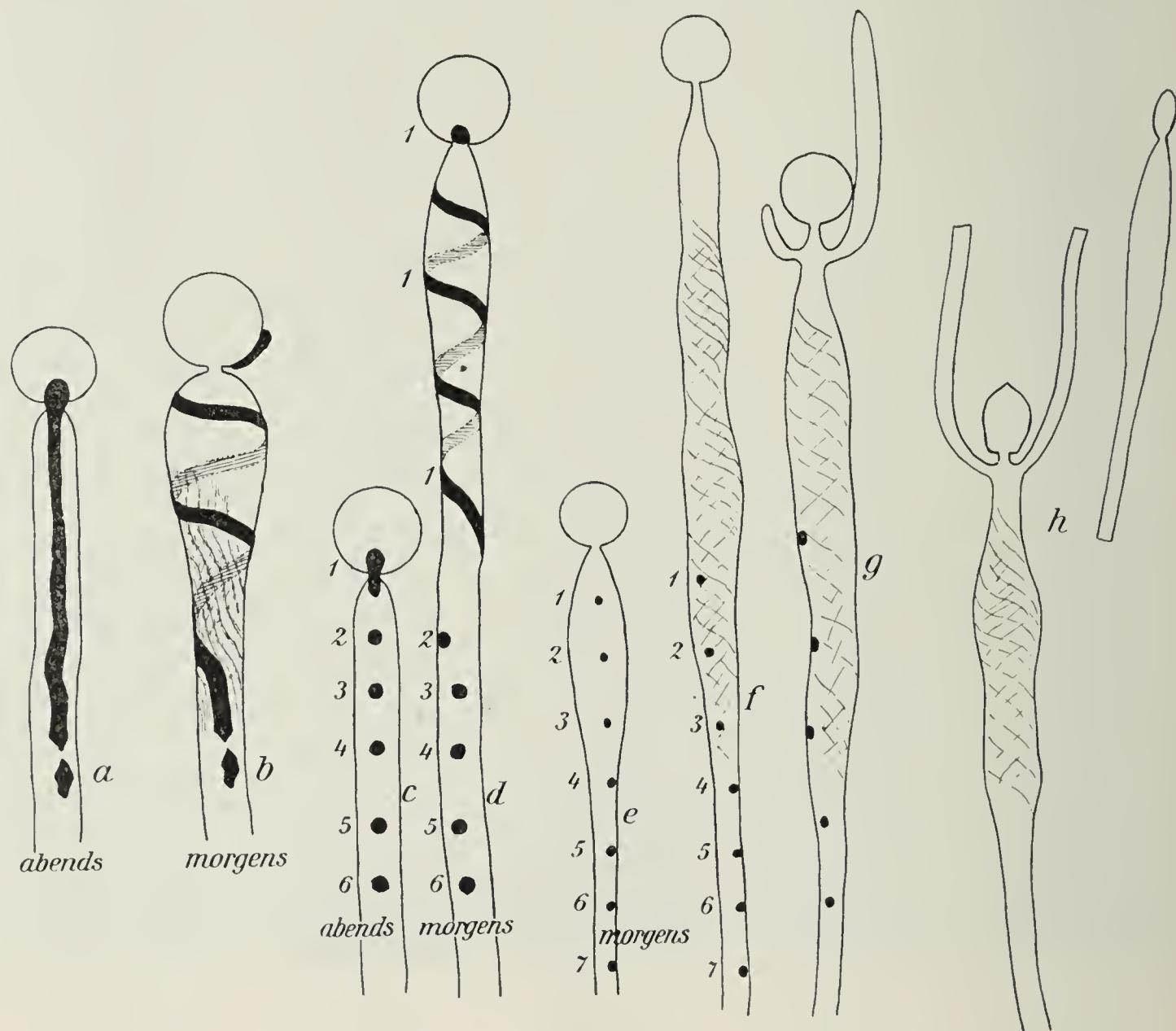


Fig. 8. Zur Entstehung der piloboloides-, piloboloides & nitens-, und der elongaten piloboloides-Kräpfen. Erklärung p.

setze der Erblichkeit auf die Unterscheidung von piloboloides und nitens, wobei ich unter piloboloides alle Formen mit Kräpfen, elongaten oder nicht elongaten verstand.

Da jemand den Einwand machen könnte, die elongaten Formen seien wegen ihrer Tendenz zur Streckung des Kropfes Übergänge zu nitens, wurde das Phänomen der Kropfbildung genauer untersucht.

Bringt man gegen Abend an einem jungen, noch nicht bekropften, doch schon mit Kopf versehenen *piloboloides*-Träger einen vertikalen Strich aus Tusche¹⁾ an (Fig. 8 *a*), so entwickelt sich der Träger manchmal normal weiter. Am nächsten morgen (Fig. 8 *b*) ist unter einer schwachen Streckung (etwa ein Fünftel der Länge des mit Tuschestrich versehenen Trägerteils) die Entstehung des Kropfes vor sich gegangen. Die Tuschelinie ist dabei zu einer von links nach rechts verlaufenden Spirale aufgewickelt worden, was über die Natur der Dehnung der Membran Aufschluß gibt. Sie erfolgt in einer zur Achse des Trägers stark geneigten Richtung. Die Neigung nimmt von unten nach oben stark zu. Das am Abend die ganze Innenwand des Trägers bedeckende Plasma ist morgens nach der Dehnung der Membran in einzelne Stränge aufgelöst, die ebenfalls, wenn auch schwächer, der Torsion des Trägers gefolgt sind.

Fig. 8 *c* und *d* zeigen die gleichen Stadien an einem Übergangsträger zwischen *piloboloides* und *nitens*. Er ist abends in gleichen Abständen mit Tuschepunkten versehen worden, deren oberster das Köpfchen und den obersten Teil des Halses berührt. Dieser kurze Halsteil ist am Morgen um ein Vielfaches seiner Länge gestreckt ebenso torquiert und schwach angeschwollen. Die starke Streckung zeigt, daß es sich hier und vielleicht auch bei der beschriebenen Verdickung des *piloboloides*-Kropfes um eine Art von interkalarem Wachstum handeln dürfte, bei dem die Einlagerung der neuen Substanz entsprechend der spiraligen Micellarstruktur erfolgt. Zwischen dem unteren Teil des Punktes 1 und Punkt 2 ist die Streckung nur noch sehr gering und die Torsion schwächer wie oben. Noch tiefer zwischen 2 und 3 ist keine Streckung, aber noch eine schwache Torsion zu bemerken.

Zum Vergleich mit den vorigen zeigt Fig. 8 *e* einen elongaten Träger des *piloboloides*-*elongatus*. Die Punktierung ist morgens so angelegt, daß die Distanz zwischen der obersten Stelle des Halses und dem ersten Punkt gleich der zwischen den übrigen Punkten ist. (Punkt 1 wie vorher auf der obersten Stelle des Halses anzubringen, ist vermieden worden, weil es bei seinem Vorhandensein nur selten zur normalen Entwicklung und meistens zu traumatropischen Krümmungen kommt.) Innerhalb 24 Stunden erfolgt eine bedeutende Streckung unter starker unregelmäßiger Auftreibung und Torsion (Fig. 8 *f*). Kommt die Streckung nach 24 Stunden oder gar erst dem Vielfachen

1) Der Tusche ist etwas Syndeticon beizumischen.

dieser Zeit zum Stillstand, so entstehen die Verzweigungen am Halse des Trägers (Fig. 8 *g, h*).

Die folgende Tabelle II soll diese Verhältnisse illustrieren.

Tabelle II.

| Tag | nitens | piloboloides | nitens & piloboloides | piloboloides- elongatus |
|-------------------------------|-----------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------|
| 1. Tag, mittags bis abends | Stillstand des Spitzenwachstums, Kopfbildung | desgl. | desgl. | desgl. |
| 2. Tag, morgens | Kopf reif, Streckung, Torsion | Kopf reif, starke regelmäßige Auf- treibung, Torsion | Kopf reif, Streckung, schwache regel- mäßige Auf- treibung, Torsion | Kopf reif, schwache regel- mäßige Auf- treibung, Torsion |
| 3. Tag, morgens | Streckung, Torsion | Beginn der sekundären Verzweigung | Streckungs- stillstand | Streckung, starke unregel- mäßige Auf- treibung, Torsion, Schwärzung |
| 4. Tag, morgens | Streckung, Torsion, dann: Streckungs- stillstand | Spitzen- wachstum der sekundären Äste | | Streckungs- stillstand, Beginn der sekundären Verzweigung |
| 5. Tag, mittags bis abends | | Kopfbildung der sekundären Äste usw., wie am 2. Tage | | Spitzenwachstum der sekundären Äste usw. |

Die scheinbare Ähnlichkeit der elongaten piloboloides-Rassen mit nitens beruht also allein auf der mehr oder weniger starken Streckung des piloboloides-Kropfes. In allen anderen Eigenschaften, wie Wachstumsperioden der Träger, Verkrümmungen, Aufreibung des Sporangienhalses, sekundärer Schwärzung und Verzweigung, sind sie echte piloboloides, was die Aufgabe der Unterscheidung von piloboloides und piloboloides-elongatus bei den weiteren Vererbungsexperimenten rechtfertigen mag.

Ehe mit der Schilderung dieser begonnen werden kann, bleibt noch die Frage zu beantworten, ob eine aus der Zygosporre stammende homocaryotische piloboloides-Rasse sich durch eine mechanische Vermischung mit nitens-Plasma und -Kernen heterocaryotisch machen lässt, und ob die sonderbare Affinität, die bei den bis jetzt bekannten hetero-

caryotischen piloboloides zwischen den Komponenten zum Ausdruck kam, auch zwischen den Kernen der homocaryotischen Formen existiert, oder ob jetzt eine Abspaltung reiner Mycelien eintritt.

F. Mechanische Kombination des homocaryotischen piloboloides aus der Zygospore mit dem homocaryotischen nitens zu heterocaryotischem Mycel.

Es wird eine Mixochimäre hergestellt zwischen piloboloides — (18) und nitens St. —, und zwar wird ein piloboloides-Träger in einen nitens-Träger ausgequetscht. Ein regeneriertes piloboloides-Sporangium wird am 24. Nov. 1912 ausgesät. Die Sporen keimen langsam, aber sehr regelmäßig. Auf der Platte treten piloboloides- und nitens-Träger auf. 18 auspikierte Mycelien ergeben am 11. Dez. 1912:

3 nitens & piloboloides,
12 piloboloides & nitens,
3 piloboloides.

Die Mischung ist also normal vollzogen, die Mischungsmycelien zeigen die üblichen Charaktere. Es bleibt die Frage der Auflösbarkeit der heterocaryotischen Mycelien bestehen, die wir, außer bei neutralen Mycelien, nur bei der Varietas plicans nach der nitens-Seite hin, aber nicht bei piloboloides bejahen mußten.

Mittel ist hier wieder die bestimmt gerichtete Selektion nach piloboloides und nitens, bei der immer Sporangien der einen oder anderen Form auf die Platte direkt ausgesät werden.

| | | | |
|--------------------------------------------------------------------------------------|----------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|
| I nitens- und piloboloides-Kultur nitens-Sporangium. | 10. Dez. 1912. | I nitens- und piloboloides-Kultur, piloboloides-Sporangium. | 15. Dez. 1912. |
| II n. ca. $\frac{9}{10}$ nitens-, $\frac{1}{10}$ piloboloides-Träger auf der Platte. | 10. Dez. 1912. | II p. ca. $\frac{1}{3}$ piloboloides-, $\frac{2}{3}$ nitens-Träger auf der Platte. | 15. Dez. 1912. |
| III n. 15. Jan. 1912. ca. 500 nitens-Träger, ein piloboloides-Träger. | 15. Jan. 1912. | III p. 18. Dez. 1912. Wenige Mycelien auf der Platte, Verhältnis unbekannt, piloboloides- und nitens-Träger. | 18. Dez. 1912. |
| IV n. 18. Dez. 1912. Nur nitens-Träger. | 18. Dez. 1912. | IV p. 23. Dez. 1912. ca. $\frac{3}{4}$ piloboloides, $\frac{1}{2}$ nitens. | 23. Dez. 1912. |
| V n. 25. Dez. 1912. Nur nitens-Träger. | 25. Dez. 1912. | V p. 8. Jan. 1913. Zahlreiche nitens-, einzelne piloboloides-Träger. | 8. Jan. 1913. |

| | | | |
|---------|--------------------|---------|---------------------------------------------------------------------------------------|
| VI n. | 8. Jan. 1913. | VI p. | 13. Jan. 1913. |
| | Nur nitens-Träger. | | Sehr zahlreiche nitens-, einzelne piloboloides-Träger. |
| VII n. | 13. Jan. 1913. | VII p. | 17. Jan. 1913. |
| | Nur nitens-Träger. | | Überwiegend nitens-, wenige piloboloides-Träger. |
| VIII n. | 17. Jan. 1913. | VIII p. | 28. Jan. 1913. |
| | Nur nitens-Träger. | | Nur an sehr dichter Stelle der Aussaat zwei kleine piloboloides-Träger, sonst nitens. |
| | | IX p. | 2. Feb. 1913. |
| | | | ca. $\frac{1}{5}$ piloboloides, $\frac{4}{5}$ nitens. |
| | | X p. | 10. Feb. 1913. |
| | | | ca. $\frac{1}{10}$ piloboloides, $\frac{9}{10}$ nitens. |

Obiger Selektionsversuch zeigt zunächst, daß die künstliche Bindung zwischen nitens St. — und piloboloides — [18] keine dauernde ist, wie bei dem heterocaryotischen piloboloides +. Nitens spaltet wie bei der var. plicans leicht heraus. Piloboloides läßt sich anscheinend aus der Kombination nur noch schwer erhalten. Selbst bei fortwährender Selektion unter Abimpfung der piloboloides-Sporangien kommt man der Gefahr nahe, ihn zu verlieren.

Die Analogie mit der var. plicans ist also eine vollständige.

Schon früher wurde die Ansicht ausgedrückt, daß der aus der Claußen'schen Kultur isolierte piloboloides im Anfang ein ebensolches Verhalten gezeigt haben, aber durch die langdauernde entgegengesetzte Selektion aus einer labil-heterocaryotischen in eine stabil-heterocaryotische Form übergegangen sein könnte.

Hier hätte man die Probe machen können, indessen mußte sie anderer wichtigerer Arbeiten wegen vorderhand verschoben werden.

Jedenfalls ist durch den Versuch festgestellt, daß sich Mischungen von rein homocaryotischen Formen vornehmen lassen, bei denen die eine nur schwer oder gar nicht mehr abspaltbar ist, was auch hier auf die Wirksamkeit gewisser, die normale dem Wahrscheinlichkeitsgesetz entsprechende Entmischung der Kernsorten hemmender Faktoren schließen läßt.

IV. Die Kreuzung der homocaryotischen Variante mit der Stammform.

A. Die zweite Zygosporengeneration.

Nachdem bei der ersten Zygosporengeneration festgestellt war, daß die Sporen der Keimsporangien in den meisten Fällen homocaryo-

tische *piloboloides*-Rassen ergeben, und nachdem diese zur Verfügung standen, konnte zur Kreuzung reiner homocaryotischer Formen geschritten werden.

Die Kulturen von verschiedenen *piloboloides*- und *nitens*-Individuen, die die Zygosporen lieferten, wurden auf schief erstarrtem Würzeagar in der Weise angesetzt, daß je ein Individuum einer Sporenaus- saat von + Mycel neben ein solches von — Mycel geimpft wurde.

Die Kulturen wurden dunkel aufbewahrt. Eine regelmäßige Keimung der im Okt. 1912 gebildeten Zygosporen trat bei einem Vorversuch im Mai 1913 ein. Leider wurden die Kulturen erst im Herbst 1913 genau untersucht. Es stellte sich heraus, daß die Regelmäßigkeit der Keimung und vielleicht auch die Lebensfähigkeit der Ursporen stark beeinträchtigt war.

Von 125 ausgesäten Keimsporangien erhielt ich nur etwa bei 30 eine regelmäßige Keimung der Ursporen. Der Begriff Regelmäßigkeit bezog sich hier auf die bei der Plattenaussaat festgestellte Zahl der aberrativen und steckenbleibenden Mycelien, die in den analysierten Fällen etwa 5 % nicht überstieg. Eine Kontrolle der Zahl der überhaupt nicht keimenden Ursporen wurde nicht vorgenommen.

Die wichtigste Feststellung an dieser Zygotengeneration sei gleich erwähnt. Sie betrifft die Keimsporangien, deren Form uns als äußere Eigenschaft der diploiden Phase besonders wichtig erschien.

piloboloides (a. d. Zygospore *piloboloides* \times *nitens*) \times *piloboloides* (a. d. Zygospore *piloboloides* \times *nitens*) gibt nur *piloboloides*-Keimsporangien und Nachkommenschaft.

nitens (a. d. Zygospore *piloboloides* \times *nitens*) \times *nitens* (a. d. Zygospore *piloboloides* \times *nitens*) gibt nur *nitens*-Keimsporangien und Nachkommenschaft.

Damit ist der Beweis für die Gametennatur der *Phycomyces*rassen erbracht; die genannten Kombinationen sind Homozygoten.

piloboloides \times *nitens* und *nitens* \times *piloboloides* erzeugen Heterozygoten mit unvollkommener Dominanz des *nitens*. Ein höherer Prozentsatz Keimsporangien sind *nitens*, ein niedriger *piloboloides*. Genauer werden diese Verhältnisse bei der dritten Zygosporengeneration besprochen werden.

Die folgenden Tabellen III und IV stellen die Inhalte der Keimsporangien von 30 Zygosporen zusammen. Alle wurden durch Auspikieren von Einzelindividuen und Kritik der Aussaatplatte untersucht.

Die Nummern 96 und 97 (zwei Sporangien derselben Zygospore, 105, 106, 108, 109, 110, 111, 114, 115 stammen von der Kreuzung

[22] III 22 (*piloboloides* +) \times St. (*nitens*) —.

Die Nummern 15, 49, 50, 51, 53, 55, 91 aus der Kreuzung

[18] I 7 (*piloboloides* —) \times Cl. (*nitens*) +.

Beide Zygosporenkulturen sind die einzigen, deren Keimsporangien einen guten Durchschnitt in der Regelmäßigkeit der Keimung besaßen. Die übrigen Nummern stammen aus der Kreuzung verschiedener Gameten der ersten Zygosporengeneration.

Zu den Tabellen III und IV läßt sich folgendes bemerken: Alle neutralen Mycelien, die bei den Aussaaten der untersuchten Keimsporangien von 30 Zygosporen auspikiert wurden, sind eingetragen. Wir finden sie bloß bei drei Zygosporen: 1, 12, 32, also bei 10 % der untersuchten. Sie sind die einzigen heterocaryotischen Mycelien unter über 600 isolirten Individuen. Heterophäne Mycelien kommen nicht vor. Man kann also sagen:

Das Auftreten heterocaryotischer (neutraler oder heterophäner) Mycelien aus der Zygospore ist bei *Phycomyces nitens* eine Anomalie, die sich durch die Amphimixis bis zu einem gewissen Grade entfernen läßt.

Die Kreuzung von *piloboloides* + mit *piloboloides* —.

Beide Eltern sind jeweils Gameten der ersten Zygosporengeneration. Sie unterscheiden sich nur im Geschlecht. Infolgedessen kann nur ein Austausch der Geschlechtsqualitäten stattfinden. Dabei gibt es einmal den „*Phycomycestypus*“ (Tabelle III, II). Beide Gametensorarten treten wieder auf (p + und p —). Zum anderen den „*Mucor mucedo*-Typus“. Nur eine der beiden Gametenarten tritt auf, die andere wird unterdrückt (p + oder p —) (Tabelle III, I).

Die Zahlenverhältnisse im ersten Fall (Tabelle III, II) ergeben, wenn man die sechs untersuchten Keimsporangieninhalte zusammenzählt, 68, 57 p + und 51, 40 p — Mycelien.

Bei fünf Keimsporangien herrscht zwischen den Gameten das Verhältnis 2:3, bei einem 1:1. Auf eine Erklärung muß verzichtet werden.

Die Kreuzung *piloboloides* + mit *nitens* — und, *nitens* + mit *piloboloides* —.**Tabelle III.**

Zweite Zygosporengeneration.

piloboloides + \times *piloboloides* — (nur pil.-Keimsporangien).

| Gefundene Zahlen | Auf je 20 berechnet |
|-------------------------------|---------------------|
| I. Monokrat: | |
| 7 19 p + | 20 p + |
| * 10 19 p — | 20 p — |
| 9 21 p — | 20 p — |
| II. Dikrat: | |
| 3 12 p + 6 p — | 13,33 p + 6,66 p — |
| 4 11 p + 17 p — | 7,86 p + 12,14 p — |
| * 12 11 p + 7 p — (1 neutral) | 12,22 p + 7,77 p — |
| 6 12 p + 8 p — | 12 p + 8 p — |
| 1 10 p + 6 p — (1 neutral) | 12,5 p + 7,5 p — |
| * 32 8 p + 7 p — (4 neutral) | 10,66 p + 9,33 p — |
| | 68,57 p + 51,40 p — |

Tabelle IV*piloboloides* + \times *nitens* — und *nitens* + \times *piloboloides* —.

| Gefundene Zahlen | Auf je 20 berechnet |
|---------------------------|---------------------|
| I. Monokrat: | |
| ⁿ 91 ** 21 p + | 20 p + |
| ^p 55 ** 20 p + | 20 p + |
| ^p 15 ** 20 p + | 20 p + |
| ⁿ 51 ** 18 p + | 20 p + |
| ^p 2 9 p — | 20 p — |
| ⁿ 49 ** 19 n — | 20 n — |
| ⁿ 106 20 n — | 20 n — |

* Keimung der Ursporen nicht ganz regelmäßig.

**) Zygosporen aus der Kreuzung nit. + \times pil. —; alle übrigen aus pil. + \times nit. —.

Tabelle IV (Fortsetzung).

| Gefundene Zahlen | | | Auf je 20 berechnet |
|---------------------|------------|---------------------|-----------------------------------------|
| II. Hemiiisodikrat: | | | |
| $\frac{p}{5}$ | 9 n + | 8 n — | 10,58 n + 9,41 n — |
| $\frac{n}{50}$ | 13 p + | 7 p — | 13 p + 7 p — |
| $\frac{n}{110}$ | 17 p + | 3 p — | 17 p + 3 p — |
| III. Heterodikrat: | | | |
| $\frac{p}{83}$ | 2 p + | 20 n — | 1,82 p + 18,18 n — |
| $\frac{n}{105}$ | 17 p + | 3 n — | 17 p + 3 n — |
| $\frac{pn}{101}$ | *** 35 p + | 5 n — | 17,5 p + 2,5 n — |
| $\frac{pn}{102}$ | . | . | |
| $\frac{pp}{96}$ | *** 16 n + | 15 p — | 10,32 n + 9,68 p — |
| $\frac{97}{97}$ | . | . | |
| $\frac{p}{109}$ | 17 n + | 3 p — | 17 n + 3 p — |
| $\frac{p}{84}$ | 12 n + | 9 p — | 11,42 n + 8,57 p — |
| | | | 75,06 + 44,93 — |
| | | | 62,42 n 57,57 p |
| IV. Tetrakrat: | | | |
| $\frac{n}{114}$ | ** 3 n + | 7 n — 3 p + 3 p — | 3,75 n + 8,75 n — 3,75 p + 3,75 p — |
| $\frac{p}{111}$ | 10 n + | 2 n — 8 p + ? | 10 n + 2 n — 8 p + |
| $\frac{n}{108}$ | 5 n + | 11 n — 1 p + 3 p — | 5 n + 11 n — 1 p + 3 p — |
| $\frac{n}{115}$ | 2 n + | 3 n — 15 p + 5 p — | 1,6 n + 2,4 n — 12 p + 4 p — |
| $\frac{n}{114}$ | 15 n + | 12 n — 12 p + 3 p — | 7,14 n + 5,71 n — 5,71 p + 1,43 p — |
| | | | 27,49 n + 29,86 n — 30,46 p + 12,18 p — |

***) Bei diesen Zygosporen wurde je ein primäres und ein sekundäres Keimsporangium untersucht $\frac{101}{101}$ (primäres Sporangium) enthielt: 18 p +, 2 n — $\frac{102}{102}$ (das sekundäre Keimsporangium der gleichen Zygospore): 17 p +, 3 n —. Ebenso $\frac{96}{96}$: 4 nit. +, 7 pil. —; $\frac{97}{97}$ 12 nit. +, 8 pil. —.

**) Cf. Anm. vorige Seite.

*) Keimung der Ursporen nicht ganz regelmäßig.

Bei jeder Kreuzung sind unter der Voraussetzung der Mehrkernigkeit der Zygospore 4 Gameten mit verschiedener Faktorenkombination möglich: $p+$, $p-$, $n+$, $n-$. Es können eine Anzahl von ihnen ausfallen, und die Keimsporangien können sein:

- A. Monokrat. Alle Gameten sind einer Art, $p+$ oder $p-$ oder $n+$ oder $n-$ (Tabelle IV, I).
- B. Dikrat. Von den 4 möglichen Gameten werden nur 2 gebildet und zwar können dikratische Keimsporangien sein:
 - a) Hemiisodikrat: Die Keimsporangien enthalten Sporen einer der Elternformen in beiden Geschlechtern oder beider Elternformen in einem Geschlecht. Der erste Fall liegt auf Tabelle IV, II vor, der zweite ist bei der ersten Zygogeneneration (pag. 381) eingetreten.
 - b) Heterodikrat: Variante und Stammform treten im entgegengesetzten Geschlecht auf (Tabelle IV, III).
- C. Tetrakrat: Alle 4 Kombinationsmöglichkeiten finden sich nebeneinander.

Bei den Monokraten (Tabelle IV, I) fällt es auf, daß 5 aus der Kreuzung *nitens* + \times *piloboloides* — stammende Keimsporangien Sporen enthalten, in denen das Geschlecht gegenüber den Eltern vertauscht worden ist. 4 erzeugen $p+$, 1 $p-$ Sporen.

Bei den 3 hemiisodikraten Keimsporangien kommen die Gametenverhältnisse 1:1, 2:3, 1:6 vor.

Bei den heterodikraten findet man das Verhältnis 1:6 dreimal, das 1:1 einmal unter 6 Keimsporangien. Die Zusammenzählung von allen 6 auf 20 abgerundeten Keimsporangiumsinhalten ergibt 62,42 *nitens*, 57,57 *piloboloides*-Sporen, für die Summen der isolierten Varianten ergibt sich also das Verhältnis 1:1, für die der Geschlechter mit 75,06 + und 44,93 — Sporen, ein ziemlich davon abweichendes.

Bei den Tetrakraten¹⁾ läßt sich mit der Zusammenzählung der Inhalte der einzelnen Keimsporangien an p und n , und an + und — Sporen nicht viel anfangen. Es kommen die Verhältnisse 1:2 viermal, 2:3 dreimal, 1:4 zweimal und 1:6 einmal vor.

Zählt man die aus 5 tetrakaten Keimsporangien erhaltenen Ursporen jeder Kathgorie zusammen, so erhält man das theoretische

1) Das Keimsporangium III hat wahrscheinlich noch p -Sporen enthalten, aber in zu geringer Zahl, als daß sie unter 20 auspikierten Mycelien aufgetreten wären. Natürlich kann es sich auch um eine trikrate Zygote handeln, deren Nichtexistenz nicht bewiesen ist.

Resultat 27,49 n+, 29,86 n-, 30,46 p+, 12,18 p-. Es erscheinen also alle Möglichkeiten im Durchschnitt gleich häufig mit Ausnahme von p-. Diese Kombination ist aber bei 4 von den 5 Zygoten eine Neukombination insofern sie aus der Kreuzung $p+ \times n-$ stammen, und könnte deshalb seltener auftreten. Leider liegt nicht mehr untersuchtes Material vor.

Die wichtigste Feststellung bei dem Vererbungsmodus des Phycomyces ist zweifellos die Tatsache, daß in manchen Zygoten **alle 4 theoretisch zu fordern den Gameten auftreten** und zwar in ziemlich gleichmäßigen Zahlen, so daß man beim Isolieren von 20 Mycelien meistens alle Kombinationen erhält.

Es eröffnet sich hier vielleicht die Möglichkeit, durch Züchtung in mehreren weiteren Generationen Rassen zu erhalten, die sich einfacher verhalten und vollkommen verlustlose Aufspaltung der Charaktere in den Gameten als regelmäßige Erscheinung zeigen, oder andere, die die verschiedenen Formen des Gametenausfalles regelmäßiger ausführen, deren Zygosporen also alle mono-, hemiisodi- und heterodikrat sein werden.

Vielleicht wird es dann auch möglich sein, cytologische Unterschiede bei den verschiedenen Typen aufzudecken.

B. Die dritte Zygosporengeneration.

Von der Zygospore [53] wurden erhalten:

3 nitens+, 7 nitens-, 3 piloboloides+, 3 piloboloides-.

Alle Formen sind konstant. Am 27. Nov. 1913 wurden gekreuzt:

1. pil. + \times pil. -,
2. nit. + \times nit. -,
3. pil. + \times nit. -,
4. nit. + \times pil. -.

Die Zygosporen werden am 22. Mai 1914 einzeln nach der Entfernung der Tragäste ausgelegt. Am 2. Juni 1914 haben gekeimt:

1. p+ \times p-. Von 55 Zygosporen 54, also 98 %, alle mit piloboloides-Sporangien mit sekundären und tertiären Ästen.
2. n+ \times n-. Keimen etwas langsamer: Bis 30. Juni sind vorhanden: 44 Keime mit von 50 Zygosporen, also 88 %. Alle mit nitens-Sporangien.
3. p+ \times n-. Von 51 Zygosporen keimten 35, also 69 %. Alle mit nitens-Sporangien; nitens dominant!

4. $n+ \times p-$. Von 52 Zygosporen keimen 49, also 94 %. 46 mit *nitens*-, 3 mit *piloboloides*-Sporangien.

In einem zweiten Fall werden am 20. Juli 1914 ganze Klumpen von Zygosporen ausgelegt. Am 5. Aug. 1914 haben schätzungsweise gekeimt:

1. $p+ \times p-$ ca. 240 mit *piloboloides*-Sporangien.
2. $n+ \times n-$ ca. 600 mit *nitens*-Sporangien.
3. $p+ \times n-$ ca. 330 mit *nitens*-, 8 mit *piloboloides*-Sporangien.
4. $n+ \times p-$ ca. 360 mit *nitens*-, 3 mit *piloboloides*-Sporangien.

Die *piloboloides*-Sporangien bei den Kreuzungen $p+ \times n-$ und $n+ \times p-$ belaufen sich also auf einige wenige (1–6) Prozent der Gesamtzahl. Es herrscht fast vollständige Dominanz von *nitens*.

Bei der Sporenaussaat der Keimsporangien der dritten Zygosporengeneration wurde insofern genauer, als bisher verfahren, als sowohl die Zahl der nicht keimenden Sporen, als auch die der aberrativen (resp. auf dem Blasenstadium verbleibenden) Sporen festgestellt und bei den einzelnen Keimungen berücksichtigt wurde.

Tabelle V (dritte Zygosporengeneration)

||53| *piloboloides* + \times ||53| *nitens* -.

| Nummer: | Auspikierte Mycelien: | Regelmäßigkeit der Sporenkeimung geschätzt: |
|---------|-------------------------------------------------|---------------------------------------------|
| 12 | 11 <i>p-</i> | ca. 95 % |
| 11 | 4 <i>p+</i> 16 <i>n-</i> | ca. 90 % |
| 21 | 13 <i>p+</i> 7 <i>n-</i> | ca. 95 % |
| 23 | 9 <i>p+</i> 11 <i>n-</i> | ca. 90 % |
| 9 | 13 <i>n+</i> 7 <i>n-</i> | ca. 95 % |
| 16 | 1 <i>p+</i> 8 <i>p-</i> 6 <i>n+</i> 5 <i>n-</i> | ca. 95 % |

(Tabelle VI siehe pag. 402.)

Das Resultat der Rückkreuzung der aus Zygospore ||53| stammenden *piloboloides* und *nitens* weicht in einem von dem der früheren ab. Auffallend ist vor allem die Erscheinung, daß die den Elterngameten entsprechenden Kombinationen bei den dikraten Keimsporangien häufiger auftreten. Es liegt nahe, an die zweifellos vorhandene Möglichkeit apogamen Kerndurchgangs durch die Zygospore zu denken, wenigstens bei den Keimungen, bei denen ganz ungewöhnliche Zahlenverhältnisse,

Tabelle VI.
 $\text{[153]} \text{ nitens} + \times \text{[153]} \text{ piloboloides} -$.

| Nummer: | Auspikierte Mycelien: | Regelmäßigkeit der Keimung in Proz., gezählt an je 300 Sporen und auf ganze Zahlen abgerundet: |
|---------|--------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 31 | 13 n+ 7 p- | 97 % |
| 32 | 19 n+ 1 p- | 80 % |
| 39 | 12 n+ 9 p- | 94 % |
| 33 | 9 n+ 11 p- | 86 % |
| 40 | 13 p+ 8 n- | 99 % |
| 30 | 1 n+ 9 n- ? 10 p- | 99 % |
| 35 | 5 n+ 11 n- (1 p neutral)? 3 p- | 90 % |
| 38 | 15 n+ 1 n- (1 p neutral)? 4 p- | 98 % |
| 37 | 7 n+ 5 n- 7 p+ 1 p- | 92 % |
| 34 | 6 n+ 1 n- 10 p+ 3 p- | 95 % |

wie etwa 32 mit 19:1 sie aufweist, vorliegen. Immerhin tritt bei einigen dikraten Keimsporangien noch Austausch der Charaktere ein und es liegen sogar eine Anzahl tetrakrater Keimsporangien vor, die die vor sich gegangene normale Kopulation wenigstens in diesen Fällen beweisen. Monokrater Keimsporangien kommen fast nicht vor.

Wo bei den dikraten Keimungen die Charaktere der Elterngameten vertauscht sind, und man also auf die stattgehabte Kopulation schließen kann, ist es in Hinsicht auf die hohe Keimungszahl der Sporen wahrscheinlich, daß der Ausfall der fehlenden Gameten vor der Sporenbildung erfolgt und nicht etwa die ausfallenden Sporen den ausgefallenen Gameten entsprechen.

Bei den tetrakaten Keimungen befinden sich 3, bei denen die bei den Eltern nicht vorhandene Kombination p+ fehlt oder bei 2 davon nur durch neutrale Mycelien vertreten scheint. Die neutralen Mycelien könnten allerdings auch dem p- beigemischten n+ ihre Entstehung verdanken. Ich kann jedoch nicht aus diesen 3 und dem bei der zweiten Zygosporengeneration aufgetretenen einen Fall auf das Vorhandensein trikrater Keimungen schließen, um die es sich ebensowohl handeln kann, als um tetrakate mit einem durch die geringe Gesamtzahl verursachten Ausfall fehlender Kombinationen. Der Möglichkeit des Vorkommens trikrater Zygosporen stehen allerdings kaum theoretische Gründe entgegen.

Am 9. Okt. 1914 werden Zygosporen anderer Gametenkreuzungen der zweiten Generation ausgelegt. Die Zygosporenkeimung ist meist sehr regelmäßig, die der Ursoren lässt, bis auf einen Fall, viel zu wünschen übrig. Bei den analysierten Keimsporangien handelt es sich um ausgesuchte Fälle mit besonders regelmäßiger Keimung.

||109| nitens+ × ||109| piloboides—.

(Gameten einer heterodikraten Zygospore.)

Es keimen von 30 Zygosporen 30, mithin 100 %, bis zum 30. Okt. 1914, 13 mit nitens-, 17 mit piloboloides- und sekundären nitens-Trägern.

Analysiert werden die Keimsporangien:

| | | | | | |
|----|----|------|----|-----|-------------|
| 41 | 14 | n -- | 6 | p + | |
| 42 | 10 | n — | 10 | p + | |
| 43 | 13 | n — | 7 | p + | |
| 45 | 11 | n + | 6 | n — | 4 p + ? |
| 44 | 4 | n + | 6 | n — | 3 p + 7 p — |
| 46 | 5 | n + | 4 | n — | 5 p + 7 p — |

Monokrate sind ebensowenig aufgetreten wie hemiisodikrate. Die Gameten der drei dikraten stellen die umgekehrten Kombinationen dar, wie die der Eltern. Die beiden tetrakraten weisen sehr gleichmäßige Zahlen auf. Nr. 45 könnte eine trikrate Zygospore gewesen sein.

||101| piloboloides+ × ||101| nitens—.

(Gameten aus heterodikrater Zygospore.)

Bis zum 10. Nov. 1914 von 30 Zygosporen 11 Keimer.

Bis zum 10. Jan. 1915 von 30 Zygosporen 30 Keimer, also 100 %, alle mit nitens-Trägern. Analysiert werden:

| | | | | | |
|----|----|-----|----|-----|-------------|
| 48 | 11 | n + | 10 | n — | |
| 47 | 1 | n + | 2 | n — | 9 p + 8 p — |

||115| piloboloides+ × ||115| nitens—.

(Gameten aus tetrakrater Zygospore.)

Bis zum 10. Jan. 1915 von 30 Zygosporen 25 Keimer, also 84 %, 20 mit nitens-, 5 mit piloboloides- und sekundären nitens-Trägern. Keimsporangien wurden nicht analysiert.

91 piloboloides + \times 49 nitens —.

(Gameten aus monokraten Zyposporen.)

Bis 10. Jan. 1915 von 30 Stück 29 Keimer, also ca. 97 %, alle mit nitens-Trägern.

Keimsporangien nicht analysiert.

105 piloboloides + \times 105 nitens —.

(Gameten aus heterodikrater Zygospore.)

Es keimen von 50 Zygosporen bis zum

| | |
|---------------|----------------|
| 14. Nov. 1914 | 13 |
| 20. Nov. 1914 | 27 |
| 19. Dez. 1914 | 47, also 94 %. |

Wie eine zytologische Untersuchung ergibt, sind die Zygosporen bei der Auslage noch nicht vollständig ausgereift. Die Kerne liegen noch im konjugierten Stadium nebeneinander. Die Zygosporen treten erst 14 Tage nach der Auslage und später in die eigentliche Keimung ein. Alle Zygosporen dieser ausgelegten Serie keimen mit primären piloboloides- und sekundären nitens-Sporangien. Gegenüber den Fällen, wo eine aus der Kreuzung piloboloides \times nitens stammende, also heterozygotische Zygospore mit primären und sekundären nitens- oder piloboloides-Keimsporangien keimt, sich also bald das eine, bald das andere Merkmal als dominant erweist, kann der vorliegende als das intermediäre Verhalten betrachtet werden¹⁾.

Von den 47 keimenden Zygosporen zeigten 40 gesunde Sporen ernten. Die Inhalte dieser Keimsporangien werden deshalb genauer geprüft.

Die auf der folgenden Tabelle VII verzeichneten Resultate der Analyse von 20 Keimsporangien geben ein wiederum einfacheres Bild.

Monokratische Keimsporangien scheinen selten geworden. Neutrale Mycelien treten nur bei 3 Zygosporen überhaupt auf. Die heterodikraten Zygosporen waren die zahlreichsten. Auch hier kehrt wie bei den Keimsporangien der Kreuzung 109 n + \times 109 p — die den Eltern entsprechende Kombination seltener auf als die umgekehrte, eine Er-

1) Bei späteren umfangreicheren Aussaaten des gleichen Zygosporenmaterials aus 105 p + \times n — traten allerdings auch einige Prozent nitens-dominanter Keimsporangien auf. Es ist nicht ausgeschlossen, daß äußere Einflüsse, die bei den einzelnen ausgelegten Zygosporen etwas variieren könnten, Gleichgewicht in Dominanz zu verwandeln imstande sind.

Tabelle VII (dritte Zygosporengeneration)[[105]] *piloboloides* + \times [[105]] *nitens* —.

| Nummer | Auspikierte Mycelien | | | Regelmäßigkeit der Keimung |
|-----------|------------------------------------------------------|--------------|--|----------------------------|
| 1. [[49]] | 21 p + | | | 85 % |
| 2. [[60]] | 13 n + | 7 p — | | 98 % |
| [[52]] | 14 n + | 7 p — | | 93 % |
| [[53]] | 14 n + | 8 p — | | 97 % |
| [[61]] | 11 n + | 9 p — | | 99 % |
| [[55]] | 9 n + | 12 p — | | 93 % |
| [[65]] | 8 n + | 13 p — | | 98 % |
| [[68]] | 9 n — 11 p + | | | 95 % |
| [[66]] | 4 n — 13 p + (1 p [+ & neutral]) | | | 98 % |
| [[62]] | 2 n — 16 p + { (1 p neutral) (2 p [+ & neutral])} | | | 96 % |
| 3. [[57]] | 3 n — | 17 p — | | 86 % |
| [[58]] | 12 n — | 8 p — | | 93 % |
| [[67]] | 13 n + | 8 p + | | 90 % |
| [[69]] | | 7 p + 13 p — | | 93 % |
| 4. [[54]] | ? 1 n — 12 p + 8 p — | | | 93 % |
| 5. [[59]] | 3 n + 7 n — 7 p + 3 p — | | | 96 % |
| [[50]] | 4 n + 5 n — 10 p + 2 p — | | | 95 % |
| [[51]] | 2 n + 1 n — 1 p + 17 p — | | | 98 % |
| [[56]] | 12 n + 3 n — 4 p + 1 p — | | | 95 % |
| [[63]] | 1 n + 3 n — 7 p + 9 p — (1 p neutral) | | | 99 % |

scheinung, die den apogamen Kerndurchgang durch die Zygosporre wohl ausschließt.

Unter den hemiisodikraten Keimsporangien sind die meisten bei gleichem Geschlecht in der Variante verschieden. Beide Möglichkeiten, p +, n + und p —, n —, kommen vor. Dabei lässt sich die neue Tatsache beobachten, daß diesmal keine heterocaryotische Vermischung beider vorliegt, sondern die Ursoren gleich anfänglich die Varianten rein ergeben. Die früheren bei der ersten Zygosporengeneration erwähnten Fälle erscheinen dadurch als Ausnahmen und bedürfen wohl einer besonderen Erklärung.

Das Vorkommen trikrater Zygosporen bleibt wieder unsicher, da die Kontrolle der Aussaatplatten beim Vorliegen dreier verschiedener Gameten versagt, und die als trikrat befundene Zygosporre vielleicht

nicht vollständig analysiert ist. Tetrakrate sind nach den heterodikraten Zygosporen am häufigsten.

Es ist hier am Platze, überhaupt einmal die Wahrscheinlichkeit zu diskutieren, mit der behauptet werden kann, daß die angegebenen Inhalte der Keimsporangien diese Inhalte wenigstens qualitativ erschöpfen.

Bei den monokraten Zygosporen ist die Feststellung der einen Gametensorte sicher. Die Aussaatplatte würde eine auch nur nach einigen Promillen zu berechnende Beimischung der anderen Variante anzeigen. Ähnlich verhält es sich bei den hemiisodikraten Zygosporen. Sind die Gameten im Geschlecht verschieden und in der Variante gleich, so würde jedes Sporangium der anderen Variante auf der Aussaatplatte bemerkt. Sind sie in der Variante verschieden und von gleichem Geschlecht, so wird in manchen Fällen eine Beimischung von Gameten des anderen durch wenn auch unvollkommene Kopulationsorgane sichtbar, jedoch nicht in allen, da die Sexualität der Urmycelien untereinander anfänglich meist geschwächt oder gar aufgehoben ist und erst in einem gewissen Alter des Mycels auftritt. In diesem Fall wäre es nötig, Ausschnitte der Aussaatplatte mit alten Mycelien beider Geschlechter zusammenzubringen, ein Versuch, der unter Verwendung dichter Stellen der Aussaat Beimischung des anderen Geschlechts anzeigen würde. Der Versuch ist bei einigen entsprechenden Keimsporangien ausgeführt worden und ergab nie ein positives Resultat. In einem bis jetzt nur einmal bei den Gameten eines monokraten Keimsporangiums beobachteten Falle waren die Gameten, mit Cl. + und St. — zusammengebracht, anfänglich asexuell. Hier hätte der Versuch eventuell ergebnislos sein können.

Bei den Heterodikraten und den problematischen Trikraten wäre die sichere Analyse des Inhalts des Keimsporangiums nur möglich, wenn man statt 20 Sporen, wie in unseren Fällen, etwa 1000 isoliert hätte. Wenn ich an das wirkliche Vorkommen heterodikrater Zygosporen glaube, so bestimmt mich dazu das relativ häufigere Auftreten tetrakrater und heterodikrater Keimsporangien als das trikrat gefundener. Indessen zweifle ich nicht, daß auch unter den dikrat gefundenen einzelne darunter sind, die bei genauerer Analyse tri- oder tetrakrat geworden wären, und nur zu ungleiche Zahlenverhältnisse der Gameten aufwiesen, als daß man sie beim Auspikieren von 20 Mycelien alle hätte finden können.

Die qualitative Analyse der tetrakrat gefundenen Zygosporen ist natürlich sicher, da sie den Grenzfall darstellen.

Es wäre wünschenswert gewesen, einmal eine größere Anzahl von Zygosporeninhalten durch Isolation sehr zahlreicher Individuen zu prüfen. Der Umfang der hierzu nötigen mechanischen Arbeiten ließ sich aber ohne Mithilfe anderer Personen nicht bewältigen.

Was die Regelmäßigkeit der Sporenkeimung anbetrifft, so haben die heterodikraten Keimsporangien durchschnittlich 96 % (vgl. Tabelle), die tetrakraten 96,6 %, die hemiisodikraten 90,5 %, das eine monokraten 85 %, was bei letzteren beiden Gruppen einen größeren Ausfall von Sporen beweist. Immerhin ist dieser Ausfall so gering, er beträgt noch nicht einmal annähernd 25 % der Gesamtsumme, daß aus ihm kaum das Nichtauftreten ganzer Gametensorten bei der Analyse der Keimsporangien erklärt werden kann.

Bei dem Keimsporangium der Zygospore

III 62

konnte das Auftreten von neutralen Mycelien bereits an der Form der Sporen erkannt und vorhergesagt werden. Unter den Sporen befanden sich zahlreiche Doppelsporen, biskuitförmige oder auch nur vergrößerte, normal gestaltete. Die Sporen keimten mit 96 % Regelmäßigkeit. Bei dem Auspikieren der Individuen wurden 3 Mycelien, die aus dicken Sporen hervorgingen, bezeichnet (Nr. 3, 7, 10). Die übrigen 18 Mycelien stammten aus normalen Sporen.

Es ergaben:

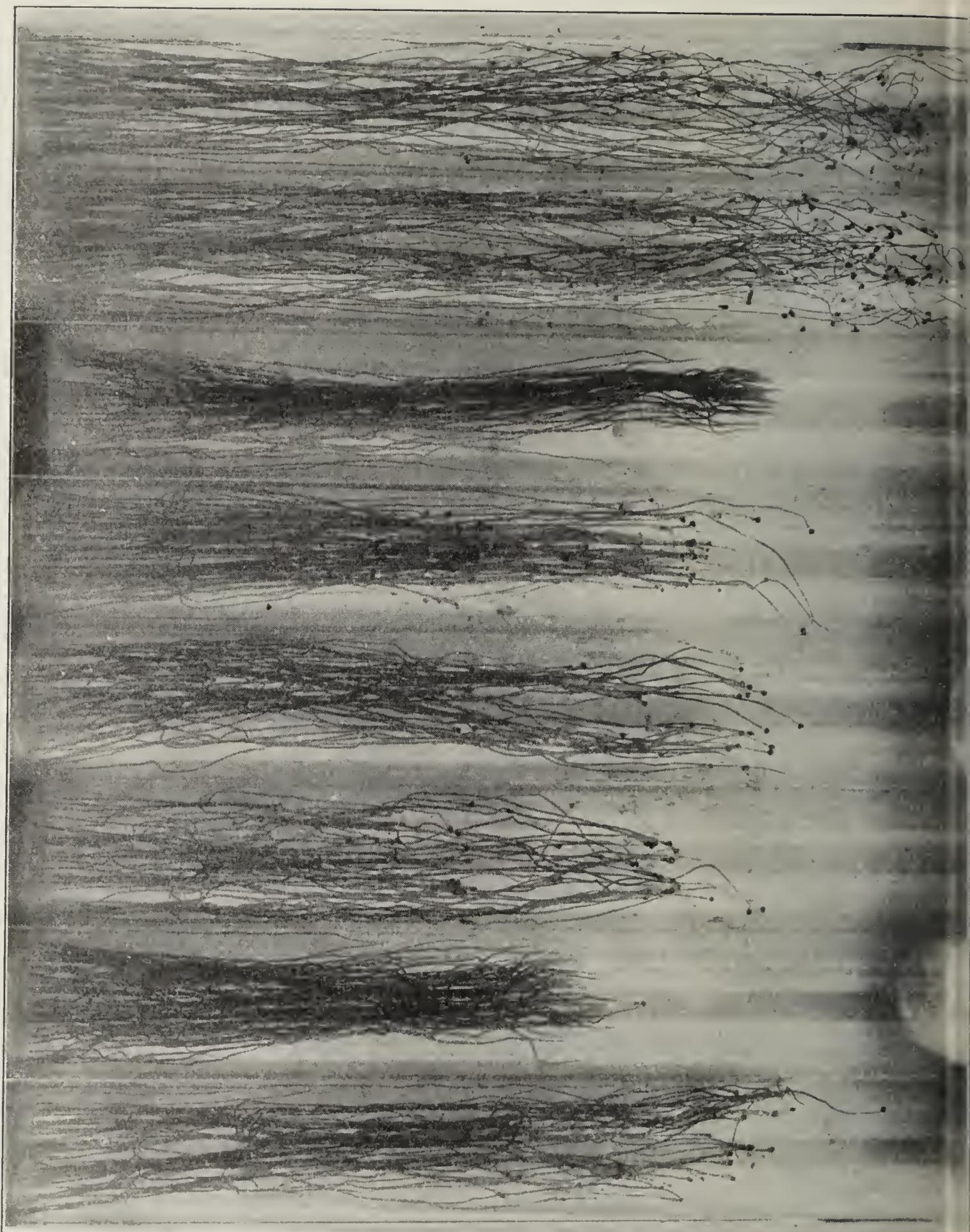
| | | | | |
|----------------------------|-----|-----|-----|---------------------------|
| Nr. 1, 2 | ... | ... | ... | nitens —. |
| Nr. 4, 5, 6, 8, 9, 11 — 21 | ... | ... | ... | piloboloides +. |
| Nr. 3, 7 | ... | ... | ... | piloboloides neutral & +. |
| Nr. 10 | ... | ... | ... | piloboloides neutral. |

Daß die biskuitförmigen oder vergrößerten Sporen aus im Zusammenhang bleibenden Plasmasstückchen bei der Sporenbildung entstanden und mehr wie einen Gametenkern erhielten, ist sehr wahrscheinlich. Die Entstehung der neutralen Mycelien zeigt sich also als Anomalie von geringer Bedeutung.

V. Die „sekundären Geschlechtscharaktere“ bei *Phycomyces nitens* und seinen Varianten.

Dem + Mycel von *Phycomyces* sollen relativ weniger zahlreiche, dickere Träger mit höherem Wuchs eigentümlich sein; dem — Mycel zahlreichere dünnere von niedererem Wuchs. Bei den Ausgangsmycelien Cl. + und St. — ist dies der Fall.

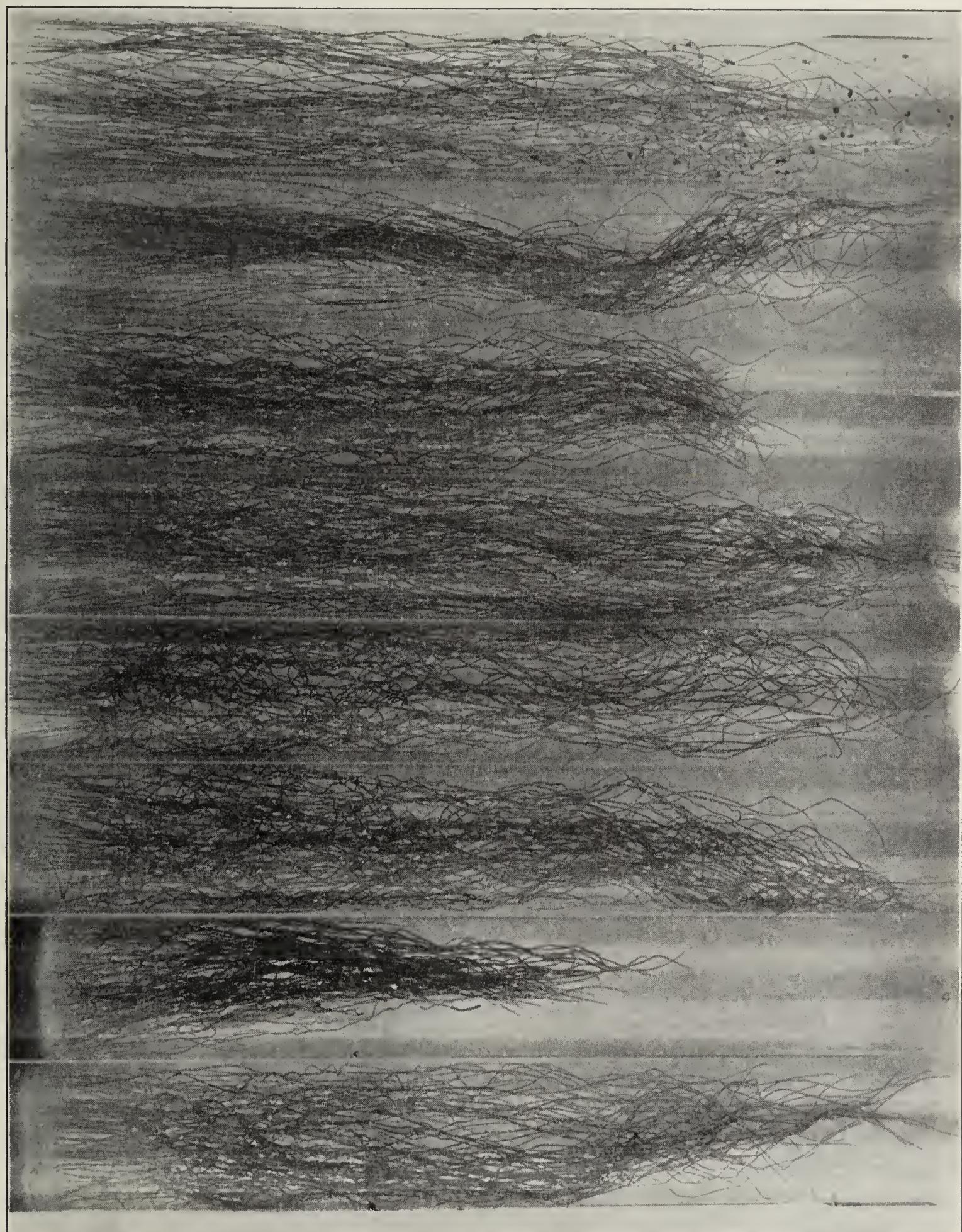
Bei piloboloides-Mycelien lässt sich nur der Charakter der dickeren, zahlreichen Träger festhalten. Die meisten — Mycelien werden bei



a
 b
 c
 $cl +$ und $st -$
 $\boxed{114} p +$
 $\boxed{114} p -$
 $\boxed{115} p +$
 $\boxed{115} p -$
 $\boxed{110} p +$
 $\boxed{110} p -$
 $\boxed{110} p -$
 Fig. 9. Verschiedene Urmycelien der zweiten Zygosporengeneration, hell kultiviert.

langsamem Wuchs am Licht länger, weil sie später fruktifizieren. Als Typen für $p+$ und $p-$ können die Mycelien auf Fig. 7 [8] VIII 1 und [18] VI 11 gelten.

Fig. 9 zeigt eine Reihe von Individuen aus Keimsporangien der zweiten Zygosporengeneration, *a*, *b*, gleichalterige Cl. + und St. —, bei



α cl+ und st-
 β $\frac{c}{[114]} p+$ $\frac{d}{[114]} p-$
 γ $\frac{e}{[115]} p+$ $\frac{f}{[115]} p-$
 δ $\frac{g}{[110]} p+$ $\frac{h}{[110]} p-$

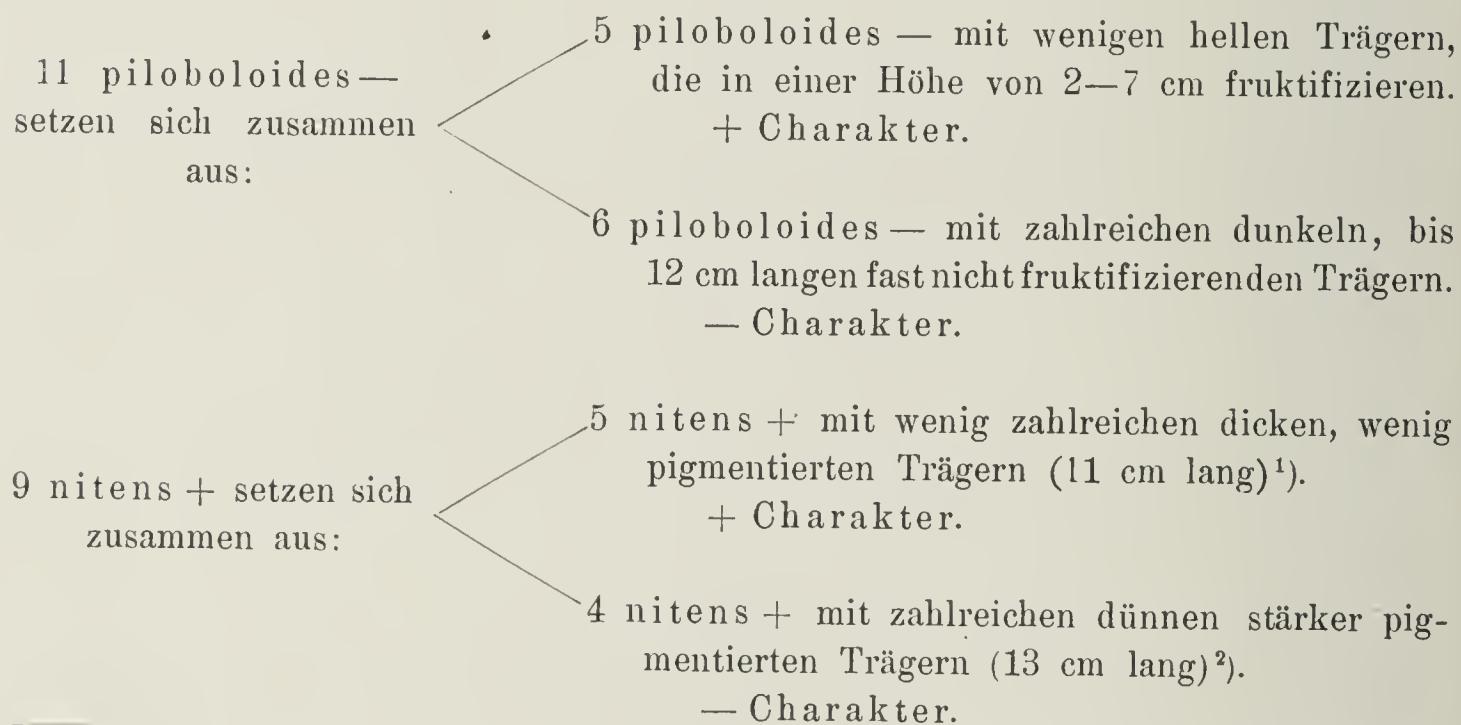
Fig. 10. Verschiedene Urmycelien der zweiten Zygosporengeneration, dunkel kultiviert.

denen die Unterschiede wie gewöhnlich nicht sehr deutlich sind. Vergleicht man die übrigen Kulturen mit den oben genannten Typen der

Fig. 7, so fällt sofort die Ähnlichkeit der Kulturen *c* und *g* mit [18] VI 11 auf, die zahlreiche, dünne, spät fruktifizierende piloboloides-Träger enthalten. Die Kultur der Fig. 7 ist ein typisches — Mycel, die der Fig. 9 sind + Mycelien. Die zugehörigen — Mycelien sind *d* und *h*, die, wie man sieht, mit ihren dicken, wenig zahlreichen Trägern der piloboloides + Kultur [8] VIII 1 von Fig. 7 entsprechen. Fig. 9*e* und *f* stellen 2 Individuen, p+ und p— Mycel, der Zygospore [115] dar, die hier beide dem + Typus angehören.

Fig. 10 zeigt die ganze Gesellschaft dunkel kultiviert, wobei die Unterschiede nun auch im Höhenwachstum deutlich herauskommen. Eine Kopfbildung findet im Dunkeln nicht statt, außer bei Cl. +¹). Bei den piloboloides ist eine starke Vermehrung der Trägerzahl auf Kosten ihrer Dicke erfolgt. Die paradoxen + Mycelien *c* und *g* zeigen deutlich ihren „— Typus“.

Eine Zygospore der dritten Generation [33] ergab eine Spaltung sowohl bei nitens wie bei piloboloides in Mycelien des + und — Typus. Von 20 auspikierten Ursporen ergaben 11 piloboloides— und 9 nitens+-Mycelien.



1) Von der physiologischen Seite aus betrachtet ist die Ursache der verhinderten Kopfbildung bei den Dunkelkulturen nicht das mangelnde Licht, sondern die im Dunkeln herabgesetzte Transpiration, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man einen piloboloides in offener Petrischale dunkel kultiviert, wobei die Fruktifikation frühzeitig eintritt.

2) Man sieht, daß der + und — Typus hier in der Höhe des Wuchses (die überhaupt als abhängig von der Zeit der Fruktifikation, welche ihrerseits wieder an die Belichtung gebunden ist, eine Qualität von geringer Wichtigkeit darstellt) nicht stimmt. Das + Mycel sollte höher wachsen, wie das — Mycel. Vielleicht sind die als + und — Typus bezeichneten Qualitäten aus verschiedenen selbständigen spaltenden Faktoren zusammengesetzt.

Die sogenannten sekundären Geschlechtscharaktere bei *Phycomyces nitens* können sich also wie beliebige andere Eigenschaften, etwa die *nitens* und *piloboloides* Charaktere verhalten. Sie sind vom + auf das — Mycel übertragbar und umgekehrt, und vererben sich bei der Gameten-spaltung in üblicher Weise, sie sind also keine sekundären Geschlechtscharaktere.

Zahlenmäßig konnte die Sache leider noch nicht untersucht werden, weil bei sehr vielen Urmycelien Unterschiede nicht sicher feststellbar sind. Immerhin wird es wohl einmal gelingen, die Aufspaltung einer größeren Anzahl von Eigenschaften nebeneinander zu beobachten.

Auch die Unterschiede im Stoffwechsel, die neuerdings bei verschiedenen heterothallischen Mucorineen zwischen + und — Mycel festgestellt sind, sind möglicherweise nichts als spaltende Eigenschaften, die mit der Geschlechtsqualität nichts zu tun haben.

VI. Die Kreuzung des aus der Mixochimäre erhaltenen homocaryotischen *piloboloides-elongatus* mit dem — Mycel von *nitens*.

(Vorläufige Mitteilung.)

Zygosporen von *piloboloides-elongatus* + \times St. — keimen alle mit *piloboloides*, resp. *piloboloides-elongatus*-Keimsporangien. Der *piloboloides-elongatus*-Charakter ist in diesem Fall rein dominant über den *nitens*-Charakter, also umgekehrt wie bei *piloboloides* \times *nitens* und *nitens* \times *piloboloides* der dritten Generation, wo *nitens* fast immer dominierte. Die Nachkommenschaft spaltet in normaler Weise in *nitens* und *piloboloides-elongatus*-Mycelien, unter welch letzteren Rassen vorkommen, die die Charaktere des elongaten *piloboloides* in wesentlich verstärkter Weise tragen können (Fig. 11).

VII. Die Art der Nachkommenschaft mit Mycel keimender Zygosporen.

Nachdem in den Zygosporen der Kreuzung 105 p + \times 105 n — ein Material vorlag, dessen Keimsporangien zu etwa 85 % gesunde Sporen ernten ergaben und bei dem der apogame Kerndurchgang durch die Zygosporre angeschlossen war (da die Gametenkombination der Eltern nicht häufiger auftrat wie die umgekehrte), erschien es zweckmäßig, hier das Verhalten unter dem Substrat keimender Zygosporen bezüglich der Übertragung der Eigenschaften der Elterngameten auf das Keimmycel kennen zu lernen.

Blakeslee erhielt die Mycelkeimung vom Keimträger aus, den er abschnitt und unter das Substrat brachte.

Da ich Verletzungen vermeiden wollte, verfuhr ich auf andere Weise. Die Zygosporen, die einen wenige Millimeter langen, noch kopflosen Träger aufweisen, werden auf das Substrat gelegt und mit einem dünnen Agarausstich einer Petrischale bedeckt. Sodann wird die

Schale umgekehrt, so daß der Deckel unten und der Agar oben ist.

Die jungen Zygosporeenträger sind ziemlich stark negativ geotropisch, sie wachsen unter einer Biegung von 90° an den Schalenboden und, wenn sie ihn erreicht haben, an ihm entlang, so daß ein zweiter Winkel von 90° zustande kommt.

So geht die Sache einige Tage fort. Eine Sporangienausbildung erfolgt nicht, wenn noch keines vorhanden war, als der Träger unter das Substrat gebracht wurde. War eine erste Anlage in Form eines kleinen Köpfchens schon angelegt,



Fig. 11. *Piloboloides-elongatus* - Urmycelien aus einer Zygospore der Kreuzung *piloboloides elongatus* + *nitens* St. —.

so wird das Sporangium unter dem Substrat ausgebildet. War keine Anlage da, dann wächst der Träger an der Glasdecke weiter und wird mehrere Zentimeter lang. Schließlich stellt er sein Wachstum allmählich ein. In diesem Augenblick kann die Regeneration des Mycels (manch-

mal auch eines neuen Trägers) an der Trägerspitze oder der Zygospore erfolgen. Meist erscheinen zuerst zahlreiche papillenähnliche Auswüchse, von denen einige zu dicken Mycelien werden, aus denen dann ein wenig verzweigtes dickes Mycel seinen Ursprung nimmt. Dieses ist das Promycel.

Es führt ausschließlich diploide, sich niemals teilende, mit Nukleolen versehene Membrankerne. Sein Wachstum ist deshalb beschränkt. Aus ihm und häufig nur aus einigen seiner Verzweigungen wächst das haploide Mycel aus, das an seiner geringen Dicke und starken Verzweigung leicht kenntlich ist. Es führt normale, haploide, scheinbar membranlose Kerne.

Die Reduktion der großen Kerne scheint bei der Mycelkeimung nicht ohne Schwierigkeiten zu erfolgen. Häufig schwärzt sich der Inhalt des unter das Substrat gebrachten Trägers. Es tritt Papillenbildung ein und dann sterben Träger und Zygospore ab. Oder es kommt auch noch zur Entstehung des Promycels, doch nun stirbt dieses ab. Nur von einem Teil der Zygosporen erhält man die normale Mycelkeimung.

Der Übergang der diploiden Kerne in die haploiden konnte noch nicht zytologisch festgestellt werden. Es finden sich im Promycel während der ersten Entstehung des haploiden Mycels beide Kernsorten nebeneinander. Zahlreiche Membrankerne besitzen eine hier nicht näher zu beschreibende Struktur, die auf eine Degeneration schließen lässt. Die echte Reduktion erfolgt scheinbar an wenigen Stellen, die ich noch nicht das Glück hatte, im fixierten Material aufzufinden.

Was der Reduktionsprozeß im Promycel an verschiedenen Kern- und Gametensorten erzeugt, die natürlich alle in dem gleichen Mycel stecken müssen, sei im folgenden an einem vom Dez. 1914 bis zum März 1915 dauernden Versuch geschildert.

Keimende Zygosporen der Kreuzung $\boxed{105}$ p+ \times $\boxed{105}$ n— werden unter Agar bei umgekehrter Schale kultiviert.

Bei 9 von 18 Zygosporen kommt es zu keiner Regeneration von lebendem Mycel. Der Keimträger stirbt nach längerem Wachstum unter Papillen- oder Promycelbildung ab.

Bei den neun übrigen erfolgte sie, und zwar bei den Nummern 1, 2, 3, 4, 8, 9, 11, 12, 13.

Es erzeugen:

- Nr. 2 und 13 piloboloides-Mycel,
- Nr. 3 und 8 nitens-Mycel,

- Nr. 1 neutrales nitens-Mycel,
 Nr. 4 und 11 piloboloides- & nitens-Mycel,
 Nr. 9 und 12 neutrales piloboloides- & nitens-Mycel.

Die Mycelien 2, 13, 3, 8 sind einheitlich und sexuell aktiv, sie entsprechen etwa monokraten Keimsporangien.

- Nr. 2 ist piloboloides —,
 Nr. 13 ist piloboloides +,
 Nr. 3 und Nr. 8 sind nitens —.

Bei Nr. 2 (p —) ist ein Austausch der Eigenschaften eingetreten, der die vor sich gegangene Amphimixis beweist. (Die Eltergameten waren p + und n —.)

Die Mycelien 9, 1 und 12 entsprechen etwa heterodikraten Keimsporangien.

Nr. 9.

0. Urmycel¹⁾ ist neutral, trägt nitens- neben piloboloides-Sporangien und Übergänge zwischen beiden.

Aussaat eines intermediären (nitens- & piloboloides-) Sporangiums.

I. Aussaatplatte ganz neutral (d. h. ganz mit Pseudophoren bedeckt) mit wenigen intermediären und nitens-Sporangien nebst einigen Zygosporen. Von 10 auspikierten Mycelien sind:

- 9 neutral ohne Träger,
 1 piloboloides +.

Um die andere Komponente rein zu erhalten, werden 3 kleine nitens-Träger der I. Platte ausgesät:

II. Aussaatplatte rein nitens —.

Die Aufspaltung ist also relativ rasch erfolgt, die Gameten entsprachen denen der Eltern.

Nr. 1.

0. Urmycel ist neutral mit nitens-Trägern. Aussaat eines nitens-Sporangiums,

I. Platte überwiegend neutral; von 10 auspikierten Individuen sind anfänglich 7 neutral ohne Träger,

- 3 nitens —.

Die neutralen entschließen sich später doch zur Bildung von Trägern und sind demgemäß zu klassifizieren:

1) Also das den Ursponen entsprechende, direkt aus Keimträger oder Zygospore entstehende Mycel der Oten Sporengeneration.

- 2 neutral & nitens,
- 4 neutral & piloboloides-nanus¹⁾,
- 1 neutral ohne Träger.

Aussaat eines piloboloides-nanus-Sporangiums vom neutralen Mycel.

II. Die Keimung der Sporen erfolgt verzögert. Die Platte ist etwa halb mit Pseudophoren bedeckt. Die Träger von piloboloides-nanus überwiegen über die wenigen nitens-Träger.

Von 14 auspikierten Mycelien sind:

- 5 neutrale piloboloides-nanus,
- 9 piloboloides-nanus +,

Die Zusammensetzung des Urmycels entspricht bis auf das Auftreten der nanistischen piloboloides-Form der der Elterngameten.

Nr. 12.

0. Urmycel ist neutral mit intermediären piloboloides- und nitens-Sporangienträgern.

I. Die erste Aussaatplatte ist überwiegend neutral mit einzelnen piloboloides- & nitens-Sporangien. Von 9 auspikierten Mycelindividuen sind: 3 neutral mit wenig nitens-Trägern,

- 2 neutral mit vielen nitens-Trägern,
- 4 nitens +.

II. Ein piloboloides-Sporangium der Platte I wird ausgesät:

Die Platte wird neutral & nitens +, sie enthält drei piloboloides-Sporangien. Diese geben ausgesät

III. Eine Platte mit ausschließlich nitens + Mycelien.

Vermutlich war also piloboloides — neben nitens + im Urmycel enthalten, aber in stabiler Form, und spaltete nicht rein ab. Das Urmycel besaß dann die umgekehrten Gameten wie die Eltern.

Die Mycelien 11 und 4 entsprechen hemiisodikraten Keimsporangien:

Nr. 11.

0. Das nicht neutrale Urmycel hat piloboloides- und nitens-Träger, es kopuliert mit Cl. +, ist daher —. Es wurde abgeimpft:

I. p. Ein piloboloides-Sporangium: Platte piloboloides & nitens. Auspikierte Mycelien:

1) Eine den früher beschriebenen nanus und nanellus ähnliche Form.

2 nitens,
2 nitens & piloboloides¹⁾,
6 piloboloides¹⁾ & nitens.

I. n. Ein nitens-Sporangium: Platte nitens & piloboloides. Auspikierte Mycelien: 8 nitens,
2 piloboloides¹⁾ & nitens.

II. p. 1. Aus kropflosem Sporangium auf piloboloides-Träger einer piloboloides- & nitens-Kultur. Aussaatplatte rein nitens; 7 auspikierte Mycelien sind nitens (verkrümmte dicke Träger treten nicht mehr auf).

II. p. 2. Aus nitens-Sporangium einer nitens-Kultur. Aussaatplatte rein nitens; 6 auspikierte Mycelien nitens.

II. n. 1. Aus nitens-Sporangium einer nitens-Kultur. Platte rein nitens; 7 auspikierte Mycelien nitens.

II. n. 2. Aus kropflosem Sporangium eines verkrümmten dicken Trägers einer piloboloides- & nitens-Kultur. Platte rein nitens, 7 auspikierte Mycelien nitens.

Piloboloides und nitens liegen auch hier in so verschiedenen Mengenverhältnissen vor, daß piloboloides nicht mehr rein herausspaltet und bei mehrmaligem Sporendurchgang selbst bei Selektion verschwindet.

Nr. 4.

0. Urmycel war piloboloides & nitens und kopulierte wie Nr. 11 mit Cl. + war also ebenfalls —.

I. p. Ausgeimpftes piloboloides-Sporangium: Platte ausschließlich piloboloides (ca. 2000 Träger). 10 auspikierte Individuen sind piloboloides.

I. n. Abgeimpftes nitens-Sporangium: Platte ausschließlich nitens (ca. 3000 Träger). 10 auspikierte Mycelien sind nitens.

Da die Trennung des Urmycels so scharf erfolgt, wird es wiederholt auf eine neue Petrischale abgeimpft und dann wieder von der Peripherie des wachsenden Mycels abgestochen. Alle Abstiche sind pilo-

1) Zu **I. p.** Die hier mit piloboloides bezeichneten Träger sind fast alle Übergangsträger zu nitens von einer bisher noch nicht beobachteten Form. Sie sind alle sehr dick und stark verkrümmt und unterscheiden sich auch durch ihre sehr späte Fruktifikation von den nitens-Trägern der gleichen Kultur, bilden jedoch zum Schluß vollständig kropflose Köpfe aus. Nur einzelne früher fruktifizierende dünnere Träger haben Kröpfe.

boloides —. *Nitens* — dürfte nur an einem besonderen, frühzeitig überwachsenen Ast des Promycels entstanden sein.

Die Inhalte der Urmycelien unter dem Substrat keimender Zygosporen sind also von den Inhalten der Keimsporangien insofern verschieden, als die Verhältnisse nicht annähernd so regelmäßig sind. Zwar lassen sich die Inhalte der Urmycele mit ähnlichen der Keimsporangien vergleichen, — so entstehen hier anscheinend monokrate, heterodikrate, hemiisodikrate Urmycele — doch ist der Schluß nicht erlaubt, daß diese bei normaler Keimung mit Keimsporangium die gleichen Resultate ergeben hätten.

Vielmehr ist die Mycelkeimung der diploiden Zygospore ein erzwungener Vorgang. Keimt doch die Hälfte der Zygosporen überhaupt nicht, und es liegt nahe, die Gründe für die unvollkommene Aufspaltung der Gameten in Unregelmäßigkeiten bei der Reduktionsteilung zu suchen.

Da alle Kerne in das gleiche Mycel hineingeraten, wird bei der Sporenbildung im vegetativen Sporangium nur eine unvollkommene Entmischung erreicht, und es bedarf mehrerer Durchgänge der Kerne durch die Sporen, bis die eine oder andere Kernsorte zur Bildung eines homocaryotischen Mycels kommt. Die schwächere wird dabei augenscheinlich meist unterdrückt.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß gelegentlich auch zwei Gametensorten an verschiedenen Enden des diploiden Promycels entstehend, zwei oder mehreren Mycelsektoren der Kultur den Ursprung geben, deren Kerne nicht mehr in Mischung kommen. Der Fall bei der Zygospore 4 ist nicht anders zu erklären.

VIII. Die mögliche Art der Entstehung des Gametenausfalles und die Zahlenverhältnisse der verschiedenen Gametensorten.

Versinnbildlicht man sich das Auseinandergehen zweier haploider Chromosomenserien des diploiden Kernes bei der Reduktionsteilung, so muß man für beide Merkmalspaare je einen Faktor annehmen.

+ soll das + Geschlecht,
Fehlen von + das — Geschlecht,
n soll nitens,
Fehlen von n soll piloboloides bedeuten.

Nehmen wir nun an, daß es sich im ganzen um 8 Chromosomen handelt (statt um etwa 24):

So gibt es für die Reduktionsteilung in Beziehung auf die beiden Merkmalspaare nur 2 Möglichkeiten, die im folgenden Schemata durch Striche angedeutet sind.

$$\begin{array}{c}
 \begin{array}{cccc}
 \bigcirc & \oplus & \bigcirc & \bigcirc \\
 \hline
 \bigcirc & \text{n} & \bigcirc & \bigcirc
 \end{array}
 & = & \frac{p+}{n-}
 \end{array}$$

$$\begin{array}{c}
 \begin{array}{c|cc}
 \bigcirc & \oplus & \bigcirc \bigcirc \\
 \bigcirc & \text{n} & \bigcirc \bigcirc
 \end{array}
 & = & n+ \bigg| p-
 \end{array}$$

Kommen beide Teilungsformen in demselben Keimsporangium vor, so entstehen $n+$, $n-$, $p+$, $p-$ nebeneinander, die Zygospore ist tetrakrat.

Ereignet sich in der Zygospore nur die eine oder die andere Form der Reduktionsteilung, so ist, wie ohne weiteres ersichtlich, die Zygospore heterodikrat.

Die Entstehung der monokraten Zygosporen kann man sich so vorstellen, daß eine Form der Reduktionsteilung unterbleibt und von der anderen der eine Tochterkern ausfällt, die der hemiisodikraten durch den Ausfall je eines Teilkernes beider möglichen Teilungsformen im Sinne folgender Schemata:

(Siehe Schema pag. 419.)

Man könnte auch so sagen, daß bei den hemiisodikraten Zygosporen jeweils ein positiver oder negativer Charakter ganz ausfällt, so bei:

| | |
|-----------------|-------------------|
| Hemiisodikrat 1 | die Gameten mit n |
| Hemiisodikrat 2 | „ „ „ + |
| Hemiisodikrat 3 | „ „ ohne + |
| Hemiisodikrat 4 | „ „ „ n. |

Ist der Gametenausfall bei den Heterodikraten durch das Unterbleiben einer ganzen Teilungsform der diploiden Kerne bedingt gedacht, bei den Hemiisodikraten als Ausfall des halben Produktes der beiden Teilungsformen, so kann man im ersten Fall auf einen syngamen, im zweiten auf einen metagamen Ausfall schließen. Bei den Monokraten würde ein syn- und metagamer Verlust eingetreten sein können.

Im folgenden soll versucht werden, für diesen Unterschied Belege in dem Zahlenmaterial aufzufinden.

| | | | | |
|----|---|--|---|--------|
| 1) | { | | = | p+, p- |
| 2) | { | | = | n-, p- |
| 3) | { | | = | p+, n+ |
| 4) | { | | = | n-, n+ |

Auf Tabelle VIII sind alle Inhalte von tetrakraten Zygosporen, auf je 20 Gameten berechnet, nebeneinander gestellt. Bei der Feststellung der Gesamtzahl der einzelnen Gametensorarten der 14 Zygosporen erhält man ziemlich gleichmäßige Zahlen. Pro Zygospore erhält man durchschnittlich an Gameten

$n+$ 4,426

$n-$ 5,027

$p+$ 5,828

$p-$ 4,708

Die Werte weichen also nicht sehr beträchtlich von 5 ab. Bei einer genügend großen Anzahl von Zygosporen kann man annehmen, daß im Durchschnitt alle Gametensorarten gleich oft gebildet werden.

Anders liegt die Sache für die einzelnen Zygosporen. Hier ist folgende Frage zu beantworten:

Ist das Auftreten wechselnder Zahlenverhältnisse der einzelnen Gametensorarten im Keimsporangium überhaupt der Ausdruck der normalen, um das theoretisch zu fordern Verhältnis 1:1 spielenden Variabilität, oder ist dies nicht der Fall?

Aus den aus jeder tetrakraten Zygospore erhaltenen 4 Gametenzahlen lassen sich 6 verschiedene Quotienten bilden:

A. 2 Quotienten der zugeordneten Gameten $n+ : p-$; $n- : p+$ (die beiden äußeren und die beiden inneren Kolonnen der Tabelle VIII).

Tabelle VIII.

| | n + | n - | p + | p - |
|-----|-------|-------|-------|-------|
| 53 | 3,57 | 8,75 | 3,75 | 3,75 |
| 108 | 5 | 11 | 1 | 3 |
| 115 | 1,6 | 2,4 | 12 | 4 |
| 114 | 7,14 | 5,71 | 5,71 | 1,43 |
| 16 | 1 | 8 | 6 | 5 |
| 37 | 7 | 5 | 7 | 1 |
| 34 | 6 | 1 | 10 | 3 |
| 44 | 4 | 6 | 3 | 7 |
| 46 | 4,76 | 3,81 | 4,76 | 6,66 |
| 59 | 3 | 7 | 7 | 3 |
| 50 | 3,81 | 4,76 | 9,52 | 1,9 |
| 51 | 1,9 | 0,95 | 0,95 | 16,18 |
| 56 | 12 | 3 | 4 | 1 |
| 63 | • 1 | 3 | 7 | 9 |
| | 61,96 | 70,38 | 81,69 | 65,92 |

B. 2 Quotienten der nicht zugeordneten Gameten $n+ : p+ ; n- : p-$ (erste und dritte, zweite und vierte Kolonne).

C. 2 Quotienten der nicht zugeordneten Gameten $n+ : n- ; p+ : p-$ (erste, zweite, dritte und vierte Kolonne).

Drücken wir die gegebenen Verhältnisse derart durch die Quotienten aus, daß wir stets die größere Zahl durch die kleineren dividieren — was erlaubt ist, da uns nur die vorliegenden Zahlenverhältnisse und nicht die Art der Merkmale interessiert — so können wir die erhaltenen Quotienten in verschiedene Klassen einordnen. Die Einheit sei 0,5.

1. Quotienten der A-Verhältnisse der tetrakraten Zygosporen.

2. Quotienten der B-Verhältnisse.

| | | | | | | | | | | | |
|-------|-------|-------|-----|---|-----|---|---|---|---|-----|----|
| 1 | 1,667 | 2,333 | 2,5 | 3 | 3,6 | 4 | 5 | 6 | 7 | 7,5 | 17 |
| 1,25 | 1,667 | 2 | 2,5 | 3 | | | 5 | | | | |
| 1,333 | 1,6 | 2,333 | | 3 | | | | | | | |
| 1 | 1,8 | 2,333 | | 3 | | | | | | | |
| 1,166 | | | | | | | | | | | |
| 1 | | | | | | | | | | | |

3. Quotienten der C-Verhältnisse.

| | | | | | | | | | |
|-------|-----|-------|-------|---|---|---|---|---|----|
| 1,25 | 1,5 | 2,333 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 17 |
| 1,4 | 1,5 | 2,2 | 3 | 4 | | | | | |
| 1,25 | | 2,333 | 3 | 4 | | | | | |
| 1,25 | | 2 | 3,333 | | | | | | |
| 1 | | 2,333 | | | | | | | |
| 1,2 | | 2,333 | | | | | | | |
| 1,4 | | | | | | | | | |
| 1,286 | | | | | | | | | |

Die aus den A-, B-, C-Verhältnissen erhaltenen Quotienten lassen sich also zu folgenden Kurven zusammenstellen. Kombiniert man die 3 Kurven zu einer einzigen durch Addieren aller erhaltenen Werte, so bekommt man die Kurve der Quotienten aller Gametenverhältnisse der 14 tetrakraten Zygosporen.

(Siehe Kurven pag. 422)

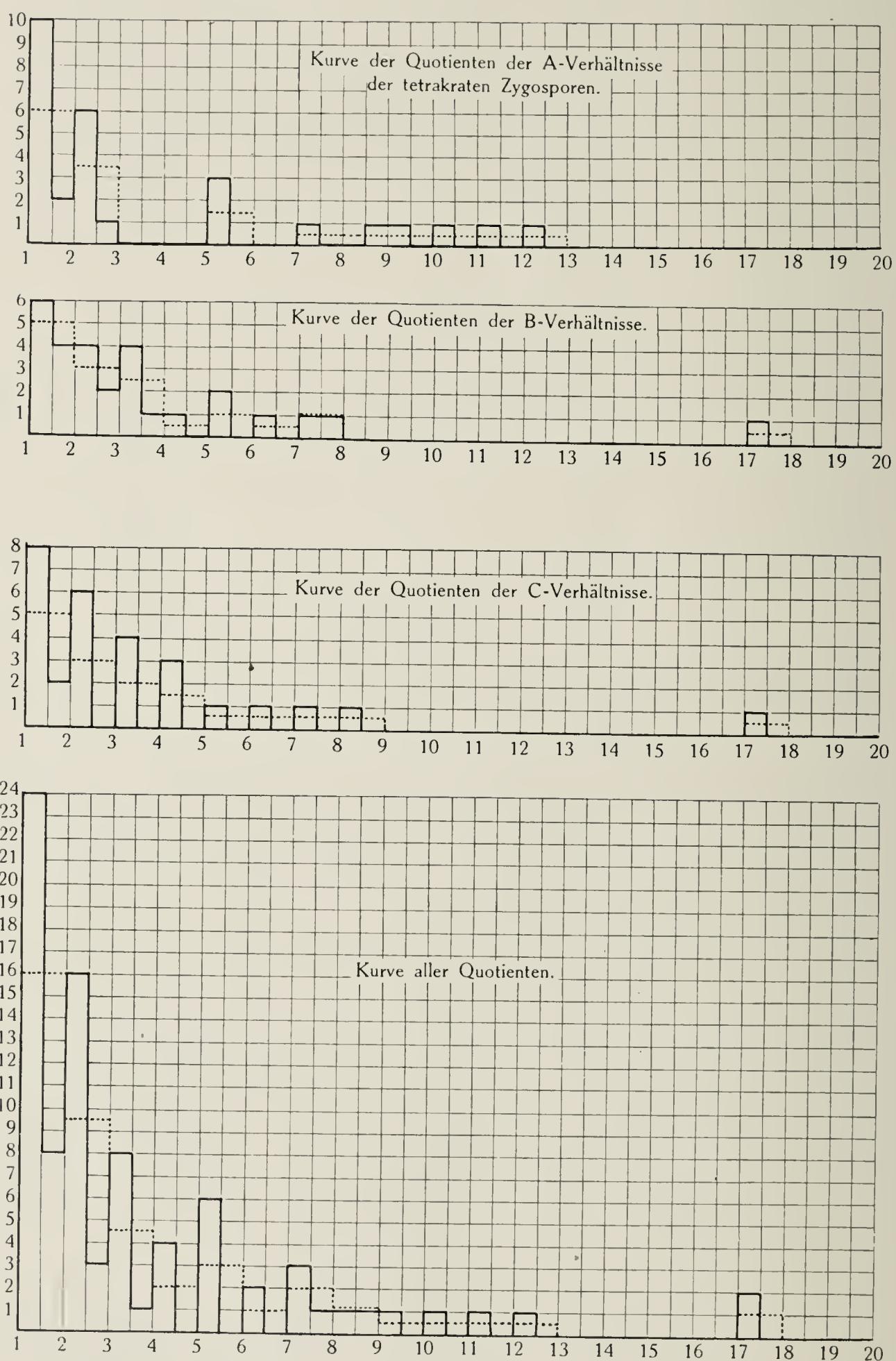
Man sieht daran, daß sich die Quotienten in abfallender Kurve um den Wert 1 gruppieren, also an sich wohl die Kurve als der Ausdruck einer ganz normalen Variabilität angesehen werden kann. Nun drängt sich die Frage auf, ob auch die Variationsbreite dem Zufallsgesetz entspricht. Es empfiehlt sich, hier ganz den gleichen Versuch unter einwandfreien Bedingungen anzustellen mit einem Material, das sich vollständig normal verhalten muß.

Von 1000 Bohnen gleicher Sorte werden je 250 durch die gleiche Farbe bezeichnet, sodann gut gemischt; sie sollen die Ursporen des tetrakraten Keimsporangiums darstellen. Von diesen werden 14 mal je 20 Bohnen herausgenommen und die Verhältnisse der verschiedenen Bohnenfarben festgestellt. Nach den erhaltenen Quotienten der A-, B- und C-Verhältnisse werden 3 Kurven konstruiert und diese in einer vierten zusammengefaßt. Auf die Angabe der Quotienten im einzelnen ist verzichtet worden.

(Siehe Kurven pag. 423.)

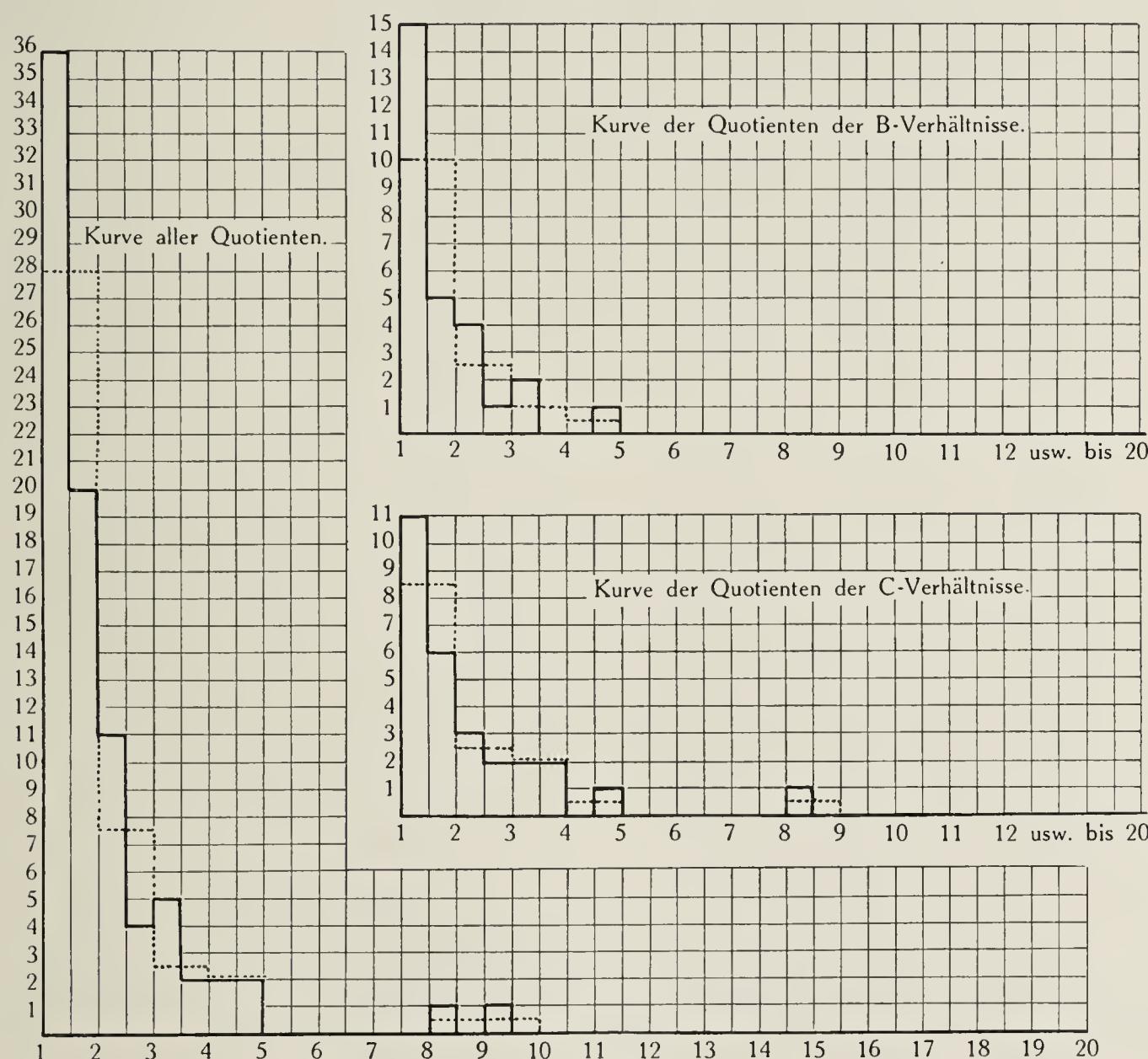
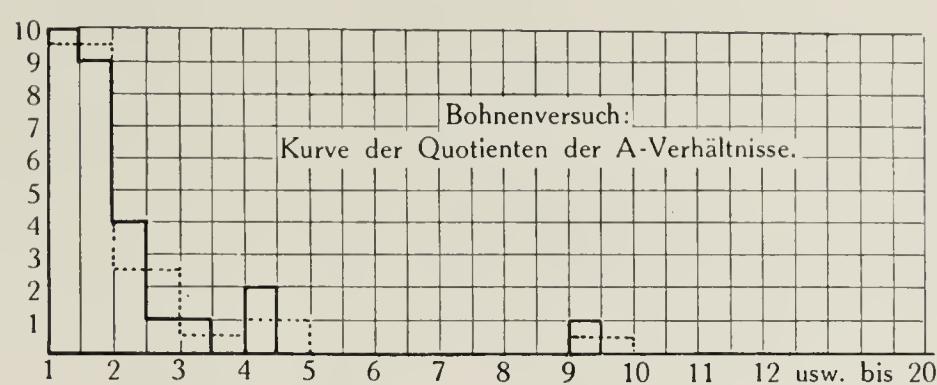
Vergleicht man nun die Kurven des Phycomyces mit denen des Zufallsexperimentes, so sieht man zunächst, daß die letzteren, höher beginnend, steiler abfallen, eine Erscheinung, die sich sowohl bei den Einzel- wie bei den Gesamtkurven äußert.

Die Variabilität der Verhältnisse der Phycomyces-gameten ist also gegenüber der Variabilität des normalen Materials bei gleicher Form der Analyse erhöht.



Bei dem Vergleich der drei Einzelkurven der A-, B- und C-Verhältnisse von Phycomyces und vom Bohnenmaterial fällt weiter auf, daß

die Kurven beim letzteren ziemlich ähnlich ausgefallen sind, während beim erstenen die A-Kurve beträchtlich durch zwei tiefe Lücken von den anderen beiden verschieden ist. Besonders deutlich werden die



Unterschiede, wenn man bei den Kurven je zwei Klassen zusammenfaßt (vgl. die gestrichelten Linien).

Die A-Verhältnisse sind die zwischen den Gameten, welche der gleichen Reduktionsteilungsform entsprechen. Es wäre leicht möglich, daß bei ihnen bestimmte begünstigtere Verhältnisse auftreten, denen die Kurve ihre abweichende Form verdankt. Das naheliegendste wäre die Annahme, daß sich eine Kernsorte nach der Reduktionsteilung dop-

pelt so rasch vermehren könnte wie die andere; dies müßte in entsprechenden Gipfeln der Kurve bei 2, 4, 8 usw. zum Ausdruck kommen, tut es jedoch nicht, weshalb man wohl unregelmäßige Verhältnisse voraussetzen muß. So braucht vielleicht nicht die Teilung einer Kernsorte immer gleichzeitig zu erfolgen, auch könnten Grenzen für die Teilungszahl einer Kernsorte durch die Größenentwicklung des Keimsporangiums gesetzt sein.

Nach den vorliegenden geringen Zahlen läßt sich eine bestimmte Vermutung nicht äußern.¹⁾

Wenn es aber mit den A-Verhältnissen der tetrakraten Zygosporen eine besondere Bewandtnis hat, kann man erwarten, daß auch bei den heterodikraten Zygosporen ungewöhnliche Verhältnisse auftreten werden.

Tabelle IX.

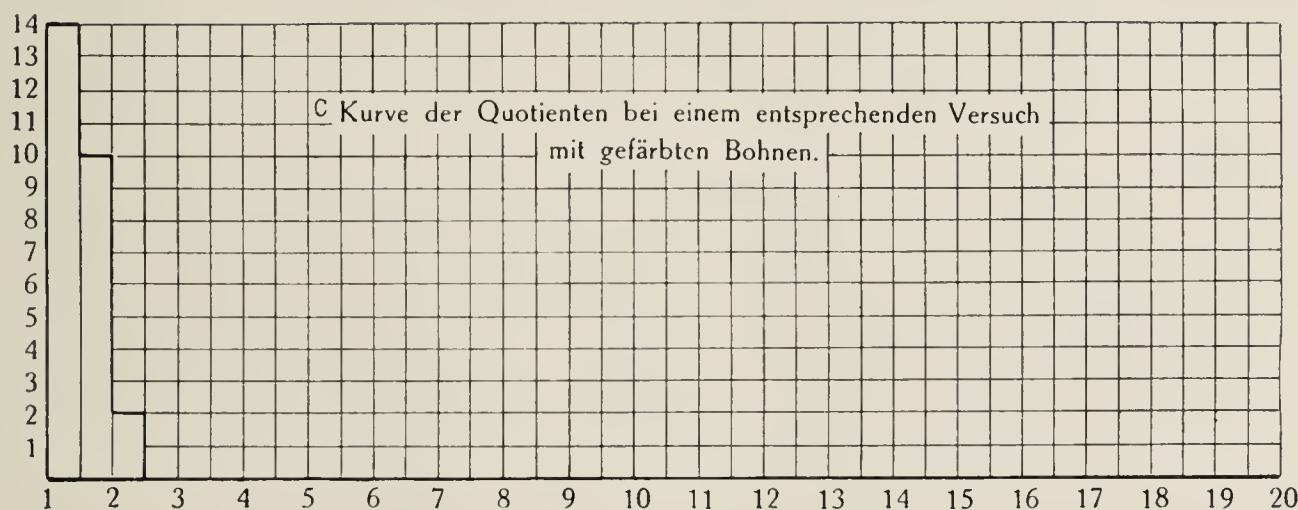
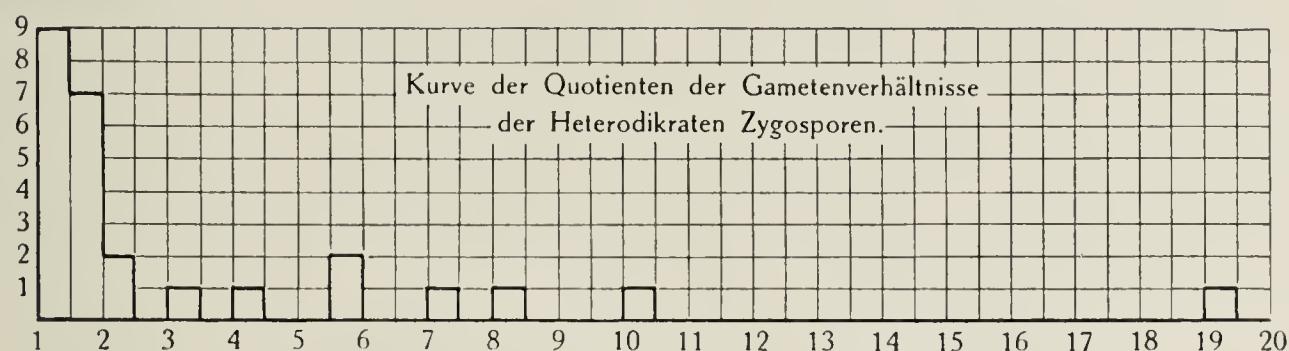
| | n + | p — | | p + | n — |
|-----|--------|--------|-----|--------|--------|
| 96 | 10,32 | 9,68 | 83 | 1,82 | 18,18 |
| 109 | 17 | 3 | 105 | 17 | 3 |
| 84 | 11,43 | 8,57 | 101 | 17,5 | 2,5 |
| 31 | 13 | 7 | 11 | 4 | 16 |
| 32 | 19 | 1 | 21 | 13 | 7 |
| 39 | 11,43 | 8,57 | 23 | 9 | 11 |
| 33 | 9 | 11 | 40 | 12,38 | 7,62 |
| 60 | 13 | 7 | 41 | 6 | 14 |
| 52 | 13,33 | 6,67 | 42 | 10 | 10 |
| 53 | 12,73 | 7,27 | 43 | 7 | 13 |
| 61 | 11 | 9 | 68 | 11 | 9 |
| 55 | 8,57 | 11,43 | 66 | 15,29 | 4,71 |
| 65 | 7,62 | 12,38 | 62 | 17,78 | 2,22 |
| | 157,43 | 102,57 | | 141,77 | 118,23 |

Tabelle IX bringt eine Zusammenstellung von 26 heterodikraten Zygosporen der zweiten und dritten Zygosporengeneration; 13 mit dem n + und p —, 13 mit den entgegengesetzten p + und n —. Die Zahlen für die einzelnen Gametensorarten sind weniger gleichmäßig, wie bei den tetrakraten Zygosporen. Die Durchschnittswerte sind für

1) Die zunächst sehr ins Auge fallende Erscheinung, daß in den Phycomyceskurven jeweils eine hohe Klasse mit einer niedrigen abwechselt, liegt an dem häufigen Auftreten von ganzen Zahlen als Quotienten, das seinerseits bedingt ist von dem häufigen Vorkommen der Zahl 1 bei den Gametenzahlen, was bei den Zahlen des Bohnenmaterials selten ist.

$$\begin{aligned}
 n &+ 12,11 \\
 p &- 7,846 \\
 p &+ 10,905 \\
 n &- 9,094.
 \end{aligned}$$

Die Genauigkeit der Analyse ist für die heterodikraten Zygosporen natürlich doppelt so groß wie für die Tetrakraten, da von jeder Gameten sorte bei 20 isolierten Sporen die doppelte Zahl gewonnen wird. Das kommt auch in der entsprechenden Quotientenkurve zum Ausdruck, die eine weitgehende Ähnlichkeit mit einer durch den Bohnenversuch (1000 Bohnen, je 500 verschieden gefärbt, 26 mal 20 entnommen) gewonnenen hat, wenn sie auch beträchtlich weniger steil ist.



Die *Phycomyces*-kurve zeigt wie die Bohnenkurve einen festen, von dem Quotienten 1—2,5 verlaufenden Bestandteil. Während aber diese damit zu Ende ist, treten bei der *Phycomyces*-kurve eine größere Anzahl stark abweichender Quotienten auf, die untereinander ziemlich weit getrennt sein können, eine Erscheinung, von der es fraglich ist, ob sie im Rahmen einer allgemeinen weiteren Variabilität bei *Phycomyces* begründet ist und nicht besonderen, schon bei den tetrakraten A-Verhältnissen vermuteten, die normale Zufallsvariabilität störenden Einflüssen die Entstehung verdankt.

Man könnte sich versucht fühlen, die monokraten Zygosporen an die Reihe dieser im Zahlenverhältnis von dem mittleren extrem ab-

weichenden heterodikraten als extreme Fälle anzuschließen, wie man die hemiisodikraten an die tetrakraten angliedern könnte. Ist auch bei einem größeren Teil der beiden letztgenannten Formen der Gametenausfall sicherlich ein vollständiger, so könnten die Ursachen, welche extreme Abweichung im Zahlenverhältnis der Gameten und Ausfall bedingen, doch die gleichen sein.

Es ist eine undankbare Sache aus einem so spärlichen Material, wie dem vorliegenden, derart komplizierte Schlüsse zu ziehen. Entsprechend dem fortlaufendem Charakter dieser Arbeiten schienen sie mir wenigstens als Ausgangspunkt für weitere Fragestellung nicht vergeblich.

IX. Zur Frage der Möglichkeit der Homologisierung primärer Geschlechtscharaktere bei Haploiden und Diploiden.

Die kopulierenden Gameten¹⁾ von *Phycomyces* können in zwei Eigenschaften verschieden sein, die getrennt vererbt werden. Die ihnen zugrunde liegenden Gene lassen sich nach dem üblichen Schema etwa folgendermaßen bezeichnen:

N bedeutet nitens, Fehlen von N, (also **n**) piloboloides.

M bedeutet +, Fehlen von M, (also **m**) —.

Die Eltern können also heißen:

Nm **nM** (nitens —, piloboloides +)

oder:

NM **nm** (nitens +, piloboloides —).

In beiden Fällen ist die Zygote: **Nn Mm**.

Nach dem üblichen Schema müßte sie vier Gameten bilden:

NM **nM** **Nm** **nm**, die 16 Kombinationen von F2 Zygoten geben:

| | | | |
|--------------|--------------|--------------|--------------|
| NN MM | Nn MM | NN Mm | Nn Mm |
| Nn MM | nn MM | Nn Mm | nn Mm |
| NN MM | Nn Mm | NN mm | Nn mm |
| Nn Mm | nn Mm | Nn mm | nn mm |

Nun entsprechen die Faktoren **M** und **m** aber den entgegengesetzten Geschlechtsqualitäten, die an den Gameten zur Äußerung

1) Es sei hier noch einmal betont, daß unter Gameten die haploiden Phasen des *Phycomyces* und nicht allein die kopulierenden Kerne verstanden sind.

gelangen und nicht, wie sonst, an der diploiden Phase. Es muß also eine Abstößung eintreten, derart, daß in MM und mm homozygotische Kombinationen ausfallen. Von den 16 Möglichkeiten werden also nur 8 realisiert. Es entstehen: 4 mal **Nn Mm**, 2 mal **NN Mm**, 2 mal **nn Mm** oder $\frac{1}{2}$ **Nn Mm**, $\frac{1}{4}$ **NN Mm**, $\frac{1}{4}$ **nn Mm**. Überläßt man die einzelnen Zygotsorten sich selbst, so erzeugen **NN Mm** und **nn Mm** wieder ihresgleichen; **Nn Mm** spaltet weiter auf.

Läßt man die **F 2**-Zygoten beieinander, so bildet **Nn Mm** wieder Gameten: **NM**, **Nm**, **nM**, **nm**; **NN Mm**: **NM**, **Nm**; **nn Mm**: **nM**, **nm**. Da doppelt so viel **Nn Mm**-Zygoten da sind wie **NN Mm**-Zygoten einerseits und **nn Mm**-Zygoten andererseits, so ist leicht einzusehen, daß alle vier Gametensorten in gleicher Anzahl gebildet werden, die Zusammensetzung von **F 3** ist also die gleiche wie die von **F 2**, nämlich $\frac{1}{2}$ **Nn Mm**, $\frac{1}{4}$ **NN Mm** und $\frac{1}{4}$ **nn Mm**. In einem Schema sieht die Sache so aus:

| | | | |
|--------------------|----------------------------|-------------------------------|---------------------------------|
| P-Gameten | Nm | nM | (oder NM und nm) |
| F 1-Zygoten | | Nn Mm | |
| F 1-Gameten | NM | Nm nM nm | |
| F 2-Zygoten | $\frac{1}{2}$ Nn Mm | $\frac{1}{4}$ NN Mm | $\frac{1}{4}$ nn Mm |
| F 2-Gameten | NM | Nm nM nm | |
| F 3-Zygoten | $\frac{1}{2}$ Nn Mm | $\frac{1}{4}$ NN Mm | $\frac{1}{4}$ nn Mm |
| | | usw. | |

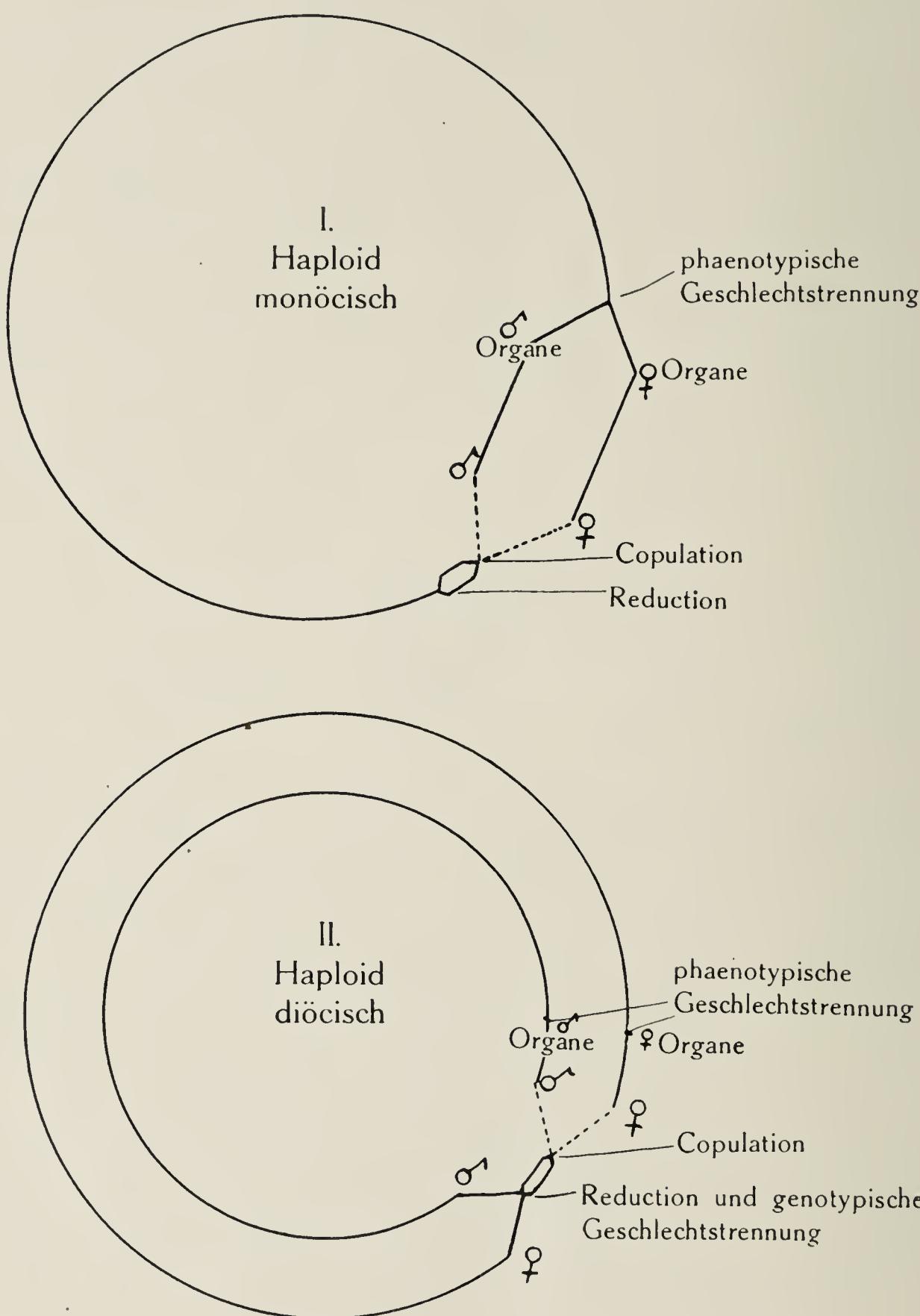
Die Darstellung der Geschlechtsqualitäten des Phycomyces durch An- oder Abwesenheit eines einzigen Faktors wäre nun in Beziehung zu setzen zu den entsprechenden Verhältnissen bei den diploiden Organismen. Es erscheint zweckmäßig, einmal die möglichen Formen der Geschlechtstrennung bei beiden Phasen zu verfolgen.

Als Beispiel für das erste Schema können Sporodinia, Coleochaete oder auch ein monözisches Moos gelten. Am haploiden zwittrigen Thallus entstehen männliche und weibliche Geschlechtsorgane. Diese erzeugen ohne Reduktion männliche und weibliche Sexualzellen, aus deren Verschmelzung die Zygote und mit ihr die kurze diploide Phase hervorgeht, die wir als ebenfalls zwittrig bezeichnen können; sie liefert bei der Reduktion neue zwittrige Thalli.

(Siehe Schema I pag. 428.)

Vergleicht man mit dem Schema I das Schema III, die Haploid-monöcischen mit den Diploid-monöcischen, so erfolgt die äußerlich sichtbare Geschlechtstrennung hier vor der Reduktion, anstatt nach ihr. Die diploide Generation ist die geschlechtlich differenzierte, im ersten Fall war es die haploide.

Beim Schema II, den Haploid-diöcischen, koinzidiert Geschlechts-trennung mit der Reduktion. Die männliche und weibliche Zelle vereinigen sich zur diploiden, genotypisch zwitterigen Zygote, die sofort

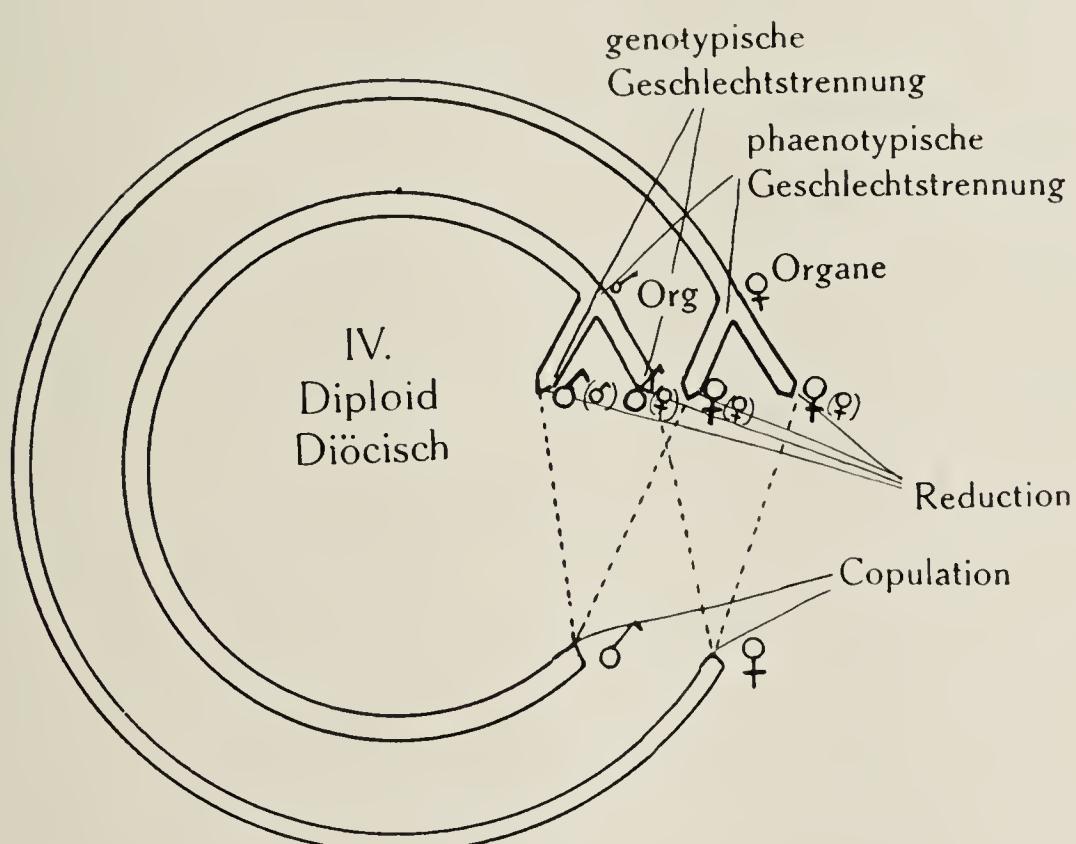
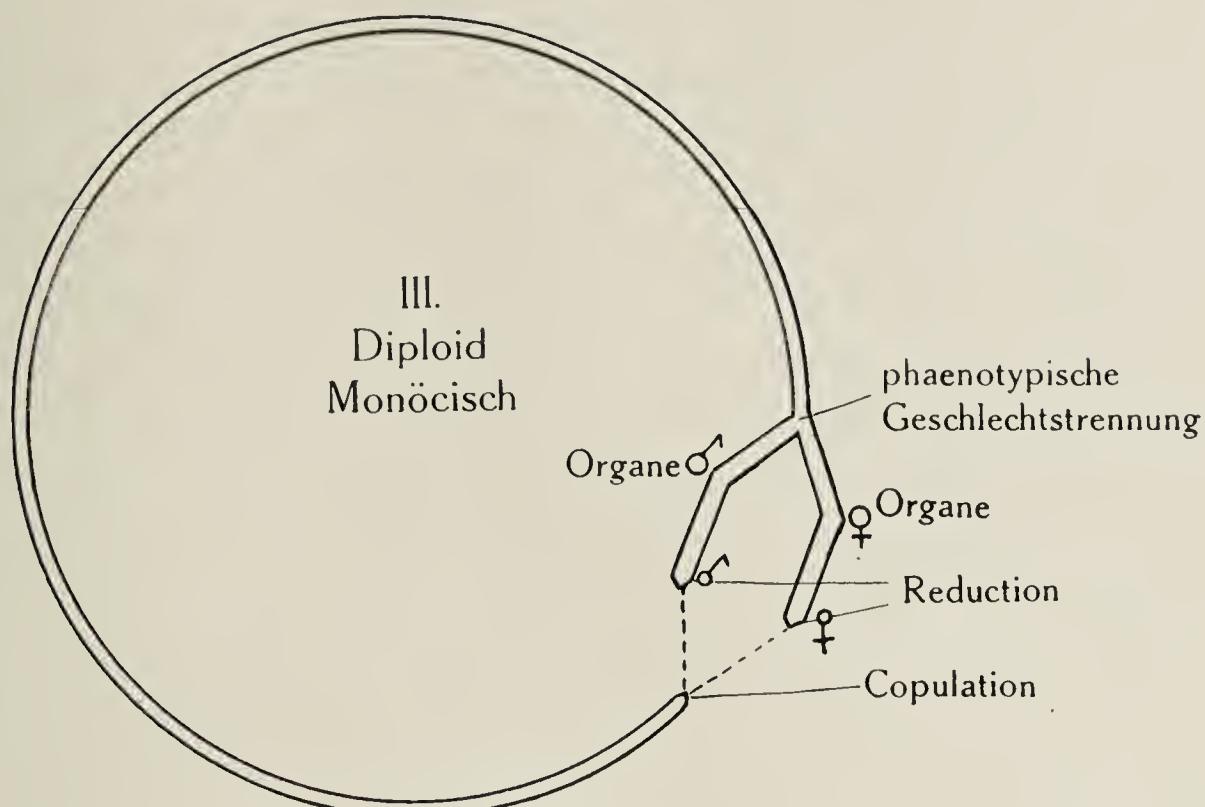


oder nach Ausbildung eines Sporophyten zerfällt und genotypisch verschiedene männliche und weibliche Thalli erzeugt.

Soweit lässt sich die Sache ohne Komplikation darstellen, wenn man überhaupt Geschlechtsäußerung am Haploiden und am Diploiden

identifisieren darf. Strasburger¹⁾ hat dies z. B. für ohne weiteres zulässig gehalten.

Baur ist der Ansicht, daß Geschlechtstrennung bei den Haploiden



und den Diploiden verschiedene Dinge und eventuell mit verschiedenen Namen zu bezeichnen seien.

1) E. Strasburger, Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, Bd. XLVIII.

Daß verschiedene Formen von Geschlechtstrennung vorkommen, soll nicht bezweifelt werden, doch erscheint es mir nicht richtig, den Unterschied gerade zwischen Haploiden und Diploiden eintreten zu lassen. Das Marshall'sche haploid-diöcische Moos erzeugt einen diploiden Embryo, der zur diploiden beblätterten Moospflanze auswachsen kann. Diese diploide Pflanze ist monöcisch und trägt männliche und weibliche Geschlechtsorgane. Eine diploide Moospflanze verhält sich genau wie eine höhere diploide Pflanze, nur daß ihre Gameten nicht einzelne Zellen sind, sondern ganze haploide Pflanzen mit besonderen wieder haploiden Geschlechtsorganen und Geschlechtszellen. Würden die diploiden Geschlechtszellen des diploiden Mooses kopuliert haben, so hätten sie vielleicht einen Embryo erzeugt, in dem eine zweite Reduktion verbunden mit einer dritten Geschlechtstrennung hätte erfolgen können. Die erste und dritte Geschlechtstrennung wären nun identisch, trotzdem sie haploider und diploider Phase angehören. Die zweite Geschlechtstrennung ist jedoch anderer Art; sie besteht nur in dem Auftreten getrennter Geschlechtsorgane am monöcisch-diploiden Thallus; man kann sie als phänotypische Geschlechtstrennung bezeichnen, insofern man sie durch die somatische Inaktivierung einer der beiden in der monöcisch gestimmten Zelle vorhandenen geschlechtsbestimmenden Gene veranlaßt denken kann, die genotypische Geschlechtstrennung aber auf wirklicher Trennung geschlechtsbestimmender Gene beruhen mag.

Es alterniert also hier bei den haploid-diöcischen, diploid-monöcischen Moosen eine genotypische Geschlechtstrennung am haploiden Moos mit einer phänotypischen am diploiden. Bei den haploid-monöcischen Moosen Marshall's erfolgt in beiden Phasen die gleiche phänotypische Trennung.

Beide Formen von Geschlechtstrennung an derselben Phase treffen wir bei den übrigen diploid-diöcischen Organismen an (Schema IV).

Bei ihnen gibt die Verbindung von männlicher und weiblicher Zelle nicht eine zweite neutrale Phase, die wieder Männchen und Weibchen liefert, sondern direkt ein Männchen oder ein Weibchen. Die notwendige Annahme ist die, daß eins der beiden Geschlechter Geschlechtszellen zweierlei Tendenz erzeugen muß, daß etwa das männliche männchen- und weibchenbestimmende Spermazellen¹⁾, das Weibchen einheitliche Eizellen. Diese Annahme wird durch zahlreiche

1) Spermazellen, d. h. je nachdem Spermatozooen, Spermatozoiden oder generative Energiden des Pollenkorns.

Experimente der modernen Erblichkeitsforschung bestätigt. Es ist eine ziemlich allgemeine Erscheinung, daß ein Geschlecht eines diöcischen Organismus immer oder gelegentlich Merkmale des anderen an sich trägt, und daß zuweilen auch hermaphrodite Bildungen vorkommen können.

Man kann mit Goldschmidt die Sache so darstellen, daß man dem einen Geschlecht, etwa dem weiblichen Geschlechtsfaktoren beider Geschlechter im homozygotischen Zustand zuteilt, also für das Weibchen **FF MM**, dem anderen, einen Faktor im homo- und den zweiten im heterozygotischen Zustand, also für das Männchen **Ff MM** schreibt; und eine höhere Potenz von **F** über **M** (also auch von **2F** über **2M**) annimmt. Zwei **M** sollen aber ihrerseits über ein **F** epistatisch sein. Es werden dann vom männlichen Organismus die Keimzellen **FM** und **fM**, vom weiblichen **FM** und **FM** gebildet, aus deren Kombination immer wieder $\frac{1}{2}$ Männchen (**Ff MM**) und $\frac{1}{2}$ Weibchen (**FF MM**) hervorgehen. Die Erklärung des Auftretens hermaphroditer Merkmale ist damit jedenfalls bedeutend erleichtert.

Kehren wir zu unserem Schema IV zurück, so wird klar, daß wir es hier mit zwei in dauerndem Austausch stehenden Entwicklungskreisen zu tun haben. Der eine erzeugt unter genotypischer Geschlechtstrennung männchen- und weibchenbestimmende Spermazellen, der andere in phänotypischer Geschlechtstrennung neutrale Eizellen, deren Geschlecht erst durch die Qualität der kopulierenden männlichen Zelle entschieden wird.

Ausgehend von dem komplizierten Fall der diploid-diöcischen Organismen lassen sich bei der Betrachtung der anderen Kategorien neue Gesichtspunkte finden. Zuerst für die haploid-diöcischen.

Bei manchen von ihnen, etwa beim *Phycomyces* kann man die Geschlechter scharf und übergangslos trennen; die Trennung erscheint als eine rein genotypische.

Bei den Moosen tritt phänotypische neben genotypischer Trennung auf. Männliche und weibliche Pflanzen von *Sphaerocarpus* erzeugen männliche und weibliche Geschlechtsorgane, die Zygote wird zum Sporophyten; dieser bildet aus den Sporenmutterzellen unter Reduktion und genotypischer Geschlechtstrennung Sporentraden, aus denen je zwei männliche und zwei weibliche Pflanzen hervorgehen.

Bei vielen anderen Moosen ist die Diöcie keine vollkommene, wenn es auch wahrscheinlich ist, daß die Zygote oder der Sporophyt Männchen und Weibchen in gleicher Anzahl erzeugt, so kommen doch nicht selten Zwitterbildungen, z. B. androgyne Hüte bei *Marchantia*,

Preissia und Dumortiera trichocephala vor, bei letzterer Art sogar alle Übergänge zwischen männlichen und weiblichen Pflanzen, die uns vor die Notwendigkeit stellen, auch hier bei den haploiden wenigstens einem Geschlecht beide Arten von geschlechtsbestimmenden Faktoren zuzu erkennen. Für den Marchantia-Mann könnte man schreiben **MF**

für das Marchantia-Weib

mf

M wäre über **F** epistatisch zu denken, etwa **1M=2F** oder **M=F/2**.

Durch gelegentliche äußere Eingriffe könnte sich das epistatische Verhältnis **M:F** ändern und die Entstehung haploider Hermaphroditen erfolgen.

Auch bei Phycomyces könnten diese Verhältnisse vorliegen. Würden wir in unserem im Anfang dieses Kapitels gegebenen Vererbungsschema jeder Gamete den Faktor **F** zusetzen, so würde das Resultat das gleiche bleiben.

Bezüglich der Geschlechtstrennung könnte man also resumieren:

Bei haploid-diöcischen Organismen tritt phänotypische und genotypische Geschlechtstrennung auf:

Bei diöcisch-diploiden Wesen sind phänotypische und genotypische Geschlechtstrennung vorhanden, aber die letztere bloß in einem Geschlecht.

Bei monöcisch-haploiden und diploiden existiert nur eine phänotypische Geschlechtstrennung. Man kann sie sich als gewöhnliche somatische Differenzierung denken. Für die Geschlechtsqualitäten selbst ergeben sich aus dem Vorhergehenden eine Reihe von Konsequenzen.

Hat man einen zwitterigen haploiden oder diploiden Organismus, so nennt man dessen Sexualzellen männlich oder weiblich. Männlich oder weiblich sind Bezeichnungen für Phänotypen. Innerlich oder genotypisch sind männliche oder weibliche Keimzellen gleich. Der Phänotypus wird ausgelöst durch das Organ, das die Keimzellen hervorbringt und beruht indirekt auf der somatischen Differenzierung der Zellen, die die Geschlechtsorgane erzeugten.

Beim diöcisch-haploiden Organismus bedeutet männlich und weiblich zunächst das gleiche, wenigstens hinsichtlich der äußeren Eigenschaften der Geschlechtszellen, wir übertragen den Ausdruck aber auch auf die zwei genotypisch verschiedenen Pflanzenformen, von denen die eine männliche, die andere weibliche Geschlechtsorgane und Keimzellen bildet.

Beim Diöcisch-Diploiden sind Männchen und Weibchen ebenfalls genotypisch verschieden, ihre Keimzellen äußerlich männlich und weiblich, trotzdem teilweise genotypisch identisch, d. h. bei männlicher Hetero-

zygotie nur die Hälfte der männlichen von allen weiblichen und der anderen Hälfte der männlichen, und bei weiblicher Heterozygotie die Hälfte der weiblichen von allen männlichen und der anderen Hälfte der weiblichen genotypisch verschieden.

Wollte man nur die in den genotypischen Geschlechtsqualitäten verschiedenen Organismen oder Keimzellen als Männchen und Weibchen bezeichnen, so würde bei männlicher Heterozygotie das ehemalige Männchen nicht, ob es Männchen oder Weibchen und bei weiblicher das Weibchen nicht, ob es Weibchen oder Männchen.

Um sie nicht in die Situation zu bringen, bezeichnet man besser mit männlich und weiblich ausschließlich phänotypische Unterschiede, zumal die diöcischen Organismen mit ihrer genotypischen Differenzierung der Geschlechter abgeleitete Formen darstellen.

Man braucht nun einen Ausdruck für genotypisch verschiedene Männchen und Weibchen. Man könnte sie wie beim *Phycomyces* mit + und — bezeichnen, diese Zeichen lassen sich aber nicht in Substantivform geben. Der Ausdruck soll nicht Männchen und Weibchen heißen und doch seine Beziehung zu diesen ausdrücken. Sagen wir für Männchen und Weibchen mit Berücksichtigung ihres phänotypischen Charakters *Androphaen* und *Gynophagen*, für die andere genotypisch verschiedene Kategorie *Androgen* und *Gynogen*.

Jetzt können wir definieren:

Was ist ein Androphaen? Ein Androphaen ist ein Organismus, der phänotypisch-männliche (androphaene) Geschlechtszellen erzeugt, oder ist eine phänotypisch-männliche Geschlechtszelle selbst¹⁾.

Was ist Gynophagen? Ein Gynophagen ist ein Organismus, der phänotypisch-weibliche (gynophaene) Geschlechtszellen erzeugt, oder es ist eine phänotypisch-weibliche Geschlechtszelle selbst.

Kurz: Ein androphaener Organismus, diploid oder haploid, besitzt männliche, ein gynophaener, weibliche Geschlechtsmerkmale.

Was ist ein Androgen? Ein Androgen ist ein Organismus, der genotypisch sexuell bestimmte (androgene) Keimzellen erzeugt oder ist eine genotypisch sexuell bestimmte Keimzelle selbst.

Was ist ein Gynogen? Ein Gynogen ist ein Organismus,

1) Im gewöhnlichen Sprachgebrauch spricht man von Männchen und Weibchen beim Organismus, aber nur von männlichen und weiblichen Keimzellen. Unsere Homologisierung der Keimzellen und des eventuell vorhandenen Thallus (Prothalonium) der Diploiden mit dem Thallus und den Keimzellen der Haploiden zwingt uns, auch die Keimzellen der ersteren gelegentlich als Männchen oder Weibchen zu bezeichnen.

der genotypisch entgegengesetzt-sexuell bestimmte (gynogene) Keimzellen produziert, oder ist eine genotypisch entgegengesetzt-sexuell bestimmte Keimzelle selbst.

Wo sind ein Androphaen mit einem Androgen, ein Gynophaeen mit einem Gynogen identisch?

Bei den haploid-diöcischen Organismen (also einem *Phycomyces*-Thallus, einem *Marchantia*-Thallus oder einer *Marchantia*-Keimzelle).

Wo können ein Androphaen mit einem Androgen, oder ein Gynophaeen mit einem Gynogen identisch sein?

Als Thallus (*Prothallium*) und Geschlechtszelle im diploid-diöcischen Organismus bei männlicher oder weiblicher Heterozygotie.

Was ist ein Androphaen oder ein Gynophaeen als diploid-diöcischer Organismus?

(Die Ausdrücke Androgen und Gynogen bezeichnen hier einen Unterschied, der bei der Hälfte der Androphaene oder der Gynophaeene vorliegt. Man könnte also antworten):

Ein Androphaen ist bei männlicher Heterozygotie ein Gynandrogen, bei weiblicher ein Androgen.

Ein Gynophaeen ist bei weiblicher Heterozygotie ein Androgynogen, bei männlicher ein Gynogen.

Blakeslee hat die Sexualitätsverhältnisse im Pflanzenreich in übersichtlicher Form zusammengestellt und die Homologien aufgedeckt¹⁾. Es dürfte sich erübrigen, diese Zusammenstellung hier zu wiederholen, und genügen, die durch die Unterscheidung von phänotypischer und genotypischer Geschlechtstrennung bedingten Zusätze zum Blakesleeschen Schema vorzunehmen.

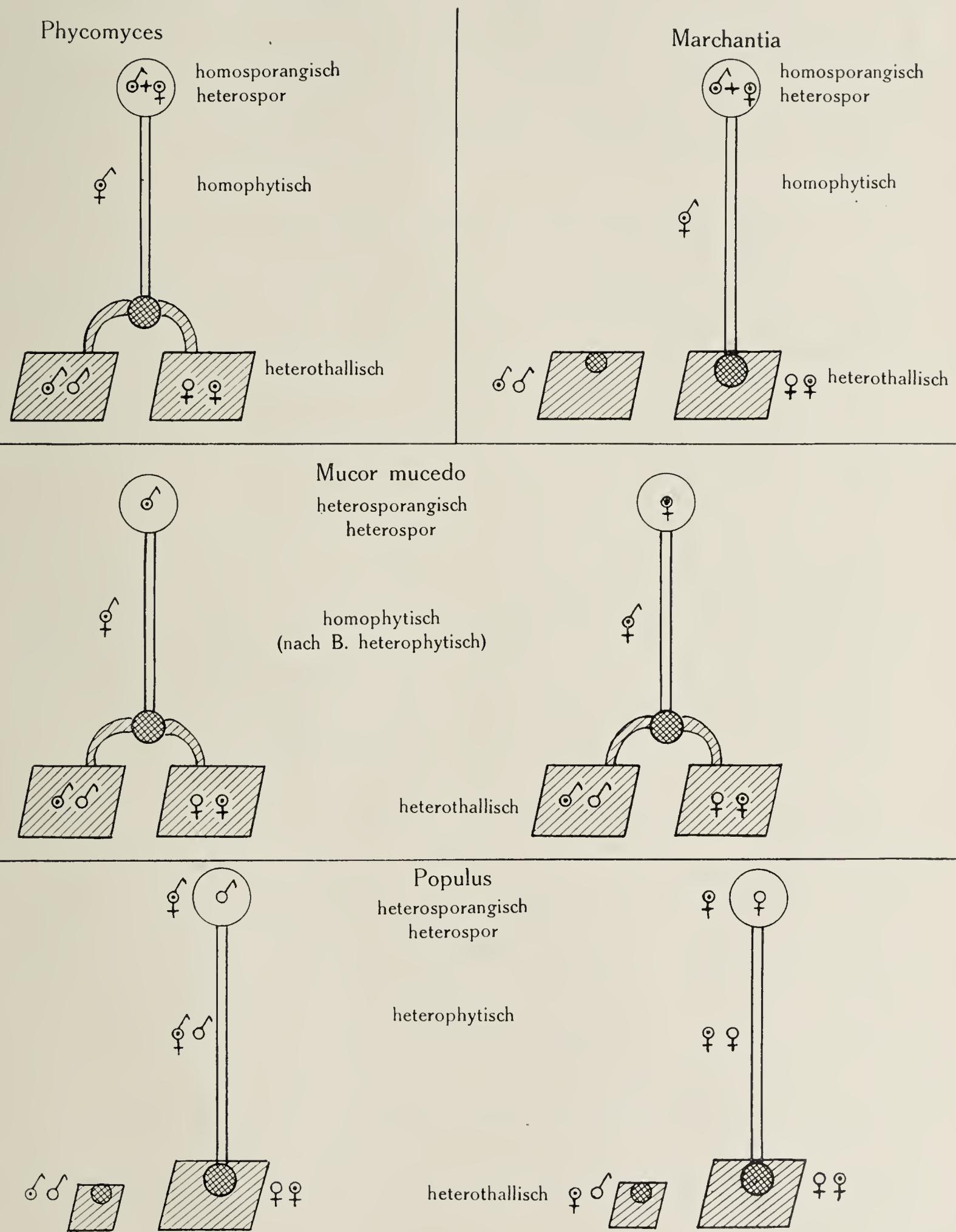
Die Reihe der homothallischen Typen (der haploid-monözischen), *Sporodinia*, *Physcomitrium*, *Polypodium* bleibt unverändert; die Zeichen ♂ und ♀, resp. ♂ bezeichnen die phänotypischen Geschlechtscharaktere.

Dasselbe gilt für die heterothallischen, diploid-monözischen Typen *Selaginella* und *Lilium*.

Bei *Phycomyces* und *Marchantia*, den heterothallisch-homosporangisch-

1) Man sieht an seinem Schema sehr schön, daß die phänotypische Geschlechtstrennung an verschiedenen Stellen, einmal an der haploiden Phase, dem Thallus (*Sporodinia*, *Physcomitrium*, *Polypodium*), zum anderen an der diploiden Phase (*Selaginella*, *Lilium*) am Phyten erfolgt. Das wäre der Umstand, der Baur bestimmte, einen wesentlichen Unterschied zwischen der Geschlechtstrennung am Haploiden und am Diploiden anzunehmen. Strasburger spricht hier von einer Verschiebung der Geschlechtstrennung von der haploiden auf die diploide Phase zurück, gewissermaßen eine physiologische Beeinflussung des Mutterorgans durch die androphaenen oder gynophaeenen Sporen unserer Ausdrucksweise.

heterosporen, wären im Schema Blakeslees die Zeichen für die Androgene und Gynogene ♂ und ♀, resp. ♂, statt der für Androphaene und Gynophaeen zu setzen; beim Thallus allein hätten beide Arten von Zeichen zu stehen (Schema pag. 435).



Bei der heterothallisch-heterosporangisch-heterozygotisch-heterosporen *Populus* wäre das Schema männlicher Heterozygotie entsprechend zu vervollständigen (Schema pag. 435).

Mucor mucedo kann nach den Feststellungen bei *Phycomyces*, bei dem gelegentlich heterosporangische Keimsporangien vorkommen, mit diesem identifiziert werden, wenn man annimmt, daß androgene oder gynogene Sporen im Sporangium zugrunde gehen. Der Phyt, die diploide Phase, wäre zum Unterschied von *Blakeslee*, der schon die Zygote für eingeschlechtig hielt, mit $\frac{\odot}{+}$ zu bezeichnen.

X. Zur Theorie der Vererbung haploider Organismen.

Blakeslee hat zahlreiche Versuche unternommen, verschiedene *Mucorineen* miteinander zu kreuzen. Zwischen sehr verschiedenen + und — Mycelien hat er mehr oder weniger weitgehende Kopulationsversuche beobachtet; er konnte jedoch keine reifen Zygosporen erhalten. An Hand der Verhältnisse der Gametenspaltung bei *Phycomyces* läßt sich ein Schluß ziehen auf die Art des Resultates, welches eine Artkreuzung bei haploiden haben könnte.

Bei diploiden Organismen tritt bei Artkreuzung eine so komplizierte Spaltung in F_2 ein, daß es praktisch ziemlich aussichtslos erscheint, die Fülle der möglichen Formen zu trennen, insbesondere aber die Elternzygoten wieder entstehen zu sehen. Die Zahl der möglichen Kombinationen ist so groß, daß die beschränkte Anzahl der Nachkommen eines Elternpaares selbst bei hoher Fertilität einen nur kleinen Ausschnitt aus der möglichen Gesamtvariabilität aufweist.

Es fragt sich, ob die Verhältnisse nicht da günstiger liegen, wo die eigenschaftstragende Phase die haploide ist und um wieviel sie es sind.

Die folgende Tabelle kann die Verhältnisse bei der Aufspaltung der aus einer Kreuzung verschiedener Gameten erhaltenen Zygote illustrieren und zwar für solche Fälle, wo die Gameten in einer beschränkten Zahl von Merkmalspaaren (richtiger Genen) verschieden sind.

(Siehe Tabelle XI pag. 437.)

n soll bezeichnen die Zahl der verschiedenen Gene.

A und B die Zahlen der wieder auftretenden Elterngameten.

A 1, A 2, A 3 usw., B. 1, B 2, B 3 usw. die Zahl der von den Elterngameten in einem, in zwei, in drei usw. Faktoren abweichenden Tochtergameten.

Tabelle XI.

| n | A | A ₁ (B ₇) | A ₂ (B ₆) | A ₃ (B ₅) | A ₄ B ₄ | (A ₅) B ₃ | (A ₆) B ₂ | (A ₇) B ₁ | B |
|---|---|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|---|
| 1 | 1 | | | | | | | | 1 |
| 2 | 1 | 1 | | | | | | 1 | 1 |
| 3 | 1 | 3 | | | | | | 3 | 1 |
| 4 | 1 | 4 | 3 | | | | 3 | 4 | 1 |
| 5 | 1 | 5 | 10 | | | | 10 | 5 | 1 |
| 6 | 1 | 6 | 15 | 10 | | 10 | 15 | 6 | 1 |
| 7 | 1 | 7 | 21 | 35 | | 35 | 21 | 7 | 1 |
| 8 | 1 | 8 | 28 | 56 | 70 | 56 | 28 | 8 | 1 |

Die Aufgabe ist nun die, die Zahlen der auftretenden Kategorien von Individuen für die verschiedenen Größen von n festzustellen. Die Zahl der bei einem Individuum von denen der Eltern abweichenden Faktoren sei allgemein gleich k.

Die Berechnung kann erfolgen nach der Formel für die Kombination von n-Faktoren zur kten Klasse:

$$\frac{n(n-1)(n-2)\dots}{(n-k)\cdot(n-k-1)\cdot(n-k-2)\dots} \cdot \frac{1}{k(k-1)(k-2)\dots} = A^k \text{ (oder } B^k\text{).}$$

Die Berechnung ist in der Tabelle für die Größen von n von 1—8 ausgeführt. Man sieht ohne weiteres, daß die Zahl der den Eltern gleichen oder ähnlichen Individuen eine relativ bedeutend höhere sein muß wie bei den Diploiden.

Theoretisch läßt sich die Zahl einer der in F1 rein wieder auftretenden Elterngameten, wie aus der Tabelle hervorgeht, feststellen:

$$A \text{ (oder } B) = \frac{1}{2^n}; \text{ für einen beliebigen der beiden Eltern finden wir: } A + B = \frac{1}{2^{n-1}}.$$

Für das Wiederkommen einer bestimmten elterlichen Zygote bei den Diploiden besteht die Wahrscheinlichkeit:

$$(\alpha \text{ oder } \beta) = \frac{1}{2^{2n}}, \text{ für einen beliebigen Elter: } \alpha + \beta = \frac{1}{2^{2n-1}}.$$

Die Wahrscheinlichkeit, daß bei den Kindern den Eltern gleiche Formen herausspalten, ist also bei den Haploiden 2^n mal so groß als bei den Diploiden.

Die folgende Übersicht zeigt, wie die Zahlen in beiden Reihen wachsen:

Die Wahrscheinlichkeit des Auftretens eines der beiden Elternkombinationen bei n -Merken.

| | Haploid A + B | Diploid $\alpha + \beta$ |
|-------|---------------|--------------------------|
| n = 1 | 1 : 1 | 1 : 2 |
| 2 | 1 : 2 | 1 : 8 |
| 3 | 1 : 4 | 1 : 32 |
| 4 | 1 : 8 | 1 : 128 |
| 5 | 1 : 16 | 1 : 512 |
| 6 | 1 : 32 | 1 : 2048 |
| 7 | 1 : 64 | 1 : 8192 |
| 8 | 1 : 128 | 1 : 32768 |
| 9 | 1 : 256 | 1 : 131072 |
| 10 | 1 : 512 | 1 : 524288 |
| 11 | 1 : 1024 | 1 : 2097152 |
| 12 | 1 : 2048 | 1 : 8388608 |
| n | 1 : 2^{n-1} | 1 : 2^{2n-1} |

Es erscheint also die Analytik der Erblichkeit bei den Haploiden in der Beziehung auf restlose Analyse einfacher Organismen bedeutend besser gestellt als bei den Diploiden.

XI. Gesamtresultate der Teile I¹⁾ und II.

1. Variabilität und Heterocaryose.

Die aus einer +Kultur von *Phycomyces nitens* isolierten Varianten plicans und piloboloides liegen bei der Isolierung in heterocaryotischer Form vor, d. h. ein Teil der Kerne ihres polyenergiden Mycels sind Variantenkerne, ein anderer Teil Kerne der Stammform, was in einer Mischung der äußeren Charaktere zum Ausdruck kommen kann.

Die heterocaryotischen Varianten spalten in den mehrkernigen Sporangiosporen teils reine Stammformmycelien ab (var. plicans); teils

1) Vgl. Flora, Bd. VII (1914), pag. 259—316.

sind alle unter normalen Verhältnissen vom Mycel erzeugten Sporangiosporen wieder heterocaryotische Varianten (var. *piloboloides*).

Es liegt in der heterocaryotischen Vereinigung zweier Formen im gleichen Mycel ein labiles oder stabiles Gleichgewicht vor, das labile läßt die Entmischung wenigstens einer der beiden Komponenten im homocaryotischen Zustand zu, das andere nicht, indem bei seinem Vorhandensein selbst eine lang andauernde Selektion der einen oder anderen Form ohne Erfolg bleibt.

Die Selektion wird dadurch möglich, daß im Körper des heterocaryotischen Pilzes Merkmale beider Formen an den Sporangien rein auftreten können, so daß der Schluß auf die relative zahlenmäßige Überlegenheit der Kerne der ausschlaggebenden Komponente nahe liegt.

2. Künstliche Heterocaryose der Varianten.

Der Beweis für die Wirklichkeit der Heterocaryose wird dadurch erbracht, daß es regelmäßig gelingt, Plasma einer Variante mit dem Plasma der Stammform in der Haut eines Sporangienträgers zur Mixochimäre zu vereinigen, woraus dann eine heterocaryotische Form hervorgeht (vgl. auch Teil II, pag. 393), die sich nicht von den natürlich heterocaryotischen Mycelien unterscheidet, es sei denn in der leichteren Entmischung ihrer Komponenten.

3. Sexuelle Heterocaryose.

Auf die gleiche Weise läßt sich aus einem + Mycel und einem — Mycel durch mechanische Mischung ein sexuell neutrales oder bisexuelles erzeugen, das den zuerst von Blakeslee aus der Zygospore erzogenen neutralen Mycelien gleicht und in +, — und neutrale Mycelien zerfallen kann. Äußeres sichtbares Zeichen für den Eintritt der Mischung der Protoplasten ist die Ausbildung der Pseudophoren, d. s. abortive Kopulationsäste des Mycels.

Das künstlich neutrale Mycel kommt in allen Übergängen mit den sexuell aktiven (homocaryotischen) vor, es kann gelegentlich durch vegetative Spaltung von Mycelästen zur Zygosporenbildung gelangen.

4. Abspalten einer homocaryotischen Form aus natürlich heterocaryotischer stabiler Bindung.

Genanntes Phänomen wurde in einem Fall an einem Mycel aus der Spore eines Mixochimärensporangiums beobachtet (var. *piloboloides-elongatus*).

5. Die Cytologie des Phycomyces.

Das polyenergide Mycel enthält sehr kleine, außerhalb der Sporen dauernd in Teilung befindliche, membran- und nucleoluslose Kerne mit ungefähr 12 Chromosomen. Bei der Sporenbildung in den vegetativen Sporangien werden eine größere Zahl von Kernen in jede Spore eingeschlossen, die sich erst bei der Sporenkeimung wieder zu teilen beginnen.

Die sexuelle Fortpflanzung erfolgt, wie bekannt, durch die Kopulation zweier Myceläste, deren aneinanderstoßende Enden durch eine Wand vom übrigen Mycel abgegliedert werden. Die sie trennende Wand wird gelöst und die Protoplasten beider Gametangien fusionieren zur Zygospore. Die zahlreichen Kerne vermehren sich stark und bleiben während der Ausreifung der Zygospore unverändert.

Bei der nach etwa 6 Monaten im Licht erfolgenden Keimung der Zygospore treten zuerst alle Kerne zu Paaren zusammen. Ein Teil der Paare verschmilzt, das Schicksal der nicht verschmelzenden ist nicht ganz sicher. Entweder gehen sie zugrunde oder passieren die Zygospore apogam.

Die Zygospore keimt mit einem Sporangienträger. Keimende Zygospore und Träger stellen die diploide Phase, den Sporophyten des Phycomyces dar. Seine Kerne sind sehr groß, mit Membran und Nucleolus versehen und teilen sich nie, bevor sie in der jüngsten Anlage des am Träger entstehenden Keimsporangiums in die Mitose eintraten, die zur Reduktion führt. Ein Teil der Kerne bleibt hier unverändert und zerfällt erst in den Sporen.

Beim Heranwachsen des Keimsporangiums vermehren sich die reduzierten Kerne stark. Die Bildung der Sporen geht wie beim vegetativen Sporangium vor sich, nur bekommen die Sporen hier nur je einen Kern mit Membran, der sich in der Spore in vier vegetative Kleinkerne teilt. Die Sporen des Keimsporangiums, die Ursopren, sind also nicht selbst eigentliche direkt aus der Reduktionsteilung entstandene Gameten, sondern abgeleitete. Die aus ihnen hervorgehenden Urmycelien verhalten sich wie die eingangs geschilderten vegetativen Mycelien. Wenn sie in der Folge ebenfalls als Gameten bezeichnet werden, so leitet sich das Recht dazu aus ihrer Fähigkeit zur erneuten Reproduktion der diploiden Phase her, und der Ausdruck ist im Sinne der Erblichkeitsforschung gebraucht.

Wird die Zygospore gezwungen, unter dem Substrat zu keimen, so erzeugt sie ein diploides Promycel, dessen Kerne bei der ersten Tei-

lung in haploide zerfallen. Das entstehende haploide Mycel ist, da meist verschiedene Gametensorarten erzeugt werden, häufig heterocaryotisch.

6. Die Vererbung der Charaktere.

Kreuzt das Vererbungsexperiment bei höheren Organismen die diploiden Phasen und überläßt den von ihnen gebildeten Gameten die Möglichkeit zufälliger Kombination, um aus dem Unterschied der Phänotypen neuer diploider Phasen auf die stattgefundene Gametenspaltung zu schließen, so kombinieren wir hier die Phänotypen der Gameten selbst zu neuen diploiden Phasen und beobachten direkt die Aufspaltung in neue Gameten.

Die Kreuzung von Stammform und Variante erzeugt in den Ursporen der Keimsporangien der Zygospore konstante Formen; selbst bei der Kreuzung heterocaryotischer mit homocaryotischen Mycelien.

Die Geschlechtstrennung geht während der Reduktionsteilung vor sich; die primären Geschlechtsqualitäten können deshalb als spaltende Gene betrachtet werden. Es bleibt zu beachten, daß sie sich als erbliche physiologische Unterschiede auffassen lassen und die Homologisierung mit den sich an diploiden Phasen äußernden Geschlechtsqualitäten nicht ohne weiteres statthaft ist.

Die Wuchsunterschiede zwischen dem + und dem — Mycel, die bisher als typische sekundäre Geschlechtscharaktere betrachtet wurden, scheinen bei *Phycomyces nites* zwischen beiden Geschlechtern austauschbare Eigenschaften zu sein.

Nur bei einem Teil der Zygosporen erfolgt im Keimsporangium die Spaltung in alle theoretisch möglichen Gametensorarten.

Kreuzt man var. piloboloides + mit nitens — oder nitens + mit piloboloides —, so kann man vollständige Aufspaltung und damit alle vier Merkmalskombinationen p+, p—, n+, n— in den Gameten erhalten.

Zygosporen, deren Keimsporangien sich so verhalten, heißen tetrakrate. Häufig fallen zwei Gametensorarten aus, also bei den dikraten Zygosporen. Bei den Monokraten fallen drei aus und die Zygospore erzeugt nur eine Art von Gameten, wie etwa die von *Mucor mucedo* nur das eine Geschlecht.

Vielleicht existiert auch der Ausfall von einer Gametensorange, es gäbe dann auch trikrate Zygosporen.

Die genannten Ausdrücke haben nur Sinn, wenn die Eltern in zwei Merkmalspaaren verschieden sind, handelt es sich um mehr, wird man zweckmäßiger von pantokraten Zygosporen mit vollständiger, von polykrater und monokrater mit unvollständiger Aufspaltung reden.

Unter den dikraten Zygosporen können entgegengesetzte Gametenarten vorliegen, also $n+$ und $p-$ oder $p+$ und $n-$, bei denen die Charaktere der Eltern vertauscht oder nicht vertauscht sind. Dies sind die Heterodikraten.

Bei den Hemiisodikraten ist eine der vier Eigenschaften ausgefallen. Es sind vier Fälle möglich: $p+$ und $n+$; $p-$ und $n-$; $p+$ und $p-$; $n+$ und $n-$, die alle vorkommen. (Seltene Abweichungen, die nur bei der ersten Kreuzung des heterocaryotischen piloboloides mit nitens häufiger auftraten, sind Fälle, bei denen die Ursporen der Keimsporangien verschiedene Gametensorten in heterocaryotischer Vereinigung liefern. Die im gleichen Mycel vereinigten Gameten können im Geschlecht und in der Variante verschieden sein. Erstere sind die bekannten „neutralen“ Mycelien, deren Heterokaryose sich in der Ausbildung der Pseudophoren äußert; die anderen in der Variante verschiedenen, „heterophänen“ Mycelien kommen zuweilen ausschließlich aus allen Sporen eines Keimsporangiums. Beide Anomalien röhren mit großer Wahrscheinlichkeit daher, daß im Keimsporangium gelegentlich mehrkernige Sporen gebildet werden können.)

Die bei den vollkommen aufgespaltenen, tetrakraten Zygosporen erhaltenen Zahlen der Gametensorten sind im großen Durchschnitt für alle vier Sorten etwa die gleichen, doch ist ihre Variabilität um den theoretischen Wert größer, als sie dem Zufallsgesetz entspricht. Dies ist ohne Zweifel auf die Tatsache zurückzuführen, daß die Gameten abgeleitete sind, d. h. eine nachträgliche Vermehrung der Kerne nach der Reduktionsteilung stattfand, die bei den verschiedenen Arten verschieden rasch verlaufen ist.

Es dürften sich bei den Haploiden in dieser Beziehung viel günstigere Objekte für die Erblichkeitsanalyse finden lassen, als Phycomyces.

Die diploide Phase, das Keimsporangium der Zygospore besitzt einen ausgeprägten Phänotypus.

Die Kreuzung piloboloides $+$ \times piloboloides $-$ gibt nur homozygotische piloboloides-Keimsporangien und Descendenz, die von nitens $+$ \times nitens $-$ nur solche von nitens, selbst wenn beide Elterngameten aus heterozygotischem Keimsporangium stammten.

Aus der Kreuzung von Stammform und Variante kann ein heterozygotisches Stammform- oder Variantensporangium auftreten. Bei verschiedenen Rassen verhält sich die gleiche Eigenschaft zuweilen dominant, zuweilen rezessiv, doch ist Dominanz oder Rezessivität meist keine vollständige und nicht bei allen Keimsporangien einer Kreuzung ausgeprägt. Häufig kommen bei der gleichen Kreuzung neben rein domi-

nanten oder rezessiven intermediäre Formen vor; in einem Fall wurde durchgehend intermediäres Verhalten konstatiert.

Der Gametenausfall hat keinen Einfluß auf Dominanz oder Rezessivität eines Merkmals. Ein heterozygotisches piloboloides-Keimsporangium kann reine nitens Nachkommenschaft haben und umgekehrt. Der Ausfall scheint also meist metagam zu erfolgen. Bei den heterodikraten Keimsporangien ist auch ein syngamer Ausfall möglich, wenn eine der beiden möglichen Formen der Reduktionsteilung unterbleibt.

Wäre die vollständige Aufspaltung in den Keimsporangien des *Phycomyces* eine regelmäßig eintretende, so ließe sich mit diesem Pilze mendeln im Sinn diploider Organismen. Man könnte die einer diploiden Phase entstammenden Gameten willkürlich kopulieren lassen und aus der nächsten diploiden Phase auf die Art der Gametenspaltung schließen. Ein wesentlicher Unterschied wäre aber nicht zu vergessen, nämlich der, daß nicht beliebige Gameten kopulieren können, sondern nur jeweils ein + Gamet mit einem — Gameten. Das Merkmalspaar des Geschlechtes würde also beim mendeln mit diploiden Phasen ausfallen. Der haploid diöcische *Phycomyces* ist diploid monöcisch.

Außer den zwei deutlich unterscheidbaren Merkmalspaaren wurden noch eine Anzahl nur bei der Variante piloboloides regelmäßig feststellbare Verschiedenheiten als spaltende Eigenschaften erkannt, deren Analyse noch keine endgültigen Resultate ergab, besonders weil sie auch von nitens vererbt zu werden scheinen, ohne bei dieser Form in die Erscheinung zu treten.

An theoretischen Folgerungen lassen sich noch die folgenden erwähnen:

Bei haploiden diöcischen Organismen kann eine phänotypische und muß eine genotypische Geschlechtstrennung erfolgen.

Bei Diöcisch-diploiden sind phänotypische und genotypische Geschlechtstrennung vorhanden, aber die letztere bloß in einem Geschlecht.

Bei monöcisch-Haploiden und Diploiden existiert nur eine phänotypische Geschlechtstrennung.

Da bei den Haploiden die Gameten die eigenschaftsbegabte Phase sind, müssen sich komplizierte Aufspaltungen bei ihnen viel leichter beobachten lassen als bei den diploiden. Die Zahl der in F1 wieder auftretenden, den Eltern gleichen Gameten ist 2^n mal so groß, als die der bei den Diploiden in F2 erscheinenden elterngleichen Homozygoten, wenn n die Zahl der bei den Eltern verschiedenen Gene bedeutet.

Anhang 1.

Plattenaussaaten verschiedener piloboloides-Rassen.

Aussaat einzelner Sporangien am 5. Okt. 1912 (Fig. 12 a, b; Fig. 13 a—h).

Piloboloides' V 1 (heterocaryotisch).

- 6. Okt. Keimung regelmäßig. Mycelien in der Größe etwas verschieden; einzelne sehr klein. Die Mehrzahl etwas rascher wachsend als die aus den Zygosporen stammenden Formen.
- 7. und 8. Okt. Primäre¹⁾ Träger mit kurzen, fast kugeligen Kröpfen, die fast doppelt so dick sein können, wie der Kopf (Fig. 12 a). Die Aussaat enthielt einige Prozent nitens-Träger. Sekundäre wie primäre, aber größer und schmäler (Fig. 13 a).
- 18. Okt. Endsporangien, teilweise mit elongaten Kröpfen.

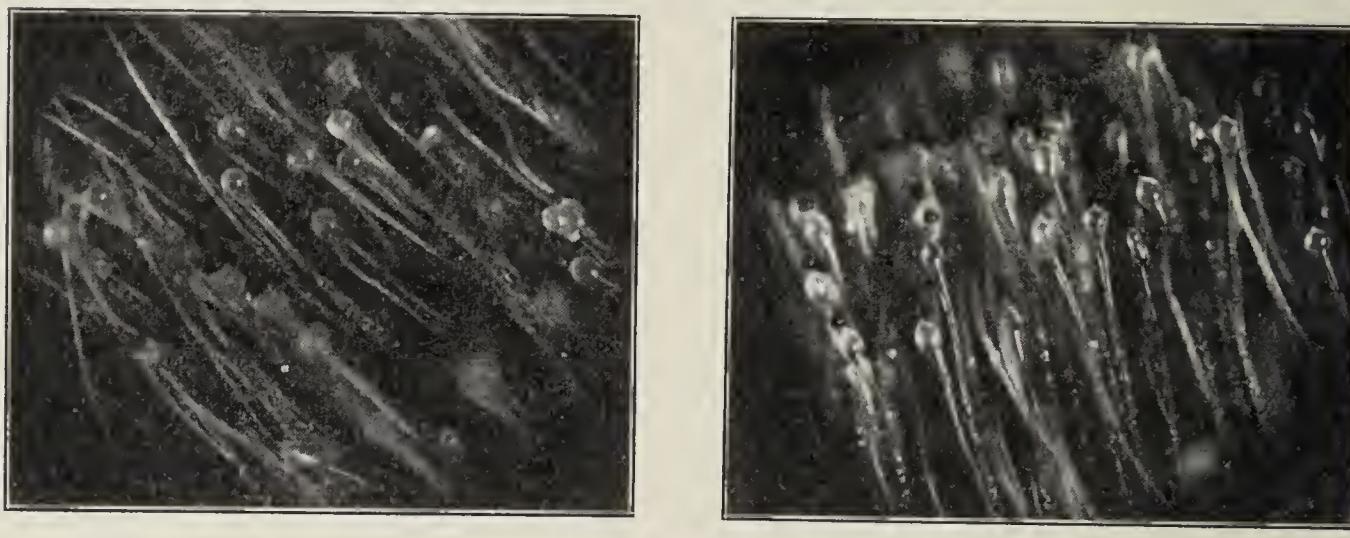


Fig. 12. Primärsporangien dichter Plattenaussaaten.

[23] II 13.

- 6. Okt. Keimung regelmäßig, jedoch mit einzelnen aberrativen Mycelien. Wachstum rasch.
- 7. und 8. Okt. Primäre Sporangien mit dickerem Kropf als Kopf (Fig. 12 b). Sekundäre langsam nach unten verschmäler. Der leichte eingeschnürte Kropf etwa so dick wie der Kopf (Fig. 13 b).
- 18. Okt. Endsporangien: meist mit kurzen piloboloides-Kröpfen, wenige schwach elongat, aber stark verdickt mit relativ kurzem Kropf.

[26] II 3.

- 6. Okt. Keimung sehr regelmäßig; keine aberrative Mycelien. Mycelien etwas nitens-artig; geweihartig verzweigt.

1) Die Unterscheidung von „primären und sekundären Trägern“ ist so zu verstehen, daß nicht die Träger einzelner Mycelien gemeint sind, sondern die auf der ganzen Platte nacheinander zur Fruktifikation kommenden Serien. „Primäre“ entstehen an dichten, „sekundäre“ an weniger dichten Stellen der Aussaat. „Endsporangien sind ganz zuletzt auf der Platte auftretende, meist dicke Träger lockerer Partien der Aussaat. Die sehr gleichmäßigen sekundären wurden besonders zum Vergleich benutzt und werden abgebildet.

7. und 8. Okt. Primäre Träger und Kröpfe etwas gestreckt; leicht eingeschnürt, dicker wie der Kopf.
Sekundäre Träger-Kröpfe verschmälert und größer (Fig. 13 c).

b

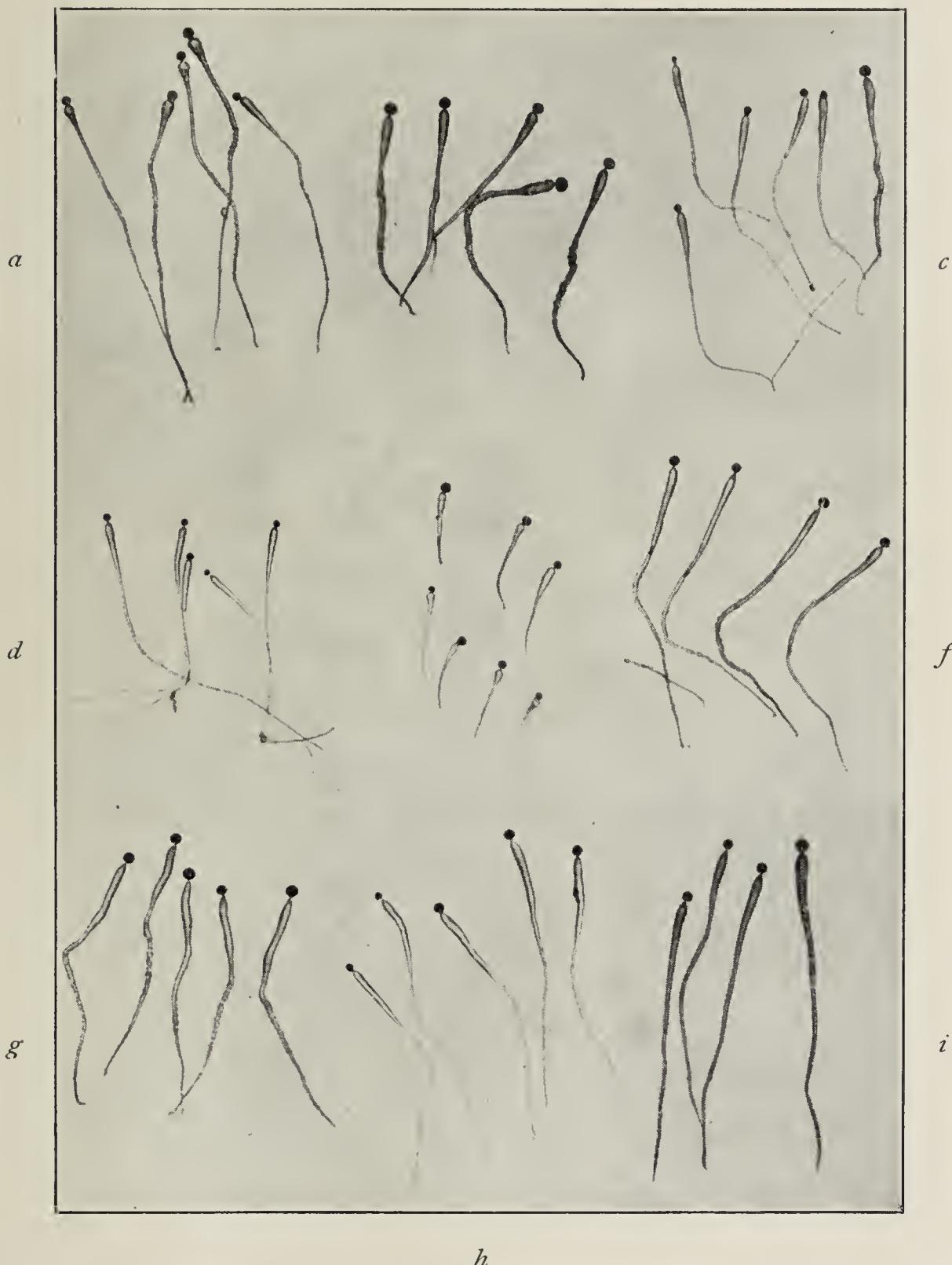


Fig. 13. Sekundärsporangien dichter Plattenaussaaten von Formen aus der ersten Zygosporengeneration.

18. Okt. Endsporangien: Kröpfe schmäler, als Kopf, nach unten rasch verschmälert, starke sekundäre Verzweigung; einzelne Träger elongat.

□ 8 V 1.

6. Okt. Keimung regelmäßig, doch einzelne aberrative Mycelien, Wachstum rasch.

7. und 8. Okt. Primäre Träger und Kröpfe dicker als Köpfe, nach unten langsam verschmälert. Sekundäre ebenso, nur noch länger verschmälert (Fig. 13 d).
 18. Okt. Endsporangien zum Teil elongat. Kröpfe dünner wie Köpfe.

[22] II n.

6. Okt. Keimung sehr regelmäßig. Mycelien sehr dünn, wenig verzweigt.
 8. Okt. Primäre Sporangien schlecht entwickelt, sekundäre mit meist rasch verschmälertem Kropf, etwas unregelmäßig; sehr kurz (Fig. 13 e).
 18. Okt. Endsporangien mit bis zu 4—5 cm langen, schwarzen unregelmäßig verdickten, stark sympodial verzweigten Trägern. Nur einzelne Kröpfe elongat.

[18] II 11.

6. Okt. Keimung sehr regelmäßig.
 7. und 8. Okt. Primäre Träger mit schlankem, häufig nach oben in eine Spitze verschmälertem Kropf. Sekundäre mit stark verlängertem Kropf, schmäler als der Kopf (Fig. 13 f).
 18. Okt. Endsporangien mit nach unten verlängerten Kröpfen. Träger unter dem Kropf schwarz.

[26] II 8.

6. Okt. Keimung sehr langsam, aber regelmäßig.
 7. und 8. Okt. Primäre Träger, wegen zu wenig dichter Aussaat fehlend. Sekundäre mit schwach verdickten langgezogenen Kröpfen (Fig. 13 g).
 18. Okt. Endsporangien: Träger selten mit dünnen, nach unten verlängerten Kröpfen; meistens typisch elongat; schwarze unregelmäßig aufgetriebene Kröpfe; Köpfe auf langen, sehr dünnen Hälsen.

[24] II 7.

6. Okt. Keimung sehr regelmäßig.
 7. und 8. Okt. Primäre Träger-Kröpfe etwas gestreckt, leicht eingeschnürt. Kropf kaum dicker als Kopf. Sekundäre noch mehrgestreckt, fast nicht eingeschnürt. Kopf dicker als Kropf (Fig. 13 h).
 18. Okt. Endsporangien stark elongat mit langem dünnem Hals. Kropf 10—15 mm unter diesem. Träger sehr dick, stark verkrümmt, selten sekundär verzweigt.

Piloboloides-elongatus. XII 1.

6. Okt. Keimung ziemlich regelmäßig, wenige aberrative Mycelien.
 7. und 8. Okt. Primäre Träger-Kröpfe so dick als Köpfe, wenig eingeschnürt. Sekundäre dünner als Köpfe, lang nach unten verschmälert (Fig. 13 i).
 18. Okt. Endsporangien mit elongaten Kröpfen und feinen, bis 15 mm langen Hälsen unter dem Kopf. Fast keine sekundäre Verzweigung.

Anhang 2.

Gekürzte Protokolle in Tabellenform.

Zu vergleichende Kulturen von Einzelindividuen auf horizontal erstarrtem Bierwürzagar in 18 mm-Röhren. Rassen des piloboloides aus der Zygospore, Ausgangsmycelien, nitens-Mycelien. (Hierzu Fig. 7.) Aussaat 26. Februar 1913. Isolierung 27. Februar 1913. Beobachtungen am

| | 2. März 1913 | 4. März 1913 | 6. März 1913 | 9. März 1913 | 16. März 1913 |
|------------------------------------------------------|----------------------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|-----------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|
| piloboloides XXXIV. 1. (hetero- caryotisch) | 3—8 ¹⁾ regelmäßig verkrümmt | 25—30 | 30—40 Köpfe reif 40—50 | 40—50 Köpfe reif 80—95 | wenig sekun- däre Ver- zweigung |
| [26] V. 3. | 2—5 | 12—20 Köpfe reif 25—32 | 50—58 | 80—90 Köpfe reif | wenig sekun- däre Ver- zweigung, einzelne Trä- ger schwach elongat |
| [25] IV. 11. | 3—6 regelmäßig verkrümmt | 15—27 regelmäßig verkrümmt | 50—56 regelmäßig verkrümmt | 75—80 Köpfe reif, regelmäßig verkrümmt | wenig sekun- däre Ver- zweigung |
| [8] VIII. 1. | 3—6 regelmäßig verkrümmt | 17—24 regelmäßig verkrümmt | 40—46 regelmäßig verkrümmt | 73—75 Köpfe reif, regelmäßig verkrümmt | wenig sekun- däre Ver- zweigung, wenig elon- gate Träger |
| [22] VI. n. | 0 | 3—6 Köpfe halbreif | 5—10 Köpfe halbreif | 10—22 | 20—31 Köpfe halbreif |
| [18] VI. 11. | 10 regelmäßig verkrümmt | 20—30 regelmäßig verkrümmt | 40—45 regelmäßig verkrümmt | 70—75 Köpfe reif | sekundäre Verzweigung |
| [26] V. 8. | 10 regelmäßig verkrümmt | 20—30 regelmäßig verkrümmt | 45—50 regelmäßig verkrümmt | 75—80 Köpfe noch unreif, regelmäßig verkrümmt | Köpfe reif, schwache sekundäre Verzweigung, elongate Äste |
| [24] VI. 7. | 1—5 | 15—22 regelmäßig verkrümmt | 30—40 regelmäßig verkrümmt | 60—65 Köpfe noch unreif, regelmäßig verkrümmt | Köpfe reif, zahlreiche sekundäre elongate Äste |

1) Die Zahlen bedeuten die Länge der Träger in Millimeter.

| | | 2. März 1913 | 4. März 1913 | 6. März 1913 | 9. März 1913 | 16. März 1913 |
|----------------------------------------|--------|----------------------------------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------------------------|-------------------------------------------------|------------------------------------------|
| [22] | V. 22. | 6 | 30—35 regelmäßig verkrümmt | 55—63 Köpfe reif, regelmäßig verkrümmt | 70—85 Köpfe reif, regelmäßig verkrümmt | wenig sekun- däre Äste, elongat |
| piloboloides — elongates XII. 1. | | 8 regelmäßig verkrümmt | 30—35 regelmäßig verkrümmt | 56—64 Köpfe reif, regelmäßig verkrümmt | 90—95 Köpfe reif, regelmäßig verkrümmt | wenig elon- gate sekun- däre Äste, |
| nitens Cl. + VI. | | 16—18 Köpfe reif | 100 | Nach- zügler ¹⁾ | Nach- zügler | |
| nitens St. — VI. | | I. Serie: 20—30 Köpfe reif, II. Serie: 10—12 | I. 100 II. 60—80 Köpfe reif | Nach- zügler | Nach- zügler | |

1) Auch bei den meisten piloboloides-Formen kommen einzelne Nachzügler vor, die hier aber die Länge der einen Hauptserie nicht mehr zu erreichen pflegen; nitens Cl. + verhält sich hier in der engen Röhre wie piloboloides und erzeugt nur eine Serie.

Herrn Geheimrat Prof. Dr. v. Goebel bin ich vor allem für sein meinen Arbeiten stets entgegengebrachtes Interesse und die Benützungsmöglichkeit der Hilfsmittel des neuen Kgl. botanischen Instituts in München-Nymphenburg zu besonderem Danke verpflichtet.

München, im Mai 1915.

Der Verfasser.